

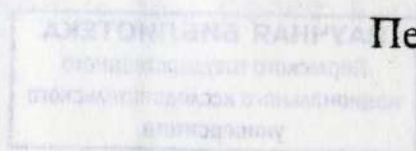
МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ
И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего профессионального образования
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

С.Л. Есюнин

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ:
систематика, эволюция, экология**

*Допущено методическим советом Пермского
государственного национального исследовательского
университета в качестве учебного пособия
для студентов биологического факультета,
обучающихся по направлениям
«Биология» и «Экология и природопользование»*

Пермь 2011



УДК 573(075.8)

ББК 28я73

Е 87

Есюнин, С.Л.

Е87 Современные проблемы биологии: систематика, эволюция, экология: учеб. пособие / С.Л. Есюнин; Перм. гос. нац. иссл. ун-т. – Пермь, 2011. – 148 с.

ISBN 978-5-7944-1737-1

Целью пособия является формирование у будущих специалистов знаний о фундаментальных биологических концепциях современной биологии; умения применять полученные навыки и знания при организации научной, научно-конструкторской и научно-хозяйственной деятельности, а также при организации и реализации педагогической деятельности в высшей школе.

Предназначено для магистрантов биологического факультета университета, обучающихся по направлениям «Биология» и «Экология и природопользование».

Ил. 16. Библиогр: 13 назв.

УДК 573(075.8)

ББК 28я73

Печатается по решению редакционно-издательского совета Пермского государственного национального исследовательского университета

Рецензенты:

кафедра экологии Челяб. гос. ун-та (зав. каф., канд. биол. наук доц. В. Речкалов); зав. лабораторией эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН д-р биол. наук, проф. А.Г. Васильев

ISBN 978-5-7944-1737-1

© Есюнин С.Л., 2011

© Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2011

Введение

Древо современного биологического знания все более и более «ветвится». Возникают новые направления исследований, интенсивно развиваются традиционные направления. Информационное пространство расширилось до необозримых пределов. Каждое из направлений (ветвей) имеет свою проблемную область, интерес к которой то угасает, то вспыхивает вновь по мере накопления дополнительной информации.

Трудно представить себе современного специалиста в области биологии, который не знаком с перипетиями бурно развивающейся на современном этапе науки. Курс «Современные проблемы биологии», предназначенный для магистров, призван снабдить будущего специалиста необходимыми ориентирами в колоссальном информационном пространстве современного научного знания. При первом взгляде на проблему кажется, что эта задача абсолютна не выполнима. Невозможно представить себе руководство, которое смогло бы охватить проблематику всех отраслей биологической науки. Однако наряду с частными дисциплинами есть междисциплинарные отрасли знания, которые пронизывают специальные направления исследований. В первую очередь к ним относятся

- систематика, позволяющая точно определить объект исследования,

- экология, описывающая общие принципы взаимодействия биологических систем с окружающей средой и механизмы самосохранения живых объектов в пределах существующей организации, и

- теория эволюции, объясняющая механизм выживания биологической системы во времени, обычно связанный с изменениями ее организации.

Перечисленные дисциплины и составляют предмет рассмотрения в данном учебном пособии, которое не претендует на оригинальность в трактовке современных тенденций развития и тем более в оценке правильности-неправильности

дискутирующихся теорий. Более важно ознакомить читателя с оригинальным материалом, создав поле для формирования собственных мыслей, суждений и заключений. Надеюсь, что такой подход позволит сформировать те компетенции, которые и отличают магистра от бакалавра. Именно знание нерешенных и активно обсуждаемых проблем современной биологии, наличие активной критичной позиции при анализе имеющихся гипотез и концепций, умение обнаружить связь нерешенных проблем специальной отрасли знаний с общенаучной проблематикой, найти пути решения частной научной задачи в русле развития современной биологии должны быть присущи нынешнему поколению специалистов.

Как автор данного пособия я видел своей задачей структурирование имеющейся информации и адаптацию научных текстов в едином ключе на языке понятном формирующемуся специалисту.

1. Основные идеи современной систематики и таксономии

Расширение объема знаний о многообразии форм жизни привело в XX в. к появлению новых идей и методик оценки, описания и классификации таксономического разнообразия. По мнению Павлинова (2005), современные течения в систематике тесно связаны с зарождением и развитием филогенетики. Филогенетика, изучающая историческое развитие организмов, зародилась в 60-е гг. XIX в. вскоре после выхода в 1859 г. книги Ч. Дарвина «Происхождение видов...». Идея исторического развития и филогенетическое мышление как её часть были внедрены в естественно-научное мировоззрение как наиболее правдоподобное с материалистической точки зрения толкование естественной системы организмов. Задачей филогенетики была определена разработка исторически осмысленной Естественной системы, а принципы филогенетики рассматриваются как принципы филогенетической систематики. В основе филогенетической систематики лежит лозунг, выдвинутый Ч. Дарвином, что эта система должна отражать родственные (генеалогические) отношения между организмами, складывающиеся в результате эволюции. Это придало Естественной системе историческое звучание и заставило переосмыслить понимание сущности естественных групп. Руководящим стал принцип филогенетического единства, воплощением которого явилась концепция монофилетической группы, т.е. имеющей одного общего предка.

1.1. Зарождение кладистики

Освоение эволюционной биологией первой половины XX в. элементов позитивистской философии существенно повлияло на понимание смысла Естественной системы как руководящей идеи систематики. Прежде всего была осознана необходимость формулирования операциональных критериев естественности, которые позволили бы перевести эту идею из разряда «врождённых истин» в нечто, допускающую проверку согласно разработанным критериям. Развитие систематики в этом

направлении дало довольно широкий спектр трактовок концепции Естественной системы, которые можно свести к двум крайним позициям. Одна из них предполагает смысловое разграничение понятий естественной и генетической систем. Задачей этого подхода видится создание естественной системы, которая трактуется типологически, т.е. как закон упорядочения разнообразия биологических объектов безотносительно исторических причин этой упорядоченности. Второй подход ставит знак равенства между естественной и генетической системами, а задача формулируется как создание генетической Естественной системы, являющейся в содержательном отношении филогенетической.

1.1.1. Численная фенетика

Численная фенетика (другие названия – «нумерическая таксономия», «неоадансоновская систематика») является отражением типологического подхода к построению системы организмов. После выхода в 1963 г. книги Сокэла и Снита “Принципы численной таксономии” она оформилась в виде самостоятельной таксономической школы, провозгласившей своей целью построение «строго научных» и эмпирических классификаций и активно противопоставившей себя традиционной (эволюционной) систематике. Методологически численная фенетика основывается на идеях французского ботаника второй половины XVIII в. Адансона, разработавшего такую процедуру классификации, в которой используется много признаков с априорно равным весом.

Для достижения научности (объективности и повторяемости) классификаций фенетики избрали следующий путь:

1) учитывается только общее сходство между организмами, что снимает проблему сложной и неоднозначной зависимости классификации от отношений как сродства, так и родства;

2) исключается введение каких-либо эволюционных представлений и интерпретаций (направление изменений признаков, эволюционная история таксонов и т.д.), что

позволяет избавиться от гипотетических элементов в классификациях;

3) субъективизм при отборе и взвешивании признаков минимизируется привлечением очень большого числа признаков и приданием им априорно равных весов;

4) все процедуры построения классификации формализуются и автоматизируются, чтобы сделать их сугубо математическими операциями.

Фенетики признают реальными только организмы и не видят принципиальных различий между системами организмов и классификациями неживых объектов. Концепция биологического вида отвергается как не операциональная. Вид в их толковании – это фенон одного из низших рангов, включающий организмы, более сходные друг с другом, чем с организмами какого-либо другого фенона. «Естественные» таксоны – это классы объектов, члены которых более сходны друг с другом, чем с членами других классов. Сравнимые группировки организмов рассматриваются как *операциональные таксономические единицы* (ОТЕ), т.е. группы организмов, далее неделимые в данной процедуре.

Тип отношений между ОТЕ, на котором построены их классификации, – общее сходство, т.е. сходство по максимально возможному числу признаков, без различения причин сходства. Реконструкция филогении и связанные с ней гипотезы, утверждения и представления о признаках и таксонах объявляются спекуляциями, не имеющими ничего общего со “строго научным” методом. Вместе с тем фенограммы выдвигаются как лучшие (в статистическом смысле) из возможных оценок филогении.

Концептуально-графическая основа классификации – *фенограмма* – представляет древовидную структуру, показывающую отношения сходства между ОТЕ и их группами. Фенограмма строится на основе кластерного анализа сравниваемых ОТЕ – математической процедуры, применение которой определяет специфический подход и метод численной фенетики. Эта процедура включает: 1) стандартизацию и формализацию описаний всех ОТЕ и составление первичной матрицы данных «объекты-признаки»; 2) попарное сравнение

всех ОТЕ, вычисление значений сходства (или различия) между ними с помощью соответствующей меры (коэффициента) и составление матрицы сходства (или различия) «объекты-объекты»; 3) построение фенограммы одним из кластерных алгоритмов по матрице сходства. Кластерный анализ производит свертывание информации о сходстве (и различии) по многим признакам между каждыми двумя ОТЕ в единичную, численно выраженную оценку, причем в фенограмме показана лишь небольшая часть таких оценок сходства, а именно те из них, которые характеризуют наиболее сходные ОТЕ и их группы. Качество (оптимальность) фенограмм определяется по степени их соответствия матрице сходства с помощью метода кофенетической корреляции.

Согласно этому подходу считается, что классификации как таковой в природе не существует. Существуют лишь организмы и отношения сходства между ними. Отношения сходства отображаются в фенограмме. Классификация объектов может отражать фенограмму полностью или только частично. Вся процедура выведения классификации из фенограммы максимально формализуется и автоматизируется, чтобы минимизировать элемент субъективности и сделать процедуру сугубо математической операцией. В качестве таксонов выделяются «феноны» заданного уровня сходства или с помощью оптимизирующих процедур находятся наиболее фенетически компактные группы ОТЕ, отделенные от других групп максимальным фенетическим разрывом.

Методологические принципы, постулаты и практика численной фенетики не выдержали испытания временем. Претензии фенетиков на создание единственных, подлинно «научных» (в смысле объективных и эмпирических) классификаций не оправдались. Их классификации, как оказалось в действительности, существенно зависят не только от характера использованных признаков, их числа и способа трансформации их значений, но даже от примененных мер сходства/различия и кластерного метода.

1.1.2. Хеннигова кладистика

Примером генетической системы является хеннигова кладистика, которая в отличие от фенетики появилась как акт творения одного человека – немецкого зоолога В. Хеннига. Датой ее возникновения считается 1966 г., когда вышел в свет английский перевод его книги «Филогенетическая систематика», опубликованной на немецком языке еще в 1950 г. Кладистика была сразу представлена Хеннигом как вполне законченная и логически стройная концепция с глубоко разработанной теорией и методикой.

Согласно основной идее Хеннига, научная и объективная классификация организмов может быть получена только в том случае, когда она отражает лишь один из компонентов филогении, а именно кладогенетические отношения, которые Хеннигом признавались как единственные, собственно филогенетические.

Хотя идеология генетического подхода возникла до Хеннига, тем не менее он первым обсудил и упорядочил методы и критерии анализа признаков и выявления сестринских групп. В частности, оказалось важным сделанное им строгое разделение отношений родства и сходства и ранжирование признаков по их значимости для филогенетических построений. Он разделил признаки на три группы:

- синапоморфия – наличие у таксонов продвинутого признака, который унаследован ими от их непосредственного общего предка;

- плезиоморфия – наличие генерализованного, примитивного, или анцестрального признака, характерного для родового (в смысле старшего) таксона;

- апоморфия – наличие производного, прогрессивного, или продвинутого признака, как правило, характеризующего межвидовые различия.

Основные положения подхода Хеннинга сводятся к следующим тезисам. Отношения между видами, на которых построена их классификация, кладогенетические (генеалогические). Это означает, что они отражают относительную недавность, современность общего происхождения. Лишь кладогенетические отношения дают

строгую научную основу для объективной классификации. Изучение сходства необходимо только для выявления родства. Оценка степени сходства (и различия как дивергенции) ненаучна из-за невозможности создания соответствующих объективных мер. Все этапы построения схемы кладогенетических отношений требуют эволюционных представлений, все понятия и критерии – эволюционной интерпретации.

Вид является исторической реальностью как одиночная родословная линия. Кладистический вид – это минимальная группировка организмов (семафоронтов – носителей признаков), отличающаяся от ближайшей группировки по наличию хотя бы одной апоморфии. Сестринские группы – две группы, имеющие друг с другом более недавнего общего предка, чем с какой-либо третьей группой, и поэтому обладающие хотя бы одной синапоморфией, которая отличает их от таксонов третьей группы.

Анализ признаков ограничивается установлением синапоморфий для выявления сестринских видов и их групп. При этом важно устранить ложные указания на кладистические связи, даваемые параллельной изменчивостью, конвергенциями и реверсиями. Признакам априорно (и апостериорно) придается разный вес в кладистическом анализе, особенно при наличии конфликта в их указаниях на отношения сестринских групп. Особое доверие получают более «надежные» признаки, в том числе те, которые подкрепляют друг друга.

Концептуально-графическая основа классификации – *кладограмма*, т.е. древовидная структура, показывающая характер ветвления родословных. В отличие от филогенетического древа кладограмма представляет собой не упрощенную схему исторического развития группы, а лишь совокупность условных линий, соединяющих попарно сестринские виды и сестринские группы видов. Узлы (ноды) кладограммы условно рассматриваются как гипотетические предки. Линии (интерноды), ведущие к конечным таксонам кладограммы, не специфицируются как родословные, т.е. сестринскими считаются и виды, фактически находящиеся в

отношении «предок-потомок», так как одновременное существование материнского и дочернего видов не допускается.

Классификации как таковой в природе не существует, но существуют отношения родства между видами, отображаемые кладограммой. Из кладограммы, являющейся фактически графическим изображением классификации, выводится естественная классификация. Классификация, являясь зеркальным отражением кладограммы, в такой же степени научна и объективна (как научная гипотеза), как и кладограмма. Поэтому построение классификации представляет собой рутинную процедуру, не допускающую ни субъективизма, ни компромиссов. «Искусство» систематики, таким образом, ограничивается формулированием плодотворных гипотез о кладогенетических отношениях. Полное отражение кладограммы в классификации достигается приданием сестринским группам одинакового таксономического ранга и фиксированием каждого ветвления в виде таксона более высокого ранга, чем ранг пары сестринских групп, образовавшихся в результате этого ветвления. Такой порядок придания относительных рангов получил название правила *субординации*.

Несмотря на наличие очевидных положительных моментов, хеннигова кладистика не лишена недостатков. Например, для полного отражения кладограммы в классификации требуется огромное число рангов и названий таксонов. Так, при выведении классификации из строго симметричной кладограммы с N конечными таксонами требуемое число рангов равно $\log_2 N$, а из крайне асимметричной (гребневидной) – $(N - 1)$. Это означает, что для отображения в классификации всех кладогенетических отношений только известных видов животных (около 1 млн видов) потребуется не менее 1000 рангов. Все это ведет не только к громоздкости классификаций, но и к трудности их запоминания и необходимости введения массы новых названий.

Не менее серьезным недостатком кладистической классификации является ее нестабильность. Даже небольшие изменения в кладограмме (в том числе включение новых видов), особенно касающиеся основных ветвлений, могут потребовать

переименования и изменения рангов многих таксонов в классификации, которая построена строго по правилу субординации, введенному Хеннигом. Чтобы избежать этих недостатков, многие кладисты, легко отказываясь от субординации рангов сестринских групп, рекомендуют для оформления классификаций использовать *правило следования*, согласно которому одинаковый ранг можно присваивать не только двум сестринским группам, но и многим другим, последовательно к ним присоединяющимся на кладограмме.

1.2. Современная кладистика

Кладистика с самого начала оказалась разделённой на несколько направлений и школ, взаимоотношения между которыми нередко носят конфликтный характер. Основные различия между направлениями сводятся к тому, (1) как они понимают естественность системы (см. раздел 1.1), используют (2) принцип экономии и (3) количественные методы и, наконец, что (4) выбирают в качестве «субстрата», который используется для анализа признаков.

Принцип экономии. В хенниговой версии кладистика допускает некоторые суждения о характере эволюционных преобразований морфологических структур, на основе чего а priori определяется полярность признаков. Это направление в последующем оформилось в школу эволюционной кладистики. Её принципы исповедуют в основном зоологи и ботаники, работающие с морфологическим (в том числе палеонтологическим) материалом.

Школа экономной кладистики минимизирует суждения об эволюции вплоть до запрета на априорное определение полярности признаков. Однако сохраняется ссылка на эволюцию как онтологический базис филогенетики. В настоящее время экономная кладистика доминирует: в ее рамках выполняется большинство кладистических реконструкций.

Дальше всех пошла паттерн-кладистика (структурная кладистика), которая утверждает, что задача кладистической реконструкции сводится к выявлению иерархии монофилетических групп без ссылки на филогенез. Упоминание

о монофилии - единственное косвенное указание на эволюцию, прочие считаются избыточными.

Количественные методы. Выделяют два основных направления использования количественных методов. В основе статистической кладистики лежит метод наибольшего правдоподобия (например, описанная выше численная фенетика). Другое направление базируется на методах «экономного анализа».

«Субстратный» принцип. Направления кладистики достаточно очевидно обособлены по морфолого-анамическому и молекулярно-генетическому объекту исследований. Различия между ними, однако по мнению Павлинова (2005), не столько в самом «субстрате», сколько в исходных онтологических и методологических допущениях, привлекаемых для обоснования морфологических и молекулярно-генетических реконструкций. В первую очередь большое значение имеет то обстоятельство, что априорные допущения о вероятных направлениях эволюции в общем случае более надежны в отношении морфологических, чем субклеточных структур.

Как логическое развитие идей Хеннига о строго научной классификации организмов, в конце 70-х гг. группой кладистов, разочарованных в эволюционных теоретизированиях, была создана фактически новая таксономическая школа. Она получила названия «трансформированной» и «методологической» кладистики, «систематики естественного порядка» или «паттерн-кладистики».

Становление **паттерн-кладистики** в качестве самостоятельного направления обычно связывают с выходом в свет статьи Н. Платника «Философия и трансформация кладистики». Сохранив терминологию и методику хенниговой кладистики, сторонники паттерн-кладистики изменили теоретическую базу. Все этапы таксономической процедуры, все используемые понятия и критерии принципиально не включают какие-либо эволюционные представления и интерпретации. Обосновывается это тем, что, по мнению паттерн-кладистов, эволюционные гипотезы не могут быть тестированы в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом и лишь

привносят в систематику элементы субъективизма и произвола. Поэтому всем терминам, введенным Хеннигом, в паттерн-кладистике придается иной смысл. Следствием отказа от генетической методологии является неприятие биологической концепции вида. Определение вида носит чисто операциональный характер. Вид – это минимальная совокупность организмов, обладающих хотя бы одним уникальным признаком, внутри которой нет какого-либо паттерна более мелких единиц.

Концептуально-графическая основа классификации – специального вида паттерн-кладограмма. Теоретически она должна показать «иерархический паттерн вложенных друг в друга пар сестринских видов и их групп», отражающий «естественный паттерн вложенных уникальных признаков». Сестринские виды и их группы выявляются по совместному обладанию одними и теми же уникальными признаками. Уникальный признак противопоставляется генерализованным состояниям признака. Следствием чего является пересмотр категорий признаков. В современной кладистике различают две основные категории сходства групп организмов: синапоморфию и симплезиоморфию (рис. 1.1). В основе их распознавания лежит деление признаков на апоморфии и плезиоморфии, введенное еще Хеннигом, но значительно трансформированное в современной кладистике. *Синапоморфия* интерпретируется как обладание уникальным состоянием. Для альтернативного генерализованного состояния данного признака вводится понятие *симплезиоморфия*. Синапоморфия значима, поскольку позволяет различать группы видов; тогда как симплезиоморфия рассматривается как отсутствие признака. В случаях противоречий в указаниях на сестринские группы со стороны разных уникальных признаков принимается то группирование, в пользу которого свидетельствует больше признаков. Противоречащие такому построению синапоморфии объявляются ложными, являющимися следствием параллелизмов. Эта процедура вводится через *принцип экономности* – из нескольких конкурирующих паттерн-кладограмм предпочитается наиболее «экономная», т.е. такая, которая содержит меньше всего параллелизмов. Линии паттерн-

клатограммы не интерпретируются как родословные, а узлы не обозначают гипотетизированных предков.

Клатограмма не обязательно отражает классификацию, так как для построения удобных классификаций допускается отражать в них не все ветвления. Естественность таксона не связана ни с его исторической реальностью как родословной, ни его фенетической компактностью или величиной хиатуса с соседними таксонами. Таксоны являются классами, которые

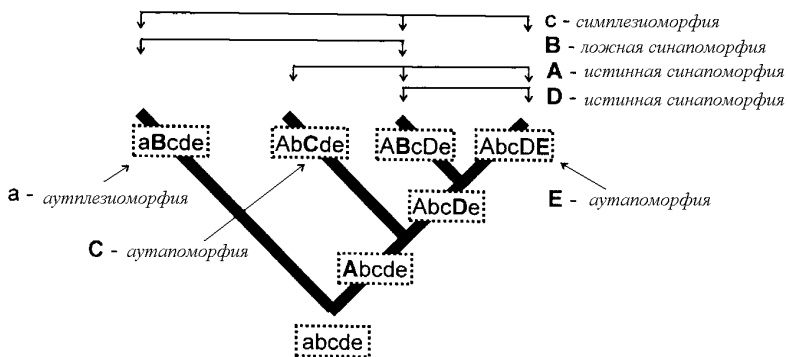


Рис. 1.1. Категории сходства, связанные с концепцией синапоморфии: заглавными буквами обозначены апоморфии, строчными – плезиоморфии (Павлинов, 2005).

полностью определяются признаками, характеризующими их члены.

По мнению Старобогатова, паттерн-клатиды, отказавшись от всяких «эволюционных и филогенетических спекуляций», лишились не только возможности привлекать широчайший круг биологических данных об организмах, но и потеряли тот необходимый гипотетический элемент, вокруг которого только и возможно нормальное развитие научной мысли в русле гипотетико-дедуктивного метода.

Генофилетика (филогеномика) – раздел «новой» филогенетики, в котором заключения о кладистической истории выводятся на основании анализа исключительно молекулярно-генетических данных. Это современный этап развития

молекулярной филогенетики: вместо белковых структур исследуются нуклеотидные последовательности.

Идеологическую основу генофилетики составляют популяционное мышление и сопутствующий ему редуccionизм. Онтологическим базисом чаще всего служит модель минимальной эволюции, которая сводится к замещениям в первичной структуре макромолекул, происходящих с той или иной вероятностью в последовательной цепочке популяций. При реконструкции родственных отношений особое значение (со ссылкой на Дарвина) придаётся «нейтральным» изменениям в первичной структуре макромолекул, не связанным с выработкой частных адаптаций.

Методологически генофилетика почти целиком ориентирована на фенетическое мышление. Организм редуцируется до первичной структуры биополимеров, исследуемые фрагменты которых обычно описываются на основании концепции единичного (элементарного) признака. Суждения о родстве базируются на суммарной оценке сходства по этим признакам (концепция генетического родства), при этом чем их больше, т.е. чем длиннее последовательность, тем более надёжными они считаются. Поскольку существующая технология позволяет выявлять и сравнивать достаточно длинные последовательности, иногда включающие несколько тысяч пар нуклеотидов, то единственным приемлемым методом оценки сходства является количественный. Пример филогенетической схемы, основанной на изучении сходства последовательности нуклеотидов в рибосомальной РНК, приведен на рис. 1.2.

Для того чтобы от сходства по молекулярным структурам перейти к родству, в молекулярной филогенетике исходно разрабатывалась концепция «молекулярных часов». В её основу положена эволюционная модель, предполагающая стохастическую природу накопления нейтральных мутаций в филетических линиях. Это, в принципе, позволяет датировать время разделения последних, если известна скорость накопления мутаций. Однако эмпирические данные показали, что эти допущения не соответствуют действительности: скорость молекулярной эволюции разная в разных группах

организмов, для разных молекул и для разных их фрагментов (подробнее см. раздел 2.4.3).

Последнее проявляется в несовпадении результатов «молекулярных» реконструкций, полученных по разным участкам генома. Это означает невозможность их прямой экстраполяции на филогенез. Поэтому в современной литературе обычно проводят разграничение между «деревьями видов» и «деревьями генов».

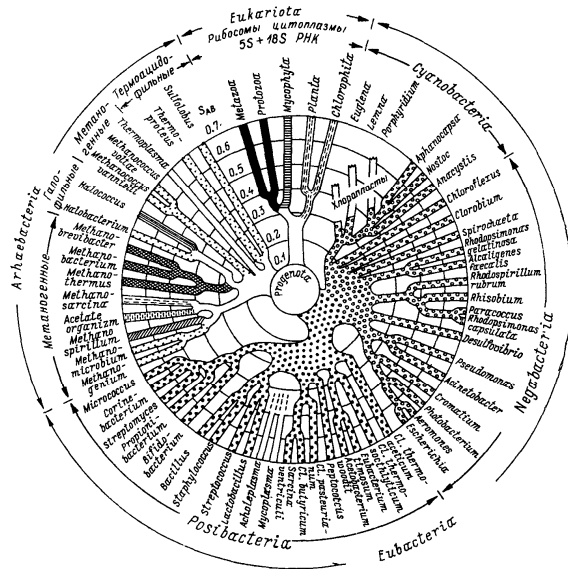


Рис. 1.2. «Кольца Кандлера» – схема филогенетических отношений между основными группами клеточных организмов, построенная на основе анализа рРНК.

Таким образом, генофилетика, поначалу претендовавшая на роль арбитра в запутанных вопросах филогенетических реконструкций, постепенно приходит к необходимости решения тех же методологических проблем, с которыми имеет дело «морфологическая» филогенетика. Так, оказывается необходимым заимствовать из неё деление исторического развития на кладо- и сегогенезы (например, разделение «деревьев видов» и «деревьев генов»). Весьма актуальна

проблема дифференциального взвешивания признаков, соответствующих разным фрагментам нуклеотидных последовательностей, коль скоро они несут разный филогенетический сигнал.

Вынужденное обращение генофилиетики к «классическим» проблемам показывает, что это не столько особый раздел филогенетики как научной дисциплины, сколько поставщик специфических исходных данных для проведения филогенетических реконструкций.

«Новая» филогенетика сформировалась в результате объединения трёх относительно независимо складывавшихся подходов – кладистики, численной фенетики и генофилиетики. На этом основании её можно определить как раздел филогенетики, разрабатывающий «экономные» филогенетические гипотезы на основе кладистической методологии средствами численной фенетики при использовании главным образом молекулярно-генетических данных.

Названное направление является кладогенетическим в «чистом виде», без примеси прочих составляющих. Филогенез определён как кладогенез – процесс исторического развития, связанный с появлением или исчезновением новых групп организмов и характеризующих их свойств. В этом процессе ведущее значение имеют те причинно-следственные отношения, которые сводимы к отношению по происхождению. Эти позиции развивает кладистическая компонента «новой» филогенетики, создав условия для включения в неё двух других составляющих.

Задачей «новой» филогенетики является почти исключительно реконструкция кладогенеза. Редукция филогенеза до кладогенетической составляющей позволяет исследовать его при минимальных априорных допущениях о свойствах эволюционного процесса. Общая модель эволюции как адаптиогенеза, обязывающая к детальному прописыванию частных эволюционных сценариев, взвешиванию признаков соответственно их адаптивной значимости и т.п., оказывается избыточной.

Одной из важных предпосылок развития «новой» филогенетики стало популяционное мышление как «идеологическая» основа эволюционизма первой половины XX в. Характерная для него редукция эволюции до изменения генных частот в популяциях, среди которых значительное место стало отводиться накоплению нейтральных мутаций (концепция нейтральной эволюции; см. раздел 2.4.3), стала основой для разработки базовых допущений «белковой» филогенетики, а вслед за ней и генофилетики.

Популяционное мышление было дополнено фенетическим, подразумевающим редукцию организма до совокупности равноценных признаков, суммарное сходство по которым оказывается мерилем родства. Это создало предпосылки для разработки принципов современного варианта численной фенетики.

Дискуссии сторонников классической и «новой» филогенетики чаще всего носят конфликтный характер. Их источником служит различное содержание допущений, лежащих в основе каждого из этих подходов. В «новой» филогенетике, идеологическое ядро которой составляет кладистика, считается, что классические модели содержат избыток априорных допущений о системных свойствах эволюции и поэтому классические филогенетические реконструкции нетестируемы как гипотезы. Сторонники классической филогенетики утверждают, что кладистика предполагает избыточно редукционные и потому нереалистичные эволюционные модели, не учитывающие системный, упорядоченный характер биологической эволюции.

1.3. История становления мегасистематики

Традиционная двуцарственная система, согласно которой весь органический мир делится на два царства – растений и животных, господствовала в человеческих умах в течение более двух тысяч лет, хотя принципы деления этих царств претерпели значительное изменение. Для античного естествознания, ярким и глубоким выразителем которого в четвертом веке до нашей эры был Аристотель, растения принципиально отличались от животных степенью развития

души, наличие которой являлось свойством любого живого существа, отделяющим его от неживого предмета. У растений душа находится на низшей ступени развития, для которой характерны лишь питание и рост. Животные же способны не только питаться и расти, но и чувствовать, вместе со способностью чувствовать у них проявляются воля и движение. Такая система легко объясняла различия между крупными многоклеточными организмами, известными древним мыслителям.

Основоположник современной научной систематики Карл Линней, характеризуя царства природы, не слишком отошел от Аристотеля. Хотя Линней и не говорит прямо о душе, но характеризует царство растений как тела организованные и живые, но не чувствующие, а царство животных как тела организованные, живые, чувствующие и самопроизвольно двигающиеся. Тем самым Линней своим научным авторитетом закрепил традиционную, ставшую всем привычной систему.

Первые робкие попытки ревизовать двучарственную систему органического мира Аристотеля–Линнея были предприняты только в начале XIX в. Фриз, пытаясь дать более естественную систему высших таксонов, выделил в отдельное царство грибы. Однако мнение Фриза долгое время практически игнорировалось и стало приобретать сторонников лишь почти сто лет спустя.

Несколько позднее, в 60-е гг. XIX в., появилось сразу несколько трехцарственных систем. Хотя у Геккеля были предшественники, тем не менее именно его термин – Protista – получил широкое распространение в научной среде и используется до сих пор. При этом различные ученые зачастую включают в этот таксон совершенно различные группы живых организмов. Сам Геккель отнес к этому царству почти все одноклеточные организмы растительной, животной и смешанной природы, а также миксомицеты и губки. Попытки выйти из затруднительного положения с классификацией высших таксонов введением дополнительного царства для низших организмов оказались не очень удачными. Введение третьего царства лишь усложнило положение, так как вместо одной неопределенной границы теперь возникли две столь же

неопределенные (между протистами и растениями, с одной стороны, и между протистами и животными - с другой). Тем не менее идея трехцарственной ситемы Хогга–Геккеля существовала параллельно с господством двуцарственной системы и была достаточно широко распространена вплоть до середины нынешнего столетия.

Главную брешь в традиционной системе органического мира пробила небольшая работа французского протистолога Шаттона. В своей работе он предлагает схему, в которой все одноклеточные организмы разделены по уровню организации на Procaruota и Eucaruota. Таким принципиально новым делением Шаттон заложил основы современной мегасистематики, основанной на признаках структуры и биохимии клетки, а не на поведении, характере питания и связанных с ними особенностях строения организмов. Однако только после работ Коупленда выделение прокариот в отдельное царство стало общепринятым.

Среди большого количества различных систем царств особого внимания заслуживает четырехцарственная система Р. Уиттекера, которую можно рассматривать как комбинацию трехцарственных систем типа геккелевской с царством Protista и типа Фриза с царством грибов. Эту схему автор обосновывает исходя из экологического принципа. Выделенные царства, по его мнению, соответствуют основным путям эволюции консументов. На низшем, одноклеточном уровне организации существуют все три типа питания, тогда как для трех высших ветвей характерна пищевая специализация. Для представителей каждого из этих царств характерен особый тип питания, который во многом и определяет его эволюцию. Для растений характерна фотоавтотрофность, для животных и грибов – гетеротрофность, но первые из них – макроконсументы, поглощающие пищу в виде более или менее крупных частиц, а вторые – питаются путем абсорбции. Позднее он модифицировал свою схему, выделив из царства Protista царство Monera (рис. 1.3). Для схем Уиттекера характерно, что между царствами нет определенных границ, и они частично перекрывают друг друга. Рассуждения Уиттекера представляют несомненный интерес в плане соотношения функциональных и таксономических царств природы и воздействия типа и способа

питания на характер приобретения сходных, конвергентных черт строения, но его схема, строго говоря, не является филогенетической. Из современных систем надо признать, что это наиболее часто цитируемая схема. По-видимому, система Уиттекера привлекает многих простотой и кажущейся логичностью аргументов, а также изящным графическим воплощением.

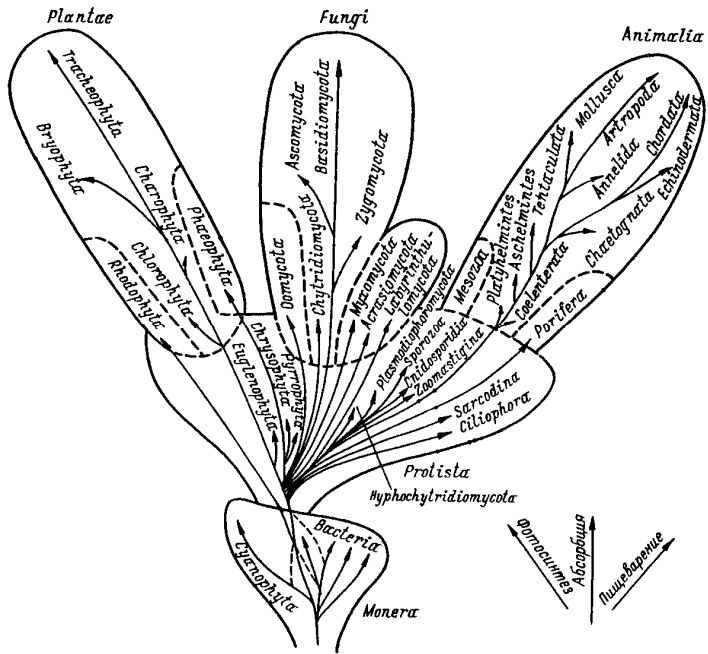


Рис. 1.3. Пятицарственная система клеточных организмов Уиттекера

К концу 60-ых гг. стал накапливаться материал по ультраструктуре клеток в разных группах организмов, что привело к появлению различных систем царств, построенных по другим принципам. Особенно много было сделано в этом плане ботаниками. Развитие биохимических исследований главным образом на материале низших эукариот, в частности изучение

строения фотосинтетических пигментов, ядерных белков, нуклеиновых кислот, запасных питательных веществ, структурных элементов клеток и т.д., способствовало выяснению сходства и различия между разными группами организмов. При этом выявленные черты биохимического сходства и различия часто не укладывались в «прокрустово ложе» традиционных царств.

Принципиальными моментами в продвижении мегасистематики к построению естественной системы царств живого явились

- концепции мезокариотного ядра,
- обобщения о двух типах митохондриальных крист и
- открытие нового царства археобактерий.

Наибольший прогресс в разработке современной системы организмов связан со сравнительным анализом нуклеотидных последовательностей рибосомальных РНК, которые называют «биологическими хронометрами» и «внутренними ископаемыми», поскольку они имеются во всех известных клетках и очень консервативны, мало изменяясь в процессе биологической эволюции. Их очень большое сходство у отдельных таксонов невозможно объяснить переносом генов между организмами. На основе анализа рРНК была сформулирована концепция трех главных стволов клеточных организмов: археобактерий, еубактерий и эукариот.

Особую группу живых организмов составляют вирусы и некоторые другие, близкие к ним формы. Однако такую точку зрения разделяют далеко не все ученые. Нерешенность вопроса о сущности жизни порождает неоднозначность в понимании природы таких сложных систем, как облигатно-паразитические белково-нуклеотидные комплексы. Кроме типичных вирусов к этой группе организмов, по-видимому, должны относиться

– плазмиды – кольцевые двуспиральные молекулы ДНК, не встроенные в бактериальный геном, но реплицирующиеся с использованием ферментных систем бактериальной клетки;

– вирусы-сателлиты, или зависимые вирусы, геном которых представлен одноцепочечной молекулой ДНК, которая способна к репликации лишь в присутствии других вирусов;

– вирусоиды представляющие из себя небольшую кольцевую молекулу РНК, заключенную в белковый капсид, и способные реплицироваться лишь в присутствии вирусом-помощников;

– вириды – РНК-е агенты, вызывающие болезни растений, представленные небольшой молекулой РНК (около 360 нуклеотидов), в которой нельзя закодировать даже один белок средних размеров;

– мультипартитные многокомпонентные вирусы, имеющие расчлененный геном, который состоит из двух или трех фрагментов, заключенных в разные полые структуры, окруженные белковой оболочкой.

Особую группу составляют агенты белковой природы, вызывающие медленные инфекции, так называемые губчатые энцефалопатии с длительным инкубационным периодом, приводящие к разрушению нервных клеток и развитию параличей (скрепи овец, "куру" людоедов). Предполагается, что такие белки являются активаторами своих же генов, заставляя их вырабатывать все новые и новые порции продукта, накопление которого приводит к патологии.

В настоящее время нет веских оснований считать вирусы группой организмов, имеющих общее происхождение и общую филогению.

1.4. Система высоких таксономических единиц

Сейчас становится все более очевидно, что только многоцарственная система отражает действительную картину происхождения и эволюции высших таксонов. Традиционные же мегасистемы из малого числа царств, по сути дела, являются преимущественно экологическими, где роль основных таксонов играют жизненные формы, выделенные по конвергентным признакам, и в силу этого полифилетичные.

Несмотря на то, что до сих пор существует значительный разнобой в предложенных многоцарственных мегасистемах, большая часть царств эукариот уже как бы выкристаллизовалась. Сложнее обстоит дело с системой прокариотических организмов и остается абсолютно не разработанной мегасистема вирусов.

Согласно Кусакину и Дроздову (1994), современная система высших таксонов органического мира имеет следующий вид (рис. 1.4):

Империя Non-cellulata (= Acytota)

Империя Cellulata

Доминион Archae (= Archaeobacteria) (4 царства)

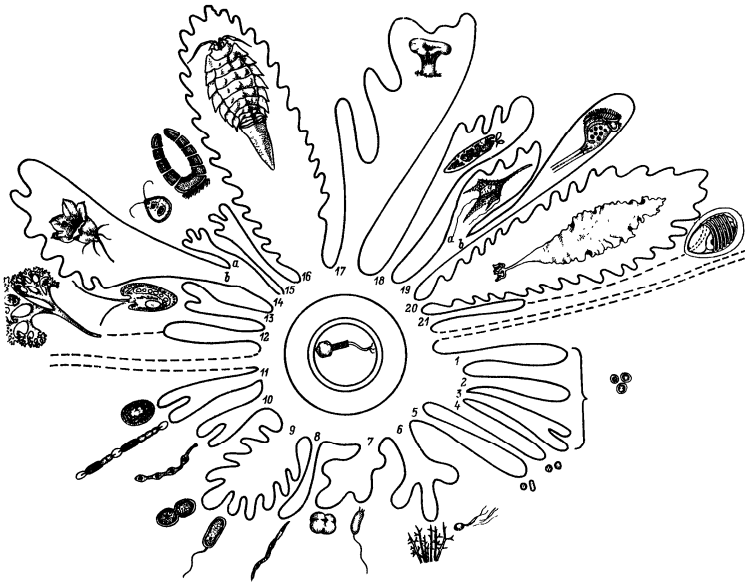


Рис. 1.4. Многоцарственная система органического мира (Кусакин, Дроздов, 1994). Царства: 1 – Methanobacteriobionta, 2 – Halobacteriobionta, 3 – Crenarchaeota, 4 – Archaeoerobicobacteriobionta, 5 – Spirochaetobionta, 6 – Oxyphotobacteriobionta, 7 – Anoxygenobacteriobionta, 8 – Scotobacteriobionta, 9 – Eufirmicobacteriobionta, 10 – Actinobacteriobionta, 11 – Tenericobacteriobionta, 12 – Rhodobionta, 13 – Cryptobionta, 14 – Chlorobionta (a – Thallophyta, b – Embryophyta), 15 – Inferiobionta, 16 – Metazoa, 17 – Mycobionta, 18 – Euglenobionta, 19 – Dinobionta (a – Dinoflagellata, b – Ciliaturata), 20 – Chromobionta, 21 – Microsporobionta, в центре – вирусы (Virae)

- I. Царство Methanobacteriobionta
- II. Царство Halobacteriobionta
- III. Царство Crenarchaeota
- IV. Царство Archaeotenericutesbacteriobionta
- Доминион Bacteria (= Eubacteria) (7 царств)
- Надцарство Gracilicutes
- V. Царство Spirochetobionta
- VI. Царство Охуphotobacteriobionta
- VII. Царство Анохуphotobacteriobionta
- VIII. Царство Scotobacteriobionta
- Надцарство Firmicutes
- IX. Царство Eufirmicutobacteriobionta
- X. Царство Actinobacteriobionta
- XI. Царство Tenericutobacteriobionta
- Доминион Eukaryota (11 царств)
- Поддоминион Archeukaryota
- XII. Царство Microsporobionta
- XIII. Царство Archeomonadobionta (= Polymastigobionta)
- Поддоминион Metakaryota
- XIV. Царство Rhodobionta
- XV. Царство Cryptobionta
- XVI. Царство Euglenobionta
- XVII. Царство Dinobionta
- XVIII. Царство Chromobionta (= Tubularistata)
- XIX. Царство Chlorobionta (= Viridiplantae)
- XX. Царство Mycobionta (= Fungi)
- XXI. Царство Inferiobionta (= Parazoa)
- XXII. Царство Metazoa

1.4.1. Империя Noncellulata – неклеточные

Организмы составляющие империю неклеточных характеризуются следующим набором признаков:

– формы не имеют клеточного строения: от активных полинуклеотидов до организмов состоящих из полинуклеотидов, белкового капсида, нескольких ферментов и

липидной мембраны. Последняя заимствуется из клетки хозяина;

– в автономном состоянии неклеточные содержат только один тип нуклеиновых кислот: ДНК или РНК. Оба типа нуклеиновых кислот могут быть одно-, двухцепочечные или в геноме чередуются одно и двухцепочечные участки;

– организмы не способны к самостоятельному размножению (исключительно паразитические формы);

– нет самостоятельного обмена веществ.

1.4.2. Империя Cellulata – клеточные

Организмы, составляющие империю клеточных, характеризуются следующим набором признаков:

– тело имеет клеточное строение,

– в клетке одновременно присутствуют ДНК и РНК,

– имеют рибосомы,

– организмы способны к самостоятельному размножению,

– большей частью (или исходно) свободноживущие,

– организмы способны к самостоятельному синтезу ферментов,

– для них характерен обмен веществ.

Империя включает в себя 3 доминиона и 22 царства (Кусакин, Дроздов, 1997).

Доминион Archaeobacteria — археобактерии

По общей морфологии клеток и по размерам археобактерии принципиально не отличаются от настоящих бактерий (еубактерий). Организация клеток типично прокариотная.

Все археобактерии, за исключением термоплазмы, имеют клеточную стенку, окружающую клетку снаружи от плазматической мембраны. У них известны четыре различных типа строения клеточной стенки. Мурамовая кислота, обязательный компонент клеточных стенок еубактерий, у всех археобактерий отсутствует. Их клеточные стенки содержат кислые полисахариды, белки или псевдомуреин. Псевдомуреин также относится к гликопептидам, но от муреина отличается заменой в сахаридной цепи мурамовой кислоты на талозаминуриновую, а в пептидных мостиках встречаются

только L-аминокислоты и не обнаружены D-аминокислоты. Отсутствием у археобактерий муреина объясняется их устойчивость к антибиотикам (пенициллину, цефалоспоруину и др.), ингибирующим синтез пептидогликана. Вариабельность строения клеточных стенок, вероятно, свидетельствует о том, что они являются более поздним эволюционным приобретением, обеспечивающим способность археобактерий обитать в экстремальных условиях среды, различающихся по многим параметрам.

Ультратонким строением плазматических мембран археобактерии принципиально отличаются от представителей остального органического мира. Липидная мембрана археобактерий однослойна. В ней отсутствуют сложные эфиры глицерина и жирных кислот, характерные для еубактерий и эукариот, но имеются простые эфиры фитанола, связанного с глицерином в виде С-фитанилового диэфира, С20-С40-бифитанилового тетраэфира и С20-С28 нейтральных изопреноидных углеводов.

Аппарат синтеза белков и сами белки у археобактерии имеют некоторые особенности. Принципиальная схема транскрипции и трансляции у них не отличается от других организмов, но имеются различия в первичной структуре ферментов и информационных молекул транспортных и рибосомных РНК.

Археобактериальные рибосомы относятся к группе 70S-рибосом, характерных для прокариот. Однако меньшая (30S) субъединица археобактериальных рибосом содержит больше белков, чем у еубактерий, и занимает промежуточное положение между рибосомами еубактерий и эукариот. Археобактериальные рибосомы не чувствительны к антибиотикам (хлорамфениколу и стрептомицину), так как на их рибосомах отсутствуют места связывания этих препаратов, ингибирующих работу еубактериальных рибосом. В то же время у археобактериальных рибосом есть места связывания с ингибиторами эукариотных рибосом.

В РНК обнаружены экзоны и интроны и отмечен процессинг – созревание первичных транскриптов иРНК.

Архебактериальный фермент ДНК-зависимая РНК-полимераза, осуществляющая процесс транскрипции, содержит 9–12 субъединиц. У обычных же бактерий РНК-полимераза состоит из 4–8 субъединиц. Архебактериальная РНК-полимераза так же, как и еукариотная, нечувствительна к антибиотикам — рифампицину и стрептолидиту.

В транспортной РНК тимидин заменен на другие основания. ДНК обычно состоит из многократно повторяющихся нуклеотидных последовательностей, что характерно для хромосом еукариот.

К этой группе относятся бактерии, живущие в экстремальных условиях: метанообразующие, галобактерии и анаэробные серозависимые бактерии, а также термоацидофильные микоплазмы (термоплазмы).

Архебактериям свойственны морфотипы, встречающиеся у еубактерий: кокки, цилиндры, спирали, палочки, пирамиды и звезды. Мицелиальные и трихомные формы у них отсутствуют, но имеются два особых морфотипа, не обнаруженные у еубактерий, — это плоские квадратные пластинки и коробочковидные формы наподобие кусочков битого стекла.

Среди архебактерий встречаются как аэробы, так и строгие анаэробы. По типу питания архебактерии можно разделить на хемоорганогетеротрофов, хемолитоавтотрофов и фотогетеротрофов. У них обнаружены особые пути метаболизма. В качестве неорганических доноров электронов может использоваться водород (метанообразующие и термоацидофилы) или сера и сероводород (серозависимые бактерии). Акцептором электронов обычно служит углекислый газ. Некоторым архебактериям для роста требуются органические вещества, а другие способны к автотрофной фиксации CO_2 . У галобактерий обнаружен особый путь фотосинтеза, при котором светопоглощающим пигментом является бактериородопсин.

У термоацидофилов (*Thermoplasma* и *Sulfolobus*) встречаются органические соединения из группы алкилбензолов, которые, кроме них, больше ни у каких организмов не обнаружены, но выделены из нефти и других осадочных пород. Кроме того, в архебактериях имеются и

другие гомологи изопреноидных углеводов, содержащиеся в нефти. Это можно объяснить, приняв во внимание то обстоятельство, что многие современные археобактерии обитают в условиях, которые, вероятно, имелись в архейскую эру, когда началось формирование запасов нефти и других осадочных пород. Весьма вероятно, что нефтяные углеводороды являются продуктами жизнедеятельности археобактерий.

Таким образом, археобактерии, занимая по многим свойствам промежуточное положение между двумя другими филогенетическими стволами клеточных организмов, обладают рядом уникальных свойств, характерных только им (строение плазматических мембран; уникальные РНК-полимеразы и коферменты). Имеется много доводов в пользу того, что археобактерии являются древнейшими обитателями Земли (Кусакин, Дроздов, 1994). Очевидно, что за более чем 3,5 млрд лет археобактерии сильно дивергировали.

В настоящее время описано более 45 видов археобактерий, относящихся к 4 царствам: метанообразующие бактерии (*Methanobacteriobiontes*), галобактерии (*Halobacteriobiontes*), термоацидофильные бактерии (*Thermoacidobacteriobiontes* с двумя отделами – сероокисляющие бактерии (*Sulfolobobacteria*) и серовосстанавливающие бактерии (*Thermoproteobacteria*) и царство археобактериальные микоплазмы (*Archaeotenericutobiontes*).

Доминион Eubacteria – настоящие бактерии

Одноклеточные и нитчатые прокариоты с двухслойными липопротеидными мембранами и гликопептидом муреина в качестве основного структурного компонента клеточной стенки. Липиды состоят из триглицеридов. Кольцевая ДНК находится в цитоплазме. У автотрофных организмов хлоропластов нет, фотосинтез происходит в мембранах, не имеющих упаковки. Дыхание осуществляется в мезосомах или (у сине-зеленых) в цитоплазматических мембранах. ДНК-зависимая РНК-полимераза состоит из 4-8 субъединиц. В транспортной РНК имеется риботомидин. Жгутики, если имеются, простые, без микротрубочек, не окружены плазмалеммой.

По особенностям строения клеточной стенки настоящих бактерий разделяют на два надцарства.

Надцарство *Gracilicuti* — грамотрицательные бактерии. Прокариотные, еубактериальные, грамотрицательные клетки, имеющие специфический (грамотрицательный) тип клеточной стенки. Форма клеток может быть сферической, овальной, палочковидной (прямой или изогнутой) или нитчатой; некоторые формы окружены слизистой оболочкой или инкапсулированы, со жгутиками или без них; некоторые способны к скользящему движению. Размножаются бинарным делением, почкованием или множественным делением. Эндоспор не образуют; могут формироваться плодовые тела и микоспоры. По способу питания выделяются фототрофные, хемоавтотрофные и хемоорганотрофные, аэробные, анаэробные и факультативно-анаэробные; свободноживущие сапрофиты и паразиты.

Надцарство объединяет 4 царства: цианобионты (*Cyanobiontes*), неокисленные фототрофные бактерии (*Anoxyphotobacterobiontes*), скотобактериобионты (*Scotobacteriobiontes*) и спирохетобактериобионты (*Spirochaetobacteriobiontes*).

Надцарство *Firmicutobiontoi* - грамположительные бактерии. Прокариотные еубактериальные, грамположительные или грамвариабельные клетки сферической (кокковой) или палочковидной (бациллярной) формы, со жгутиками или без них, одиночные или колониальные, со спорами (эндоспорами или на гифах) или без них. Хемоорганотрофы, не способные к фотосинтезу, аэробные, анаэробные или факультативно анаэробные. Сапрофиты и паразиты.

Надцарство объединяет 3 царства: лучистые бактерии (*Actinobacteriobiontes*), настоящие грамположительные бактерии (*Eufirmicutobiontes*) и микоплазмы (*Tenericutobiontes*),

Доминион *Eukaryota* – эукариоты

Одноклеточные, колониальные или многоклеточные организмы с полностью обособленным от цитоплазмы ядром, окруженным ядерной оболочкой. Внутри ядра имеется ядрышко. Молекулы ядерной ДНК обычно линейные, реже

кольцевые, вместе с хромосомными белками (гистонами) образуют нуклеопротеидный комплекс. Присутствуют митоз и мейоз. Обнаружены многочисленные органеллы (ядро, эндоплазматическая сеть, рибосомы, лизосомы, микротела, митохондрии и диктиосомы, а у автотрофных форм — хлоропласты со специальными мембранами, упакованными в ламеллы или граны), отграниченные одинарной или двойной мембраной. Рибосомы обычно с константой седиментации 80S (в хлоропластах 70S), их малые субъединицы с константой 40S и большие – 60S. Жгутики сложные, внутриклеточные, окруженные плазмалеммой с микротрубочками, которые расположены по типу 9+2. Аэробное дыхание в основном осуществляется в митохондриях.

2. Теория эволюции

2.1. Понятие «эволюция» в естествознании и биологии

Этимологически слово «эволюция» означает развертывание чего-то ранее свернутого, но исходно содержавшегося в объекте и лишь реализующегося в ходе процесса. В согласии с этимологией в большинстве естественных наук эволюцией называют процесс необратимого изменения системы, детерминированный ее исходным состоянием. Несмотря на то, что ход эволюции могут модифицировать внешние по отношению к системе факторы, траектория изменений системы предсказуема, если известны ее исходное состояние и характеристики модифицирующих воздействий. Другой особенностью детерминированной эволюции является ее воспроизводимость. Сходные системы в сходных обстоятельствах эволюционируют сходным образом. Такой смысл вкладывается в понятие эволюции звезд, планет, рельефа и т.д.

Биологическим системам присущи два типа развития. Приведенному выше пониманию отвечает онтогенез – развитие от зародыша до взрослой стадии. Онтогенез детерминирован генетической программой, модифицируется внешними воздействиями. Он предсказуем и воспроизводим.

Эволюцией же в биологии принято называть не онтогенез, а филогенез. Последний понимается как историческое изменение таксона в ряду поколений, при котором онтогенез вида необратимо изменяется, т.е. одна стандартная программа развития особей заменяется на другую. Появление нового пути развития в значительной степени происходит случайно. Случайность при этом понимается как фиксация одного из многих возможных путей развития. Например, защита от хищника может быть обеспечена путем бегства, маскировки, избегания в пространстве или во времени, активного сопротивления, несъедобности или токсичности, увеличения или уменьшения размеров, механической защиты с помощью прочных покровов, шипов и т.д. Причем многие из этих решений не являются взаимоисключающими, а могут

различным образом комбинироваться, создавая в конечном итоге почти бесконечное число вариантов. Элемент случайности делает траекторию эволюции биологических системы не только непредсказуемой, но и невозпроизводимой для самой системы. Последнее особенно важно, так как иногда недооценивается тот факт, что результат повторного выбора в аналогичной ситуации должен отличаться от предыдущего результата как минимум в деталях. Сходство и различие понятия «эволюция» в биологии и большинстве других естественных наук можно суммировать в виде следующей таблицы.

Биологическая эволюция	Эволюция неживых систем
Необратима	Необратима
Спонтанна	Спонтанна или вызвана внешними факторами
Невозпроизводима	Стереотипно воспроизводима при стандартных условиях
Недетерминистична	Детерминистична
Непредсказуема	Предсказуема, если заданы исходное состояние системы и характеристики внешних факторов

Необходимое условие эволюции биологического типа – способность системы к самовоспроизводству и связь типа «потомок–родитель». Неорганические объекты не эволюционируют в этом смысле: им присущ, говоря биологическим языком, онтогенез, но не филогенез. Для них лишено смысла понятие «родства»: сходные звезды имеют сходных предшественников, но не общего предка, сходную, но не общую историю.

Особую терминологическую проблему создают биогенные и биокосные системы. Признавая, что эволюция неживых систем детерминирована, а живых систем нет, мы сталкиваемся с проблемой неоднозначности терминологии для неживых, но биогенных форм. Продукты жизнедеятельности организмов, являясь результатом биологической эволюции, изменяются во времени столь же непредсказуемо, как и сама живая система.

Например, появление свободного кислорода в земной атмосфере в рамках детерминистической модели эволюции планеты непредсказуемо и целиком определяется свойствами конкретных групп земных организмов, а именно фотосинтетиков.

Это же наблюдение можно применить к таким сложным биокосным образованиям как почва. Их изменения складываются из спонтанной эволюции косной материи и детерминистической эволюции живого. Корректно описать их в терминах какой-либо одной из этих эволюций невозможно. Ю.И. Чернов (1984) считает, что «метаболиты организмов, играющие огромную роль в биосфере, порождены биологической эволюцией и с этой точки зрения есть часть органического мира. Соответственно можно и должно рассматривать с биологических позиций эволюцию биоценологических систем как совокупностей организмов и продуктов их жизнедеятельности, но не биогеоценозов, являющихся ландшафтными (то есть не биологическими, а географическими по своей природе) системами, для которых необходим иной, синтетический язык описания».

Далее термин «эволюция» мы будем использовать только в биологическом смысле как процесс спонтанного приобретения системой необратимых и устойчиво воспроизводящихся отклонений от прежней нормы развития. Норма складывается как продукт филогенетической истории в ходе множества эволюционных выборов, совершенных предковыми системами в прошлом, и несет черты приобретенных предками адаптаций.

На общенаучную проблему термина «эволюция» накладывается собственно биологическая проблема множественности содержания этого понятия уже в рамках биологических знаний. Связь возникающих при этом проблем с языком описания процесса осознается редко, и большей частью они считаются содержательными; в результате возникают длительные, ожесточенные, но совершенно бесплодные дискуссии о том, какая модель эволюции лучше соответствует действительности. Так, традиционно говорят об эволюции органа, ткани, структуры или функции. Сам по себе орган или функция не воспроизводится. Их воспроизводство возможно

лишь постольку, поскольку воспроизводит себя организм, которому они принадлежат; не имеют они и собственной генетической программы, которая могла бы эволюционно меняться. Но в таком случае биологическая эволюционная парадигма к их изменениям попросту неприменима, так как понятие отбора как дифференцированного размножения заведомо лишено смысла применительно к неразмножающимся объектам.

Такую же природу имеет и дискуссия об эволюции сообществ. В этом отношении высказывается чрезвычайно широкий спектр мнений. Многие авторы полагают, что сама постановка вопроса об эволюции многовидовых совокупностей по меньшей мере сомнительна. В качестве аргументов чаще всего приводятся соображения об аддитивности этого процесса: возникновение новой системы рассматривается как результат сложения независимых эволюционных траекторий видов, слагающих сообщества. Из чего делается вывод о том, что у сообщества не должно быть собственных закономерностей эволюционирования. С чем трудно согласиться. Концепции, описывающие филоценогенез, излагаются в разделе, посвященном проблематике экологического знания.

2.2. Затруднения СТЭ, вызванные многообразием форм жизни

Синтетическая теория эволюции (СТЭ; неodarвинизм, селекционизм) не вызывает сомнений у большинства биологов: считается, что эволюция в целом удовлетворительно объясняется этой теорией. Фактически неodarвинизм представляет идеологию современной биологии.

Согласно теории эволюции, предложенной Ч. Дарвином, виды способны превращаться один в другой под влиянием естественного отбора. Отбор понимается как дифференциальное размножение, т.е. оставление потомства особями, которые чем-либо отличаются от индивидов, не оставивших потомства. Схема процесса логична и проста: организмов рождается больше, чем может выжить => организмы «борются» за

выживание; рожденные организмы разнокачественны => в борьбе за выживание побеждают наиболее адаптированные.

Неодарвинизм является результатом объединения концепций естественного отбора Ч. Дарвина и зародышевой плазмы А. Вейсмана - основы современного представления о наследственности. Синтетическая теория в ее нынешнем виде образовалась в результате трансформации взглядов Вейсмана в Моргановскую хромосомную генетику: приспособительные отличия передаются от родителей потомкам с хромосомами в виде новых генов вследствие естественного отбора. Толчок к развитию синтетической теории дала гипотеза о рецессивности новых аллелей. Привлечение популяционной генетики привело к изменению языка и обновлению понятийного аппарата.

Элементарной эволюционирующей единицей является популяция, понимаемая как совокупность особей одного вида, между которыми осуществляется передача генетической информации. Основным понятием, характеризующим популяцию как эволюционную единицу, становится генофонд – совокупность генов и аллелей данной популяции, выраженная в количественной форме.

Элементарным источником нового качества организмов являются мутации – нарушения генетической информации организма. Предполагается, что мутации полностью случайны по отношению к среде обитания организмов. Случайность мутаций делает крайне маловероятным повышение жизнеспособности данного организма в данной среде. Поскольку большинство природных особей гетерозиготны, то присутствие мутантных генов среди нормальных никак не проявляется в организации и функционировании особей. По выражению С.С. Четверикова, генетическое разнообразие сохраняется «в недрах» вида: вид как губка «впитывает» мутации, оставаясь внешне однородным. Наличие скрытой генетической наследственности – необходимое условие для эволюции.

Элементарный механизм создания изменчивости – рекомбинация генов – перемешивание генных наборов в процессе полового размножения. Важным моментом в эволюции экспрессивности аллелей и создании новой

изменчивости играет кроссинговер – обмен участками хромосом при мейозе. Увеличивает генетическое разнообразие организмов случайное сочетание хромосом и хроматин при мейозе и гамет при оплодотворении.

Влияние генов на строение и функции организма *плейотропно*: каждый ген участвует в определении нескольких признаков. С другой стороны, каждый признак зависит от многих генов; генетики называют это явление генетической *полимерией* признаков. Плейотропия и полимерия отражают взаимодействие генов, благодаря которому внешнее проявление каждого гена зависит от его генетического окружения. Поэтому рекомбинация, порождая все новые генные сочетания, в конце концов создает для данной мутации такое генное окружение, которое позволяет мутации проявиться в фенотипе особи-носителя. Так мутация попадает под действие естественного отбора. Отбор уничтожает сочетания генов, затрудняющие жизнь и размножение организмов в данной среде, и сохраняет нейтральные и выгодные сочетания, которые подвергаются дальнейшему размножению, рекомбинации и тестированию отбором, причем отбираются прежде всего такие генные комбинации, которые способствуют благоприятному и одновременно устойчивому фенотипическому выражению изначально малозаметных мутаций, за счет чего эти мутантные гены постепенно становятся доминантными. Таким образом, доминантность аллеля – это свойство генотипа, а не самого аллеля.

Элементарным эволюционным актом является изменение частот аллелей. Преимущественное размножение определенных генотипов составляет сущность синтетической теории. Эволюционный процесс, как правило, сводится к постепенному накоплению малых генетических отличий, направляемому естественным отбором. Наряду с этим признается роль макромутаций, ответственных за скачкообразные процессы видообразования.

Важным моментом на пути к видообразованию является процесс формирования изолирующих механизмов. *Изоляция* генофондов обеспечивает самостоятельную историю популяций и возникновение новых видов. Изоляция при географическом

(аллопатрическом, квантовом) видообразовании носит первичный характер; при симпатрическом видообразовании (генетическом, экологическом = смежносимпатрическом) – вторична по отношению к обособлению генофондов. В любом случае изоляция генотипов обязательна для видообразования.

Формы видообразования разнообразны: от селективного накопления мелких изменений (аллопатрическое, экологическое видообразование) до скачкообразного процесса при гибридогенном и квантовом видообразовании.

Эволюционный процесс делится на микроэволюцию – процесс преобразования популяций и макроэволюцию – процесс образования таксонов уровня вида и выше. СТЭ по объекту рассмотрения (популяция) является фактически теорией микроэволюции.

В итоге для микроэволюции необходимо наличие трех процессов: 1) мутационного, генерирующего новые варианты генов с малым фенотипическим выражением; 2) рекомбинационного, создающего новые фенотипы особей, и 3) селекционного, определяющего соответствие этих фенотипов данным условиям обитания или произрастания.

При обсуждении процессов видообразования в качестве моделей, как правило, рассматриваются многоклеточные организмы с перекрестным оплодотворением. Между тем ни у кого не возникает сомнений в том, что свойства живых организмов накладывают существенный отпечаток на процессы видообразования. Я.И. Старобогатов (1985), затрагивая эту проблему, отмечает, что ход филогенеза зависит от типа размножения, смены ядерных фаз и степени сложности жизненных циклов, степени интеграции, структуры популяций и особенностей поведения.

Разница в типах размножения не безразлична для процесса видообразования. Как правило модельными для СТЭ являются виды, обладающие половым размножением, когда размножению непременно предшествует половой процесс. Необходимо учесть, что половой процесс не всегда связан с размножением. У ряда одноклеточных эти процессы разведены во времени. Так, у инфузорий половой процесс сводится только

к обмену ядерным веществом между особями во время конъюгации, тогда как размножение всегда осуществляется посредством деления клетки. Наряду с этим, даже в пределах эукариотических организмов, выделяют формы

- с бесполом размножением;
- партеногенетическим размножением, когда имеются измененные половые клетки, развивающиеся далее без оплодотворения, и
- вегетативным размножением, когда организм размножается посредством отделения каких-то частей своего тела.

При наличии обязательного *полового процесса* мутации, как правило, рецессивные, не проявляются в фенотипе и потому не «подхватываются» отбором, формируя «генетический груз» популяции. Лишь после, когда такая мутация окажется в гомозиготном состоянии, она проявится в фенотипе и подпадет под контролирующее действие естественного отбора. «Полезные» мутации подвергаются отбору сразу после появления. Половое размножение предусматривает обмен наследственной информацией и поэтому мутации распространяются между особями популяции. Гетерозиготность особей формирует генетический полиморфизм популяций. Полиморфизм служит основой для преобразования популяций под действием естественного отбора. Результатом таких процессов является медленное, но непрерывное преобразование генофондов популяций.

При *партеногенетическом и бесполом размножении* генотип, несмотря на то, что рецессивный аллель может быть многократно повторен у значительного числа особей, появившихся в результате размножения носителя мутации, не подвергается отбору. И наоборот, если мутация оказывается благоприятной для выживания, быстро формируется клон, обладающий этим полезным свойством.

Специфику *вегетативного размножения* проще всего показать в сравнении с половым размножением. В случае облигатного полового размножения первая опасность для мутантной особи (даже если она обладает большими преимуществами в приспособленности) – не найти себе пару и

не оставить потомства. При вегетативном размножении этой опасности нет. Наличие аналогичных генотипов, возникших при вегетативном размножении, как правило, располагающихся в непосредственной близости от материнского организма, обеспечивает свободное воспроизведение организмов при половом процессе. Именно поэтому полиплоидия и гибридогенное видообразование редки у животных, тогда как у растений эти явления достаточно часты и далеко не всегда связаны с апомиксией или самоопылением.

Смена ядерных фаз. Модельные объекты СТЭ – многоклеточные животные, высшие растения, большинство простейших – диплоидны на протяжении основной части жизненного цикла. Гаплоидны у них только гаметы. Как обсуждалось выше, диплоидность создает условия для формирования генетического полиморфизма популяций. Однако, наряду с такими организмами весьма обычны виды, у которых имеются долгоживущие гаплоидные стадии. Так, у большинства пресноводных водорослей гаплоидное состояние занимает почти весь жизненный цикл, а диплоидна только покоящаяся зигота. У многих морских водорослей, например у морских представителей зеленых и бурых водорослей, имеется чередование самостоятельно живущих диплоидного и гаплоидного поколений. Это отдельные организмы, иногда морфологически сходные, но иногда резко различные, причем подчас каждое способно к размножению.

В гаплоидном состоянии любая возникшая мутация непременно проявится в фенотипе и подвергнется действию отбора. Постоянно действующий отбор рецессивных мутаций на гаплоидной фазе развития должен сводить изменчивость организмов к минимуму. В случае благоприятных мутаций следует ожидать воспроизведения новых генотипов во множестве особей в результате размножения гаплоидной стадии. Таким образом к моменту наступления полового процесса будет сформировано достаточное число мутантных гамет.

У прокариотических организмов, имеющих всего одну хромосому, любая мутация или любой результат рекомбинации

непрерывно проявляется в фенотипе и соответственно подвергается отбору.

Жизненные циклы. У многоклеточных животных жизненные циклы могут быть весьма сложны. Так, целый ряд кишечнополостных (многие гидроиды и большинство сцифоидов) обладает метагенезом – сложным циклом, при котором чередуются полип, размножающийся вегетативно, и медуза, размножающаяся половым путем. В ряде случаев наблюдается закономерное чередование партеногенетических и полового поколений (трематоды, коловратки, ветвистоусые рачки, тли). При наличии сложного жизненного цикла всегда есть возможность его разрыва и обособления части цикла в самостоятельный вид. Более того, у многих многоклеточных животных ранние стадии онтогенеза морфологически отличны от взрослых и представляют собой личинку. В этом случае приобретение личинкой сформированной и продуцирующей гаметы половой системы до перехода во взрослое состояние (неотения) ведет к разрыву жизненного цикла и может оказаться одним из путей видообразования.

Степень интеграции. Обычно те, кто обсуждают видообразование у животных, имеют в виду высокоинтегрированные организмы. Ботаники в этом случае имеют в виду ту степень интеграции, которая свойственна цветковым растениям. Однако в органическом мире есть широкая градация степеней интеграции – от весьма низкой до очень высокой. Это тоже нельзя не учитывать при обсуждении процессов видообразования.

Например, элементы, слагающие колонию, интегрированы более сильно, чем целое, независимо от того, составлена ли колония из одноклеточных или из многоклеточных элементов. Если интеграция и частей, и целого одинакова, то возникает ситуация, когда трудно решить, что является частью организма, а что целым организмом. Примером являются кормусы, формируемые корневищными покрытосеменными растениями. В данном случае организмом можно считать, с одной стороны, всю систему побегов, отходящих от одного корневища, а с другой – за единый организм можно принять и один побег с прилежащим к нему куском корневища. Он, бесспорно, и

окажется отдельным организмом, если целостность корневища нарушится. К числу организмов, находящихся на уровне кормуса, относятся почти все многоклеточные растения, а из животных прежде всего губки.

Наконец, существует такое соотношение интеграции целого и частей, при котором интеграция частей незначительна по сравнению с интеграцией целого. В этом случае говорят о целом как об индивидууме. Таким соотношением обладает большинство многоклеточных животных, в том числе и зооиды колониальных форм.

Совершенно очевидно, что организмы на уровнях колонии и кормуса способны к вегетативному размножению, а на уровне индивидуума, за исключением случаев весьма низкой интеграции, как у некоторых плоских червей, не способны. Образование колонии и идет чаще всего за счет вегетативного размножения. Усложнение кормуса тоже можно трактовать как вегетативное размножение, не доведенное до полного отделения особей. Мутантный организм на уровне кормуса может дать довольно большое число генеративных органов (например, цветковое растение - цветов) и тем самым в какой-то степени компенсировать свою единичность. Можно даже сказать, что кормус в некотором смысле эволюционно выгоднее, чем индивидуум, поскольку одновременно способствует не проявлению вредных мутаций, переводя их в результате полового процесса в рецессивное состояние, и в то же время более быстрому накоплению и тем самым проявлению носителей полезных мутаций за счет вегетативного размножения или умножения генеративных органов.

Структура популяции. У организмов с половым размножением огромное значение для видообразования имеет структура популяции, прежде всего половой и возрастной состав ее размножающейся части. Здесь можно выделить три ситуации:

- раздельнополость, когда в популяции имеются самцы и самки и пол каждой особи сохраняется пожизненно;
- гермафродитизм со сменой пола, когда особь в каком-то возрасте (обычно более раннем) выступает как самец, а в другом возрасте – как самка. Смена пола может происходить

однократно или неоднократно, а иногда по-разному у разных особей одной и той же популяции. В результате в каждый момент популяция состоит из самцов и самок, причем часть самцов (или в некоторых случаях все) принадлежит к более молодому поколению;

– у ряда организмов (некоторые животные, однодомные цветковые растения) наблюдается одновременный гермафродитизм, когда популяция составлена гермафродитными особями, выступающими то в роли самца, то в роли самки. При этом в одних случаях возможно самооплодотворение, в других имеются специальные механизмы, предотвращающие его. Естественно, что одновременный гермафродитизм, при котором возможно самооплодотворение, легче способствует выявлению и закреплению полезных мутаций, и удалению рецессивных;

– в некоторых случаях характер популяционной структуры делает обязательным инбридинг. Так, у некоторых хальцид (паразитические перепончатокрылые насекомые) спаривание происходит сразу после выхода из куколки и тем самым возможно только между потомками одной самки. Естественно, что такой тесный инбридинг столь же способствует видообразованию, как и самооплодотворение.

Поведение животных. Многие животные, особенно более высокоорганизованные, проявляют довольно сложные поведенческие реакции: церемониал ухаживания в брачный период, звуковые, световые или химические сигналы, научение пищедобыче, социальному поведению и т.д. Показано, что различие в поведенческих реакциях создает довольно мощный изолирующий механизм, причем прекопуляционный, позволяющий не расходовать напрасно половые продукты.

У ряда организмов поведенческие реакции закреплены наследственно, тогда как в других случаях (например, «стиль» пения некоторых птиц) существенную роль в передаче поведенческих реакций от поколения к поколению играет импринтинг, т.е. запечатление в молодом возрасте. Последнее обстоятельство может означать, что в некоторых группах значительная степень репродуктивной изоляции может быть достигнута в результате изменения импринтируемого

поведения, т.е. без выработки сколько-нибудь заметных генетических различий. Насколько велика роль поведенческой изоляции в эволюции млекопитающих показывает тот факт, что гибриды диких видов номинативного подрода рода *Canis* в природе не встречаются, хотя при вольерном содержании, нарушающем природное поведение, получаются легко. Поведенческая изоляция, коль скоро она возникла, предотвращает отбор на формирование других механизмов изоляции, и нередки случаи, когда при поведенческой изоляции посткопуляционные изолирующие механизмы полностью отсутствуют.

Надо отметить, что роль поведенческих особенностей в видообразовании и в возникновении изоляции существенно недооценивается. Слишком мало еще исследований поведения беспозвоночных (кроме насекомых), а между тем пауки и некоторые наземные моллюски имеют довольно сложное брачное поведение; некоторые ракообразные способны издавать звуковые сигналы. По-видимому, нарушение поведенческих реакций играет довольно важную роль в видообразовании самых разных групп животных.

Роль сообщества в видообразовании. Экологический аспект процесса видообразования в литературе, к сожалению, обсуждается довольно редко. Между тем совершенно очевидно, что каждый вид существует в пределах определенных биоценозов и вне их жить не может. Таким образом, если в биоценозе не найдется места для уклоняющейся формы или если образующийся вид не сможет занять место какого-либо уже существующего в биоценозе вида в результате конкурентного исключения, организмы погибнут и новый таксон не появится. Поэтому нельзя обсуждать процессы видообразования без учета биоценотического окружения.

2.3. Критика положений СТЭ

Указание на недостаточность теории не предполагает ее неправильность. Обсуждавшиеся выше проблемы СТЭ предполагают возможность доработки концепции. Фактически мы констатировали тот факт, что теория, возникшая в первой половине XX в., недоучитывает современные знания о

разнообразии форм живых организмов. Это предполагает ее дальнейшее развитие на базе сформулированных ранее постулатов с учетом накопившейся новой информации. Однако наряду с таким подходом на протяжении всей истории дарвинизма существовали другие точки зрения, утверждающие, что СТЭ не недостаточна, а неверна в принципе, так как выводы, следующие из ее постулатов, приходят в противоречие с наблюдающимися результатами эволюционного процесса.

Общие критические замечания, как правило, малопродуктивны. Поэтому рассмотрим конкретные нестыковки выводов, к которым можно прийти на основе декларируемых постулатов СТЭ (см. раздел 4.2) и имеющихся данных.

Скорость эволюции и сложность организмов. Из синтетической теории следует, что эволюция должна идти быстрее у организмов, генотип которых обладает большим количеством скрытых мутаций и испытывает более интенсивную рекомбинацию, т.е. у тех, кто обладает менее совершенными механизмами репарации (исправления ошибок репликации) ДНК, меньшей длительностью жизненного цикла и большей плодовитостью. Например, в соответствии с логикой СТЭ мелкие быстро размножающиеся животные должны эволюционировать быстрее, чем крупные формы с долгим циклом развития.

Палеонтологические данные показывают противоположную картину: быстро изменяются крупные сложно организованные виды. Например, наиболее быстрые темпы эволюции известны для млекопитающих, среди которых быстрее других эволюционировали именно те, которые размножались медленно. Например, вся эволюция слонов состоялась за 3 млн лет. По мнению Д.Л. Гродницкого (2000), число их особей за всю историю было меньше, чем количество бактерий, необходимых для получения у последних одной полезной мутации.

Наиболее объективна оценка скорости эволюции таксона по скорости происхождения и вымирания подчиненных систематических групп. А.П. Расницын предложил в качестве оценки скорости эволюции использовать время полувывмирания

таксона и возраста полусовременной фауны (т.е. фауны, в которой половина таксонов данного ранга вымерла, а половина дожила до нашего времени). Оба показателя рассчитываются для конкретного таксономического уровня. Данные А.П. Расницына показывают, что обновление числа видов наполовину происходит у млекопитающих в среднем за 0.54 млн лет, у костистых рыб – за 3.5, у иглокожих – за 4.2, а у фораминифер занимает от 5 до 24 млн лет. Аналогичным образом, половина ныне живущих родов млекопитающих обитала уже 4 млн лет назад, птиц и амфибий – 10 млн лет назад, рептилий – 20, рыб – 30-50, насекомых – 40, а фораминифер – 230 млн лет назад. Учитывая неполную изученность современной фауны и фрагментарную – ископаемой, эти цифры нельзя не считать приблизительными. Вместе с тем разница на 2 порядка делает данные А.П. Расницына явно противоречащими предсказанию синтетической теории о характере связи скорости эволюционных изменений со сложностью живых существ и продолжительностью их жизненного цикла.

Вывод о положительной зависимости между скоростью эволюции и скоростью изменения генофонда безусловно логичен, но не соответствует действительности. Причина кроется в том, что прочная корреляция между фенотипом и генотипом существует лишь тогда, когда эмбриональное развитие особей проходит в привычных для вида условиях. Иначе говоря, принадлежащая А. Вейсману концепция наследственности верна только в постоянной (или флуктуирующей) среде, к которой организм абаптирован предшествующим естественным отбором. Напротив, для эволюции характерны направленные изменения, в ходе которых новому комплексу адаптивных признаков только предстоит сложиться. Смена условий развития изменяет характер генетической обусловленности фенотипа, т.е. установившееся соответствие между генами и признаками нарушается.

Роль рекомбинаций. Исходя из синтетической теории, эволюция не может идти в отсутствие рекомбинации, выявляющей изменчивость, скрытую в генофонде. Это общая точка зрения, начиная от Иогансена, показавшего

неэффективность отбора в чистых инбредных линиях, гомозиготных по всем или по большинству генов. Рекомбинация считается важнейшим фактором, создающим разные фенотипы, которые могут быть подвергнуты отбору. Если нет рекомбинации, то нет и изменчивости.

В природе могут складываться разные ситуации, когда скрытый резерв изменчивости не переходит в явное состояние в процессе размножения. Наиболее распространенный случай – вегетативное и партеногенетическое размножение, когда дочерние особи получают копию материнского генотипа. Отсюда следует, что организмы не должны эволюционировать в отсутствие двуполого размножения. Этот вывод очевидно следует из синтетической теории, и столь же очевидно, что он не верен. Самоопыляемые и вегетативно размножающиеся растения ничуть не менее разнообразны, чем перекрестно опыляемые.

Более того, единственный удачный эволюционный эксперимент, завершившийся видообразованием, проведен Шапошниковым на партеногенетических организмах – тлях, причем превращение в другой вид произошло за несколько поколений – в течение одного сезона. Кроссинговер при митозе теоретически возможен, но практически не заметен. Этот вывод подтверждается многочисленными данными о наследовании окраски, характерных ферментов и структуре ДНК: клоны, гетерозиготные по данной паре аллелей, остаются гетерозиготными на протяжении неопределенно длинной череды поколений. Поэтому следует принять, что быстрая эволюция клонов тлей происходит в отсутствие рекомбинации, т.е. представляет противоречие синтетической теории.

Изменчивость фенотипов и изменчивость генотипов. СТЭ предполагает наличие корреляции между изменчивостью генотипов и фенотипов. Фенотип рассматривается как реализация генотипа в данных условиях обитания. Однако фактические данные ставят под сомнение этот вывод. Например, широко известно, что 99% белков шимпанзе и человека идентичны, хотя относятся к разным родам, в то время как морфологически неотличимые друг от друга виды-двойники дрозофилы имеют от 14 до 36% разных белков.

Еще более поразительны факты высокого фенотипического разнообразия гаплоидных организмов. Как отмечалось выше, у гаплоидных организмов генотипическая изменчивость понижена. Известно несколько примеров гаплоидных организмов, среди которых наиболее удивительны перепончатокрылые насекомые, самцы которых гаплоидны. Тем не менее эта группа не только ни в чем не уступает, но и во многом опередила развитие других отрядов насекомых по скорости и широте дивергенций и адаптаций. Гаплоидные организмы в целом не менее генетически изменчивы, чем диплоидные, за счет нейтральности большинства возникающих мутаций, малая часть из которых сохраняется в генофонде благодаря случайным процессам. Правда, в любом случае отбор работает с фенотипическими проявлениями, поэтому генофонд популяции гаплоидных существ неизбежно будет значительно обедняться за счет отсева не нейтральных мутаций, которые не могут быть скрыты в гетерозиготном состоянии.

Отсюда следует заключение, что генетическая изменчивость всегда избыточна и достаточна. Поэтому скорость эволюции определяется негенетическими факторами. Это прямо противоречит мнению неodarвинистов о том, что для описания эволюционного процесса достаточно информации о статистическом распределении генотипов в популяциях.

Эволюция фенотипа и эволюция генотипа. В рамках СТЭ постулируется высокая степень корреляции фенотипа и генотипа. Отбор аллелей происходит за счет их реализации в фенотипе. Однако признаки фенотипа устойчивее, чем определяющие их гены: однажды появившийся признак в ходе эволюции может получать новое генетическое определение. Поэтому перестройка генотипа может происходить и происходит при неизменном фенотипе. Для иллюстрации относительной независимости признаков от генов рассмотрим способы определения пола – наиболее детально разработанный пример соотношения фенотипа и генотипа. Пол может определяться внутренними (генетическими) или внешними по отношению к развивающейся особи (средовыми) факторами; обе категории механизмов достаточно разнообразны.

Среди внешних механизмов определения пола наиболее распространен температурный: при инкубации в одном интервале температур зиготы развиваются в самцов, при инкубации в другом – в самок. Температурное определение пола встречается у ракообразных, насекомых, рыб. Наиболее подробно изучено температурное определение пола у пресмыкающихся, многие из которых (например, крокодиловые, большинство черепах, некоторые ящерицы) лишены морфологически различающихся половых хромосом. Помимо температуры, определение пола может зависеть от других внешних факторов, биотических и абиотических. Так, ракообразные гаммарусы чувствительны к фотопериоду и в начале сезона склонны превращаться в самцов, позже – в самок. Пол Mermithidae определяется питанием личинок: самки развиваются из крупных особей, самцы – из мелких. Некоторые орхидеи имеют пестичные цветки на хорошо освещенных участках и тычиночные – в тени. Споры папоротника *Ceratopteris richardii* обычно развиваются в однодомные (гермафродитные) растения; гермафродиты выделяют феромон, при определенной концентрации которого из спор вырастают мужские особи. У колониального моллюска *Crepidula fornicata* (Gastropoda: Prosobranchia) пол особи зависит от ее расположения в колонии.

Фактически средовые механизмы определения пола представляют такие же модификации, как классические примеры зависимости формы листьев от погруженности в воду (точнее, от освещенности) у стрелолиста и водяного лютика, как формирование физиологически и экологически различных особей в зависимости от длины дня и температуры у тлей. Во всех этих случаях ДНК ядра передает по наследству не отдельный признак, а набор его дискретных состояний (модальностей), каждое из которых реализуется генотипом в ответ на определенный внешний стимул.

Генетические способы определения пола разделяются на гетерогаметные и гапло/диплоидные. Пloidность влияет на пол у насекомых – перепончатокрылых, трипсов, белокрылок, щитовок, некоторых двукрылых и жуков, а также у клещей. У этих животных из оплодотворенных яиц выходят диплоидные

самки, из неоплодотворенных – гаплоидные самцы. Гетерогаметные способы определения пола встречаются практически во всех крупных таксонах и обязательны у птиц и млекопитающих. Как правило, гетерогаметность связана с наличием специализированных половых хромосом, однако конкретные механизмы могут быть очень различны.

Эти примеры показывают, что генетическое переопределение признаков – достаточно обычный эволюционный процесс. Возникновение полового размножения связывают с происхождением эукариот, обладающих оформленным ядром и мейотическим аппаратом. Следовательно, самцы и самки со всем комплексом характерных для них фенотипических признаков возникли очень давно: невозможно предположить, что пол возникал *de novo* в каждом таксоне. Значит, в пределах старших таксонов на фоне фенотипического постоянства происходила смена генов, от которых зависел путь развития половых желез. При этом механизм определения пола мог неоднократно изменяться с генетического на средовой и обратно. В ходе эволюции при постоянстве признака его генетическое обеспечение изменяется в зависимости от организации онтогенеза и требований естественного отбора.

Наряду с генетическим переопределением признаков, в эволюции происходит смена функций конкретных генов: изменяется характер не только полимерии, но и плейотропии. Результаты смены функций генов можно видеть на примере весьма пестрого распределения способов детерминации пола по системе живых существ. Например, у млекопитающих, пауков и нематод гетерогаметны самцы, а у птиц, змей и ручейников – самки. Среди двукрылых насекомых гетерогаметны самцы встречаются в семействах Tipulidae, Simuliidae, Culicidae, Calliphoridae, Anthomyidae, Phoridae и Drosophilidae, тогда как у Chironomidae, Muscidae и Tephritidae гетерогаметны то самцы, то самки - в зависимости от рода. Аналогично амфибии Ambystomatidae, Bufonidae и Pipidae имеют гетерогаметных самок, Proteidae, Discoglossidae, Hylidae и Leptodactylidae - гетерогаметных самцов, а Plethodontidae, Salamandridae и Ranidae – то самцов, то самок. Сходные различия

демонстрируют рептилии: у Pygopodidae, Iguanidae, Scincidae и Teiidae гетерогаметным полом являются самцы, а у Gekkonidae, Lacertidae и Varanidae – самки.

Эволюция состоит в переходе из одного устойчивого фенотипического состояния в другое. Судя по изложенным данным о механизмах определения пола, эволюция нарушает нормальное наследование признаков. При этом изменяется характер соответствия между фенотипическими признаками, средовыми факторами и составом генотипа: гены могут приобретать новые функции (изменяется плейотропия), а признаки могут получать новое генетическое и/или средовое определение (изменяется полимерия) в зависимости от специфики исходного онтогенеза и новой экологической ниши. В сущности, это давно известно: в разных таксонах идентичные гены часто определяют негомологичные признаки, и наоборот – гомологичные признаки не обязательно связаны с идентичными генами.

Как следствие изменения характера полимерии и плейотропии, изменяется вся структура множественного соответствия между генотипом и фенотипом. Это обстоятельство имеет важнейшее следствие: язык генетики невозможно использовать для описания эволюционных явлений.

Роль изоляции. Согласно СТЭ, изолированная популяция неизбежно рано или поздно превращается в новый вид, т.е. ее особи утрачивают способность скрещиваться с особями «старого» вида. Это положение естественно вытекает из аксиом неodarвинизма: мутации и рекомбинация идут независимо в изолированных популяциях и в силу своей случайности порождают разные генотипы. Требования отбора тоже хоть чем-нибудь различаются, ибо не существует двух идентичных биогеоценозов. Следовательно, и результат отбора должен быть специфичен.

На самом деле изоляция не является ни необходимым, ни достаточным условием видообразования. Например, существуют смежные популяции одного вида, не разделенные каким-либо изолирующим барьером и тем не менее не смешивающиеся. С другой стороны, имеется обширная группа видов, ареал которых разделен географическими барьерами, но

они по-прежнему сохраняют свою целостность. Очевидно, эволюционная самостоятельность популяций, с одной стороны, не является непосредственным результатом их репродуктивной изолированности друг от друга, а с другой стороны – не стирается при обмене генами между ними.

Непрерывность эволюции. Вывод большинства сторонников синтетической теории о достаточности изоляции для видообразования вплотную примыкает к утверждению неodarвинистов о том, что эволюция таксонов идет постоянно, даже если среда обитания не изменяется. Это должно быть справедливо исходя из тех же соображений: мутационный процесс и рекомбинация непрерывны. Постоянно действует и отбор: выживает лишь небольшая часть потомства любой пары особей или одной партеногенетической самки, из выживших лишь единицы принимают участие в дальнейшем размножении. Однако это утверждение противоречит огромному палеонтологическому материалу: раз возникнув, таксоны в течение очень долгого времени пребывают в неизменном состоянии – стазисе. Это правило справедливо на любом таксономическом уровне, но наиболее явное противоречие представляют «живые ископаемые» – виды, не эволюционирующие многие миллионы (иногда сотни миллионов) лет.

Динамика численности. По синтетической теории эволюции, колебания численности популяций должны сопровождаться эволюционными изменениями. Все природные популяции претерпевают периодические флуктуации плотности. В наиболее яркой форме это проявляется во время массовых размножений: периоды спада, когда не выживает почти никто, сменяются благоприятными периодами, когда выживает большинство особей. Такие условия позволяют свободно проявиться всем факторам эволюции, на которых основана синтетическая теория: фаза роста сопровождается практически беспрепятственным умножением разнообразных генотипов, которые затем предстают перед сильнейшим естественным отбором. Следовательно, пульсации численности вида не могут быть безразличны для генотипического состава популяций. Поэтому с точки зрения синтетической теории непонятно,

почему до сих пор не зарегистрированы случаи эволюционных изменений, вызванных волнами численности. Это тем более странно, что многие хозяйственно значимые виды являются объектами пристального наблюдения и изучения в течение десятков и сотен лет: любые фенотипические изменения таких видов не могли остаться незамеченными.

Повторное происхождение таксонов. Из постулатов синтетической теории эволюции следует, что один и тот же вид не может произойти дважды в силу случайности процессов, определяющих возникновение генов и их сочетаний. Этот вывод лежит в основе кладизма, который рассматривает эволюцию исключительно как дивергентный процесс. В практике растениеводства известен ряд примеров так называемого «ресинтеза» культурных видов, когда культурное растение, предки которого оставались неизвестны, было получено в нашу эпоху путем гибридизации и селекции диких видов. Даже со ссылкой на ограниченность мутационного процесса остается непонятным, какие факторы позволили получить копию генома уже имевшихся культурных растений из геномов их предполагаемых предков через сотни и тысячи поколений раздельного произрастания. Аналогичным образом некоторые домашние животные, например собака, возможно были выведены независимо друг от друга на разных континентах, если не из разных исходных видов, то из разных популяций предковых видов.

Западные биологи считают главным недостатком СТЭ отсутствие в ней эмбриологических концепций и направляют свои усилия на объединение биологии развития и неodarвинизма. По мнению Д.Л. Гродницкого (2000), несовместимость СТЭ и биологии развития обусловлена генетической идеологией неodarвинизма, предполагающей наличие жесткого соответствия между изменениями генотипа и фенотипа.

Существенным недостатком СТЭ является отсутствие сколько-нибудь разработанной системы общих экологических понятий. Считается, что сообщества изменяются лишь постольку, поскольку эволюционируют составляющие их виды. Неправильность таких взглядов становится очевидной, если мы

примем во внимание разрабатываемые в отечественной экологии представления о принципиальном различии экологической ниши и экологической лицензии, о консортивной структуре биоценозов и теории филоценогенеза.

Традиционную оппозицию неodarвинизму составляет палеонтология, согласно данным которой длительные периоды когерентной эволюции сменяются вспышками некогерентной скачкообразной эволюции. Теоретическая модель постепенной эволюции трансформизма почти не имеет палеонтологических подтверждений.

2.4. Альтернативные теории эволюции

На современном этапе не существует альтернативной концепции эволюционного процесса, аналогичной по своей проработанности и распространенности СТЭ. Однако имеется целый ряд идей, концепций, авторы которых в явной или скрытой форме выступают против общепринятых взглядов на механизм эволюционного процесса. Плюрализм современной науки, выражающийся в признании возможности существования нескольких объяснений имеющихся фактов, в биологии наиболее ярко представлен именно при трактовке механизмов эволюции жизни.

Каждая из изложенных далее концепций отражает объективно существующие явления материального мира. Мы заведомо не рассматриваем идеалистические концепции как не научные, придерживаясь материалистических взглядов на сущность жизни.

По всей видимости, верно мнение Урманцева, утверждавшего, что с позиций общей теории систем все созданные до этого момента эволюционные доктрины страдают значительной неполнотой. Именно по этой причине важно знание по возможности всех альтернативных концепций, различающихся, как правило, вниманием к различным аспектам эволюции, или трактовкой наблюдающихся явлений.

2.4.1. Номогенез

Термин *номогенез* (от греч. «nomos» – закон), обозначающий эволюционную гипотезу, в которой эволюция рассматривается как запрограммированный процесс реализации внутренних, имманентных живому организму закономерностей, впервые вошел в биологию благодаря изданию Л.С. Бергом одноименной книги с полным названием «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей» (1922). В своей исходной форме номогенез противопоставлялся теории Дарвина как основанной исключительно на случайной изменчивости. По мнению Ю.В. Чайковского, номогенез поменял презумпцию. Дарвинизм рассматривает всякое сходство как свидетельство общего происхождения или результат независимого приспособления, а номогенез – как результат общности законов развития.

Предшественники. Представления о наличии внутренних правил в эволюционном процессе появились ранее теории Льва Семеновича. Русский палеонтолог Д.Н. Соболев, изучавший девонских головоногих моллюсков – гониатитов девятью годами ранее «Номогенеза» Берга, опубликовал работу, которая послужила источником идей для возрождения номогенеза во второй половине XX в. Соболев основное внимание уделил градационным изменениям, которые представлены мутациями Ваагена – морфологическими изменениями в разрезе геологического времени (современные исследователи чаще называют их хроноклинами). Несколько последовательных мутаций образуют ряд, или линию. Оказалось, что изменения морфологических признаков ископаемых моллюсков в различных эволюционных линиях и группах линий происходят в одинаковом порядке – через те же градации и стадии. Соболев отобразил эволюционное многообразие параллельных рядов в виде таблицы, как это предлагают современные номогенетики.

О закономерной направленности эволюции свидетельствует также закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, установленный Н.И. Вавиловым. Берг прямо говорил о том, что «Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я», а также многократно ссылался на его данные. Сущность закона

гомологических рядов совершенно ясна в той формулировке, которую ему дал сам автор:

1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны (название «вида», использовавшееся во время дискуссии начала XX в. о реальности видовой категории), тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений, в общем, характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды». Данный закон основан на анализе громадного материала об изменчивости культурных растений и их диких сородичей и никогда никем не опровергался.

Менее известно, что наряду со сходной изменчивостью видов Вавилов признавал существование у них специфических, до поры неизменных признаков – радикалов. К числу таких радикалов относятся, в частности, величина и кратность хромосомных наборов. У пшеницы, например, она обычно кратна семи (у однозернянок – 14, у твердых – 28, у мягких – 42). Понятно, что подобный радикал, как и вообще любой количественный признак, не может возникнуть постепенно, под действием отбора. Он мог образоваться только сразу, одномоментно.

Для понимания сущности открытого Вавиловым закона очень важно его высказывание о том, что «в случае параллелизма отдельных семейств, классов, конечно не может быть речи о тождественных генах даже для сходных внешне признаков». Здесь недвусмысленно говорится о том, что гомологические ряды не генетическое явление и, следовательно, они не могут являться подтверждением генетической интерпретации эволюционного процесса. По мнению Назарова (2005), абсурдно одновременно принимать закон Вавилова и отвергать закон конвергенции Берга.

Концепция номогенеза Берга. Л.С. Берг провозгласил основным законом эволюции «автономический ортогенез» – имманентное свойство живой природы производить независимо

от внешней среды все более совершенные формы. Ортогенез – длительная тенденция какой-либо группы к эволюции в некотором определенном направлении (термин введен в науку немецким зоологом Т. Эймером). Постулируя наличие у организмов такого целенаправленного внутреннего процесса, Берг указывает, что нечто аналогичное уже было высказано в России К. Бэр, П. Я. Данилевским и Н.Н. Страховым, а на Западе – К. Негели и Э. Копом.

Концентрируя свое внимание главным образом на прогрессивной эволюции и случаях «истинного новообразования», Берг честно признает, что о причинах прогресса ему ничего не известно. Зато о способах его осуществления он пишет с полной определенностью. Согласно его номогенетической концепции, автономические факторы изменяют «существенные признаки, определяющие самый план строения данной группы», и ведут её по пути прогресса. В итоге возникают новые органы и образуются систематические группы от уровня вида до класса, причем Берг специально подчеркивает, что соответствующие признаки часто «образуются в определенном направлении независимо от пользы». По мнению Берга, запрограммированность эволюционного развития филогенетических линий органически включает в себя явление преадаптации.

Как же представлял себе Берг механизм возникновения новых признаков, а вместе с ними – новых видов и более высоких таксонов? Во всех случаях это процесс, одновременно охватывающий всех особей данного вида и сразу на громадной территории. При его описании Берг пользуется такими эпитетами, как эпидемический, массовый, стихийный. Тезис о массовом характере преобразования населения вида Берг настойчиво противопоставляет положению Дарвина о действии естественного отбора на индивидуальную изменчивость и преимущественное сохранение первоначально небольшого числа изменившихся индивидов.

Изменчивость, лежащая в основе образования новых признаков, никогда не бывает случайной. Она всегда возникает закономерно, т.е. в нужное время, и направлена в сторону, полезную для ее обладателей. В полном отрицании случайности

и, напротив, в утверждении строгой закономерности преобразования как раз и состоит идейное ядро теории номогенеза. Но коль скоро изменчивость закономерна и направлена, нужда в естественном отборе как факторе эволюции полностью отпадает.

Массовые преобразования форм, связанные с возникновением новых признаков, могут осуществляться не только под действием автономических процессов, но и под влиянием географического ландшафта, т.е. причин хоронимических. В этом случае новые формы возникают в результате географической изоляции части популяции вида, испытывающей «принудительное» превращение. Согласно точке зрения Берга, влияние географического ландшафта по сравнению с действием автономических причин намного скромнее по результатам, так как оно способно приводить лишь к образованию подвидов, в лучшем случае – викарирующих видов.

Отдавая приоритет причинам автономическим, Берг разъясняет, что их действие проявляется в мутациях Ваагена. При этом новые виды образуются путем замещения (субституции) старых, материнских на основе «массового преобразования» громадного количества особей, а не путем дивергенции, как это утверждал Дарвин. Сами же мутации совершаются исключительно скачками, поэтому между истинными таксонами никогда не бывает переходных форм. Берг отмечает также, что «массовое преобразование есть явление геологического порядка».

Что касается масштаба возникающих новообразований, то он бывает самым различным, но главное - это часто «резкий и заметный шаг ... в морфологическом отношении: это может быть образование плаценты, конечности типа пятипалой, конечности типа летающей, появление гетеростилии, семени, двуполого цветка и т.п.». Таким путем возникают, по Бергу, новые роды, отряды и даже классы. Способ образования высших таксономических единиц такой же, как и низших. При этом прогрессивные изменения совершаются впервые в молодом возрасте или в эмбриональном состоянии.

Представления Берга о судьбе внутривидовых подразделений прямо противоположны дарвиновским. Он полагал, что внутривидовые единицы никогда не в состоянии «дорости» до вида в результате дивергенции, а, наоборот, виды, возникнув сразу, скачком, разделяются на подвиды и более мелкие единицы. В современную нам эпоху, отмечал Берг, вполне можно наблюдать разложение сборного вида на его составные элементы, но никто еще не видел обратного процесса – превращения расы в вид, и нельзя допустить, чтобы такой процесс мог происходить. Следовательно, по Бергу, сначала образуется вид, а уже затем происходит его расщепление на соответствующие внутренние составные части.

Благодаря единым законам развития «эволюция идет в определенном направлении», по конкретному руслу, подобно электрическому току, распространяющемуся вдоль проволоки (сравнение Берга). Она складывается из направленного (а отнюдь не хаотического) изменения признаков организмов. Варьировать же в определенном направлении организмы побуждают главным образом внутренние, автономические причины.

Трансформация номогенеза во второй половине XX в. в России. Исследования параллельной изменчивости, многочисленные в 1920-е гг. после открытия закона Вавилова, к началу 1940-х гг. полностью прекратились. Об этом законе и номогенезе Берга забыли на целых два десятилетия. К проблеме вернулись только в начале 1960-х гг.

В России попытку раскрыть природу закономерных изменений таксонов предприняли палеоботаник и теоретик-эволюционист С.В. Мейен и тесно сотрудничавший с ним Ю.В. Чайковский. Мейен работал над созданием новой науки меронии, предметом исследования которой должны явиться признаки, используемые в систематике организмов. В отличие от таксономии, распределяющей формы организмов по группам, в случае меронии организм делится на части - по морфологическим, физиологическим или экологическим признакам. Классифицируя части, мы получаем мероны («классы частей»). Примерами меронов могут служить любые части целого (органы, ткани, определенный тип клетки,

физиологическая функция и т.п.), общие для данного таксона. В сумме они составляют его архетип, или план строения. Мерономия, по мнению Мейена, призвана обеспечивать таксономию «признаковым пространством и данными о соотношении признаков у разных объектов». Сравнивая ряды параллельных таксонов, Мейен констатировал, что у них наблюдается сходный, а иногда и идентичный набор меронов. Эту повторяющуюся последовательность меронов в параллельных таксонах Мейен назвал рефреном.

По аналогии с периодическим законом в химии он считал полезным графическое отображение рефренов в виде таблицы, как это гораздо раньше сделал Соболев, где по горизонтали представлены изменения мерона в рядах сравниваемых таксонов. Вертикальные столбцы означают одинаковые состояния выбранного мерона в этих таксонах. Фактически это те же гомологические ряды Вавилова, только сведенные в таблицу. Мейен считал, что подобная форма записи ценна не столько для систематики, сколько для понимания процесса эволюции.

Класс	Значение мерона					
	Отсутствие или невидимый снаружи зачаток	Развита только слабая передняя пара	Суставчатые плавники или лапы	Орган для		
				ползания	планирующего полета	активного полета
Костные рыбы	Мурена и др.	Китовидка, угри и др.	Кистеперые	Морской нетопырь	Летучие рыбы	Клинобрюшка
Амфибии	Червяга	Сирен	Нек, ископаемые батрахюорфы	Саламандры и др.	Яванская лягушка	—
Рептилии	Змеи и безногие ящерицы	Хирот	Морские черепахи и др.	Черепахи, крокодилы и др.	Ногокрыл (ископаемый)	Летающие ящеры (ископаемые)
Птицы	Киви (нет передней пары)	—	Пингвины	Некоторые виды	Совиный попугай и др.	Большинство видов
Звери	Киты, ламантин, дюгонь (нет задней пары)	Киты	Ламантин, дюгонь (передние), калан (задние)	Кроты, тюлени и др.	Шерстокрыл	Рукокрылые и др.

Рис. 2.1. Рефрен мерона «парные конечности» (Чайковский, 1990; по Назаров, 2005)

Так, при подобной записи мерона «парные конечности» (рис. 2.1) для всех классов позвоночных выявляется общий рефрен: от полного отсутствия обеих пар до образования органа полета – крыла. Таблица наглядно демонстрирует возникающее в силу закона параллелизмов признаковое пространство, позволяющее предсказывать, что может и чего не может быть в эволюции. В природе, правда, вовсе не обязательно должно существовать такое число разных форм, какое способно занять все клетки таблицы. Так, возвращаясь к мерону «парные конечности», надо отметить, что в истории никогда не было крылатых амфибий и птиц без задних конечностей. Мейен справедливо замечает, что без выявления всего мыслимого разнообразия нельзя установить и существования многих запретов. Один из самых наглядных примеров рефрена на ботаническом материале – типы расчленения листовой пластинки (рис. 2.2). Хотя в типологии обычен поиск закономерности в повторяемости признаков внутри таксонов, самая суть рефренов, по мнению Мейена, состоит в выявлении закономерностей в изменчивости признаков между таксонами.

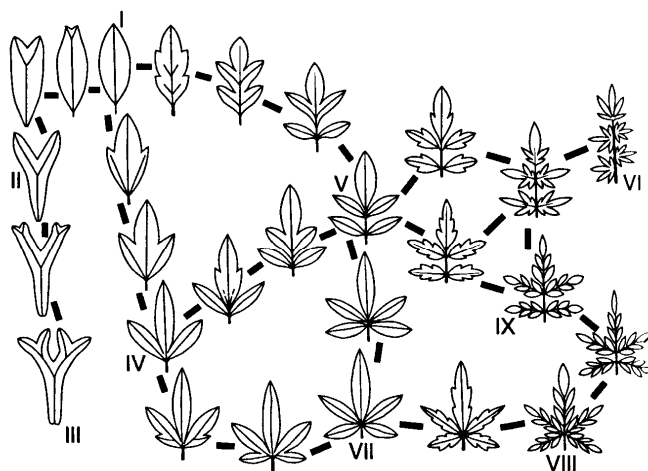


Рис. 2.2. Типы расчленения листовой пластинки (Мейен, 1973; по Назаров, 2005).

Анализируя закономерности распределения признаков, Мейен обнаружил явление, названное им транзитивным полиморфизмом. Оно состоит в том, что новый таксон рождается с тем же набором составляющих его таксономических единиц или форм, существовавших у предкового таксона, которые повторяют и соответствующие признаки (рефрен). Причем даже небольшое число уцелевших особей способно восстановить все внутреннее разнообразие исчезнувшего таксона. Существование подобной закономерности в сочетании с происходящей при смене поколений свободной комбинаторикой признаков чрезвычайно усложняет обнаружение таксонов-предков и восстановление филогении, а то и вовсе делает это занятие бессмысленным. Эволюция идет и сразу «заметает» за собой следы.

Ученый обратил внимание на то, что в формулировке закона Вавилова речь идет только о повторности признаков от таксона к таксону, но в ней ничего не говорится о повторности в правилах их преобразования. С точки зрения выявления типологических закономерностей это имело бы особое значение. Гораздо важнее самих морфологических параллелизмов тот факт, что, например, в разных семействах цветковых наблюдаются одинаковые тенденции в преобразовании морфологических особенностей. Именно общность тенденции, наличие одного правила преобразования позволяют предсказывать и целенаправленно искать недостающие члены параллельных рядов.

В отличие от Вавилова, констатировавшего наличие связи между родством и изменчивостью, Мейен обнаружил, что полнота проявлений параллелизма не всегда связана с генетической общностью. Сплошь и рядом она, напротив, обратно пропорциональна систематической близости таксонов. Так, параллелизм между головоногими моллюсками и фораминиферами по спиральям раковины гораздо полнее, чем между головоногими и брюхоногими по тому же признаку; параллелизм жизненных форм кактусов и молочаев полнее, чем между кактусами и более близкими к ним *Caryophyllaceae*. Так как изоморфическое сходство не сводимо ни к генетической общности, ни к подобию условий существования, Мейен делает

вывод о существовании чисто морфологических (типологических) законов, являющихся наиболее общими и пока еще очень слабо изученными.

Развивая стержневую идею номогенеза, Мейен, в отличие от Берга, не создал целостной концепции. Пытаясь примирить СТЭ и номогенез, он принял в качестве факторов эволюции мутации и отбор. Назаров, анализирувавший теоретическое наследие Мейена, удивлялся как автор исключительно актуального обобщения о тропиках как «колыбели» и «музее» растительного богатства планеты «мог закрывать глаза на очевидную несовместимость СТЭ и номогенеза». Дело в том, что в своей работе по тропической флоре Мейен констатирует, что исключительная роль тропиков во флорогенезе стала возможной только благодаря тому, что естественный отбор здесь сильно «заторможен» и потому допускает всевозможные эксперименты природы.

По мнению Назарова, другой убежденный последователь номогенеза – Ю.В. Чайковский, принимая и высоко оценивая вклад Мейена, избежал его непоследовательности. Одной из самых продуктивных для эволюционной теории дисциплин Чайковский считает современную термодинамику неравновесных процессов И. Пригожина с ее ключевой идеей самоорганизации и самосборки. По его мнению, именно данный раздел термодинамики демонстрирует неизбежность саморазвития таких сложных и далеких от равновесия систем, какими являются живые организмы. Термодинамика побудила к отказу от взгляда на эволюцию как последовательную цепь реакций биологических объектов на внешние воздействия и представила ее как совокупность актов самоорганизации. Междисциплинарный характер строящейся теории самоорганизации делает, по мнению Чайковского, излишним создание обособленной теории происхождения видов. Как номогенетик, Чайковский видит в учении о биологической эволюции часть или раздел современного глобального эволюционизма и мыслит его дальнейший прогресс в рамках их тесного взаимодействия. Наметившийся в работах Чайковского редукционизм – отрицание сущности у биологической формы материи – получил дальнейшее развитие в концепции общей

теории систем и эволюционике – «общей теории развития систем природы, общества, мышления» философа Урманцева, который рассматривал изоморфическое сходство как следствие системной природы самих систем. Фактически и второе рождение номогенеза в России не привело к формированию законченной системы взглядов на биологическую эволюцию.

Развитие номогенеза в мировой науке. Интерес к закономерностям эволюции определялся у разных авторов разными причинами, но наиболее общими, по-видимому, были (1) затруднения в истолковании параллелизмов и направленности эволюции, (2) выявление эволюционной значимости активности организмов и способности живого к самоорганизации, (3) склонность искать объяснения сложных вопросов упорядоченности эволюции в рамках определенных философских и научных традиций (например, приверженность многих французских эволюционистов к гипотезе антислучайности, разработанной в 30-е гг. Л. Кено).

По мнению историка науки Назарова, заслуживают упоминания три зарубежные концепции, в которых причины канализованности эволюции в них связывают с увеличением количества ДНК (С. Оно), со структурой белков (Ж. Моно), с процессами трансформации, заложенными в организации вещества и энергии (А. Лима-де-Фария).

Американский молекулярный биолог С. Оно попытался связать грандиозные макроэволюционные события с многократной дупликацией генов и увеличением на этой основе количества ядерной ДНК. Путем дупликации избыточных генов возникают новые – как структурные, так и регуляторные гены, ответственные за крупные морфологические преобразования.

Французский биохимик Ж. Моно (Monod, 1970) наделил телеономическими свойствами белки и свел к их принципам организации все характеристики сложного многоклеточного организма. Подобные свойства белков зависят, по Моно, от их способности вступать в стереоспецифические взаимодействия нековалентного характера с другими соединениями. Отсюда он сделал вывод, что структурная самосборка организма в онтогенезе и изменения в ней, переходящие в филогенез, представляют собой суммарный итог самопроизвольной

организации белков, информация о которой заключена в их структуре.

Среди современных номогенетических толкований эволюции выделяется своим радикализмом концепция автоэволюции шведского цитогенетика А. Лима-де-Фариа. Она в равной мере отражает идеи западного структурализма и глобального эволюционизма.

В понимании Лима-де-Фариа биологическая эволюция – всего лишь продолжение эволюции физико-химической, которая началась с рождением Вселенной. В этой предбиологической эволюции он выделяет три последовательных автономных уровня – эволюция элементарных частиц, химических элементов и минералов. Присущие последним законы и правила задают все особенности биологической эволюции и прежде всего налагают на нее все новые ограничения, пока не останется всего один или несколько возможных путей ее реализации. Полагая, что «биологическая эволюция полностью обусловлена упорядоченностью трех предшествовавших эволюции» и что все биологические явления можно и нужно свести к законам физики и химии, он заявляет о себе как о крайнем редуccionисте. Следствием такого жестко канализованного развития оказывается, по Лима-де-Фариа, гомологичность изоморфизмов, наблюдаемых в живой и неживой природе. В представлении Лима-де-Фариа законы и механизмы эволюции еще предстоит открыть, а гены и хромосомы играют в ней лишь второстепенную роль.

2.4.2. Эволюция при участии чужеродной ДНК

Следует сразу оговориться, что не существует общепринятой гипотезы, объясняющей эволюцию организмов через ассоциацию чужеродной генетической информации. Скорее имеется набор высказываний, замечаний, констатирующих данное явление, и предположений о роли этого явления в эволюции. В своей крайней форме данное направление эволюционной мысли по своим постулатам (например, массовое направленное изменение особей на больших площадях) примыкает к номогенезу. По этой причине,

а не в силу приоритетности, это направление научной мысли заслуживает рассмотрения во вторую очередь.

В 1972 г. в Стэнфордском университете (США) в лаборатории П. Берга была получена первая рекомбинантная (гибридная) ДНК, сочетавшая в себе фрагменты ДНК фага лямбда и кишечной палочки с кольцевой ДНК обезьяньего вируса 40. Этот эксперимент положил начало генетической, или генной, инженерии и созданию с ее помощью новых полезных видов микроорганизмов, сортов растений и пород животных. Основу ее метода составили клонирование нужных генов и их встраивание в геном организмов преобразуемого вида. Уже сразу после появления генетической инженерии перед учеными встал вопрос: существует ли аналог этого метода в природе?

Открытия в начале 1950-х гг. трансдукции и лизогенной конверсии, а несколько ранее трансформации показали, что, по крайней мере, у бактерий наследственные свойства могут изменяться под влиянием интеграции фрагментов чужеродного генетического материала, переносимых умеренными бактериофагами. Ряд специалистов, изучавших мир эндосимбионтов высших организмов, отмечали существование генетического обмена между симбионтами и их хозяевами (водоросли, дрожжи, актиномицеты и т.п.). В дальнейшем была открыта способность вирусов и плазмид осуществлять перенос генетического материала между хозяевами. Огромная роль плазмид в потоке генов между самыми различными организмами выяснилась в связи с исследованием механизма развития резистентности к антибиотикам и инсектицидам. Кроме вирусов и плазмид носителями блуждающей генетической информации выступают транспозоны, инсерционные элементы и другие мобильные генетические элементы.

Источником чужеродного генетического материала могут служить не только его живые носители. Давно известно, что нуклеиновые кислоты присутствуют в почве, в водах морей, океанов и рек, причем их содержание в этих средах как минимум на порядок выше количества ДНК в клетках всех микроорганизмов планеты вместе взятых.

Киевский генетик В.А. Кордюм, обобщив новейшие данные о переносе генов между организмами в экспериментах и в природе, высказал идею о взаимном обмене генетической информацией (без таксономических ограничений) всего живого на Земле как важнейшем факторе эволюции. Он указал также порядка двух десятков каналов, по которым чужеродная генетическая информация достигает генома клетки. Публикация вызвала резкую критику со стороны официальной науки. Однако наряду с ней были и положительные отзывы. Н.Н. Воронцов (2004) справедливо заметил, что «эволюционисты до недавнего времени предпочитали не знать или не пытались оценить революционизирующее значение этих фактов для эволюционной теории», а концепцию Кордюма назвал «в высшей степени интересной и стимулирующей как дальнейшее накопление экспериментального материала, так и дискуссии».

Что же нового сказал Кордюм? Он констатировал наличие *горизонтального переноса* наследственной информации, который реализуется между организмами одного поколения независимо от их систематической принадлежности (вертикальный перенос осуществляется между поколениями одного вида). Далее Кордюм рисует картину информационного шквала, обрушивающегося на все живое, и одновременно описывает мощную «фортификационную» систему защиты от него, которой окружает себя организм на всех уровнях организации. Но эта система не дает абсолютной неуязвимости. В экстремальных ситуациях организмы, испытывающие стресс, подвержены инфицированию чужеродной ДНК. Развивая представления о положительном аспекте вторжения чужеродных генов, М.Д. Голубовский образно пишет о том, что современная теория эволюции должна быть основана на принципе «Декларации прав клетки» – клетка каждого вида в биосфере Земли имеет право искать, получать и распространять наследственную информацию между любыми структурными компонентами своего генома.

Коль скоро экзогенная информация все же проникает в организмы, то, по мнению Кордюма, в каждом из них, вероятно, имеется постоянно поддерживаемое депо этой информации. Все сказанное дает основание Кордюму взглянуть на эволюцию с

информационных позиций и ввести понятие *информационного фактора* эволюции. Важность такого подхода нашла отражение в самом названии предложенной теории как информационной концепции эволюции.

Развивая идею об информационных основах эволюции, Кордюм по аналогии с понятием о мутационном давлении вводит представление об *информационном давлении*, под которым подразумевает непрекращающийся поток генов. Легко или после упорного сопротивления, рано или поздно живые организмы уступают этому давлению. Таким образом, они быстро получают ценную информацию, на приобретение которой, по традиционной схеме современных дарвинистов, ушли бы миллионы лет. Отсюда следует, что при всей своей генетической замкнутости виды – информационно открытые системы, способные к обмену со всем генофондом биосферы; они и сами в конечном счете являются его продуктом. Это и многие другие положения концепции Кордюма перекликаются с выводами Р.Б. Хесина, содержащимися в его капитальной сводке «Непостоянство генома» (1984), в которой излагаются представления о едином генофонде всех живых обитателей биосферы.

Тезис об информационном обмене в планетарном масштабе приводит Кордюма к заключению, что следует говорить не об эволюции видов как сумме информационно замкнутых групп, а об эволюции биосферы в виде единого целого, в котором каждое конкретное проявление эволюции передает все всем и черпает все от всех. Данный постулат Кордюма находится в полном соответствии с номогенетическим представлением об эволюции как преобразовании систем разнообразия.

Что происходит с привносимой извне информацией в низших и высших организмах? В обоих случаях она проходит «доработку на соответствие» как новому молекулярному окружению, так и внешним условиям. Новое появляется только в результате взаимодействия привнесенного со старым. У прокариот и гаплоидных низших эукариот, генетический аппарат которых практически не несет повторов и дубликаций генов, изменения, вызванные экзогенной информацией, сразу

становятся наследственными и получают фенотипическое выражение. У высших эукариотных организмов поступившая извне информация какое-то время хранится в молчащем состоянии в составе неэкспрессируемой части генома, и у организма никаких фенотипических изменений не происходит. Наблюдается как бы разрыв, несоответствие между генетической основой и внешней морфологией. Чтобы оно исчезло, нужно, чтобы произошло «включение» новой информации.

Кордюм полагает, что управление экспрессией молчащего генетического материала экзогенного происхождения может осуществляться весьма различными путями. К нему могут быть причастны транспозоны, «бродячие» промоторы, а скорее всего – нуклеотидные последовательности, которые несет сама экзогенная информация. Если последнее предположение справедливо, то новые признаки могут появляться внезапно и в массовом масштабе. Тогда новые таксоны возникают сразу в виде готовой популяции, а не единичных особей. Это тот случай, когда изменчивость приобретает эпидемический характер. Толчком для запуска механизма экспрессии служат необычные экзогенные факторы кризисных периодов, порождающие стрессовое состояние во всем сообществе.

В рамках данной концепции Кордюма причины прогрессивного эволюционного развития видятся в вынужденном усложнении организации в силу поступления большого массива экзогенной генетической информации, которая ассимилируется геномом. При таких условиях не приходится удивляться появлению на свет организмов – носителей самых причудливых признаков.

Селективные процессы занимают в концепции Кордюма подчиненное место и трактуются противоречиво. Новые типы организации, по этой концепции, создаются в два этапа: сначала переносится и реализуется массив нового генетического материала, а затем, когда он получает фенотипическое проявление, новая информация дорабатывается на соответствие окружающим условиям. Доработка как раз и осуществляется естественным отбором, и, как отмечает Кордюм, это процесс длительный.

По мнению Назарова (2005), информационная концепция эволюции с участием механизма горизонтального переноса генов и номогенез взаимно дополняют друг друга, так как (1) общность всего живого видится в универсальности переносчиков информации – нуклеиновых кислот и (2) в основе параллелизма таксонов лежит одинаковая привнесенная извне информация.

2.4.3. Нейтральная эволюция

Предположения о нейтральности эволюционного процесса высказывались неоднократно. Например С.С. Четвериков, статья которого рассматривается как теоретическая основа, приведшая к формированию СТЭ, писал: «Но возможны ли вообще в природе неадаптивные эволюционные процессы? Систематика знает тысячи примеров, где виды различаются не адаптивными, а безразличными (в биологическом смысле) признаками, и стараться подыскать им всем адаптивное значение – работа столь же малопродуктивная, сколь и неблагодарная, где подчас не знаешь, чему больше удивляться – бесконечному ли остроумию самих авторов или их вере в неограниченную наивность читателей».

Первым убедительные доказательства селективной нейтральности видовых признаков получил Уиллис совместно с математиком Юлом. Они проанализировали распределение у всей массы известных цветковых растений числа видов в роде и числа родов в семействе. Отложив по оси абсцисс логарифмы количества видов в роде, а по оси ординат – логарифмы количества соответствующих родов и построив соответствующие графики, исследователи обнаружили, что все точки оказались на правильной гиперболе. Такого же рода гиперболу дало и распределение количества родов в семействе. Таким образом, система организмов оказалась именно системой, а не случайным собранием таксономических единиц. Закон распределения, открытый Уиллисом и Юлом, явно не соответствовал теории Дарвина, по которой каждый новый вид рождается сообразно его условиям существования на основе накопления селективно полезных признаков.

В первой половине XX в. идеи Четверикова о нейтральности эволюционного процесса привели к разработке механизма изменения генных частот в популяции под действием случайных (стохастических) факторов, которую на Западе осуществили Р. Фишер, С. Райт и Дж. Холдейн, а в СССР независимо от них – Д.Д. Ромашов и Н.П. Дубинин. Первые назвали новый механизм дрейфом генов, а вторые – генетико-автоматическими процессами. В мировой литературе утвердился термин генетический дрейф, или дрейф генов – случайные колебания генных частот в популяции, вызванные случайной выборкой гамет в процессе воспроизведения популяции. Эффективность этого процесса зависит от размера популяций, который, как известно, не является постоянной величиной и зависит от сезонных и более длительных периодических колебаний численности, а также от миграций, эпизоотии и других факторов. Ромашов связывал результаты генетико-автоматических процессов с «волнами жизни» С.С. Четверикова. По мнению Ромашова, решающее эволюционное значение может приобрести такой случай, когда в период максимальной депрессии в популяции появится какая-то редкая мутация. Позднее, когда численность популяции снова вырастет, эта мутация «размножится» и достигнет высокой концентрации («эффект бутылочного горлышка»). Ф. Добжанский усматривал в этом предельном варианте случайного дрейфа явление, названное Э. Майром «принципом основателя». Математические расчеты показывают, что в больших популяциях эволюция всецело адаптивна, тогда как в малых популяциях – инадаптивна. Райт полагал, что новые виды возникают именно в силу неадаптивного механизма.

Становление современной нейтралистской концепции приходится на рубеж 1960-1970-х гг. и непосредственно связано с успехами молекулярной биологии.

Японский специалист по теоретической популяционной генетике М. Кимура, изучая скорости аминокислотных замещений у белков, обратил внимание на несоответствие данных, полученных им и ранее Дж. Холдейном. У Кимуры скорость замен на геном на поколение для млекопитающих в несколько сот раз превышала оценку Холдейна. Получалось, что

для поддержания постоянной численности популяции при одновременном сохранении отбором мутантных замен, появляющихся с такой высокой скоростью, каждый родитель должен был бы оставлять непомерно большое число потомков с тем, чтобы один из них выжил и стал размножаться.

К этому времени, за счет внедрения метода электрофореза, был обнаружен высокий полиморфизм белков природных популяций. Появились сомнения, что все эти аллели обладают адаптивной ценностью и сортируются отбором.

Оба эти соображения и натолкнули Кимуру на мысль, что большинство нуклеотидных замен должно быть селективно нейтрально и фиксироваться генетическим дрейфом. Соответствующие полиморфные аллели поддерживаются в популяции балансом между мутационным давлением и случайной (неизбирательной) элиминацией.

Одним из главных аргументов, свидетельствующих о справедливости теории нейтральности, является существование так называемых синонимных мутаций – изменений в составе триплетов оснований ДНК, не приводящих к изменениям в белках. Такие мутации существуют благодаря вырожденности генетического кода, проявляющейся в способности нескольких триплетов кодировать одну и ту же аминокислоту. Так, каждая из 9 аминокислот (лизин, тирозин, цистеин и др.) кодируется двумя различными триплетами, изолейцин – тремя, треонин, валин, аланин, пролин и глицин – четырьмя, а серин, лейцин и аргинин – даже шестью. Мутации ДНК, превращающие один триплет в другой в пределах одной кодовой группы, естественно, ничего не изменят в соответствующей белковой молекуле. Такие мутации должны быть нейтральными. Количество синонимных мутаций, по Кимуре, составляет примерно 24% от общего числа возможных точковых мутаций.

Другой аргумент – относительное постоянство скорости эволюции каждого данного белка, определяемое числом замещений аминокислот в год, во всех филумах. Такое постоянство трудно объяснить с позиций селекционизма хотя бы уже потому, что оно наблюдается в разных отрядах млекопитающих, условия жизни которых совершенно различны и которые, естественно, подвергаются различному давлению

отбора. Согласно данным Кимуры, скорости эволюции белков определяются исключительно структурой и функциями их молекул, но отнюдь не условиями среды.

Кимура предложил способы количественного расчета скоростей эволюции белков в случаях нейтральных и полезных мутаций. В первом случае, когда мутантный аллель строго нейтрален, т.е. не изменяет адаптивную ценность особи, вероятность его фиксации u определяется по формуле

$$u = 1/2 N_e, (1)$$

где N_e – эффективная численность популяции, соответствующая ее размножающейся части.

Скорость эволюции белка k , выраженную числом мутационных замен, определяют следующим образом. Обозначим через v скорость мутирования на гамету на поколение. Поскольку в популяции из N диплоидных особей существует $2N$ хромосомных наборов, то в каждом поколении в популяции появляется $2Nv$ новых мутаций. Если процесс фиксации мутантных аллелей растягивается на длительное время, то скорость накопления мутационных замен в популяции в расчете на поколение будет равна произведению числа новых мутаций на вероятность их фиксации:

$$k = 2 Nvu. (2)$$

Подставив вероятность фиксации u из формулы (1) в формулу (2), получаем, что $k = v$. Это означает, что скорость эволюции белка не зависит от размера популяции и равна скорости мутирования в расчете на гамету. Этот вывод в значительной мере справедлив и для «почти нейтральных мутаций», т.е. таких коэффициент отбора которых намного меньше единицы, или $s < 1/2 N_e$.

В случае, если мутантный аллель обладает явным селективным преимуществом, т.е. при этом $4N_e s > 1$, мы имеем

$$u = 2 s N_e / N. (3)$$

Подставив это выражение в формулу (2), получаем

$$k = 4 N_e s v.$$

Это означает, что скорость эволюции белка зависит от эффективного размера популяции N_e , селективного преимущества мутантного аллеля s , а также от скорости v , с которой в каждом поколении возникают благоприятные

мутантные гены. В таком случае скорость эволюции должна сильно зависеть от окружающей среды, будучи высокой для видов, осваивающих новые экологические условия, и низкой для видов, обитающих в стабильной среде.

Если скорость эволюции одного и того же белка в различных систематических группах примерно одинакова, то скорости эволюции разных белков сильно отличаются друг от друга. Различия связаны со структурой и функцией молекул соответствующего белка, которые налагают на темпы мутационных замен определенные функциональные ограничения. Согласно теории нейтральности вероятность того, что мутация будет селективно нейтральной (невредной), тем больше, чем в меньшей степени она сказывается на структуре и функции молекулы. Иными словами, молекулы, подверженные относительно слабым функциональным ограничениям, эволюционируют быстрее молекул, характеризующихся большими ограничениями.

К числу белков, отличающихся скоростью эволюционных замен, близкой к скорости мутирования, принадлежат, например, фибринопептиды. У фибринопептидов практически любая мутационная замена аминокислоты, которая не препятствует их отщеплению, приемлема для вида. У гемоглобинов скорость эволюции ниже, поскольку, осуществляя перенос кислорода, они выполняют определенную и весьма важную функцию. Еще ниже скорость эволюции у цитохрома *c*, так как при своем функционировании он взаимодействует с молекулами ферментов.

Скорость эволюции может быть неодинаковой не только для разных молекул, но и для разных участков одной и той же молекулы. Ключевую роль в функционировании гемоглобина играет внутренняя часть молекулы, которая обеспечивает фиксацию кислорода, и происходящие здесь замены аминокислот обычно приводят к аномальным изменениям свойств этого белка. В отличие от этой части аминокислоты, располагающиеся на поверхности молекулы обычно не играют особой функциональной роли, и их замена мутантными часто не влечет за собой клинических последствий. Скорость эволюции

этих наружных участков молекулы, по данным Кимуры, в 10 раз выше, чем внутренних.

Наиболее сильными функциональными ограничениями отличаются субстратспецифические ферменты, участвующие в энергетическом обмене, и структурные белки (такие, как актин или тубулин). На структурные белки налагаются жесткие стерические ограничения, определяющиеся их тесным взаимодействием с другими молекулами. Поэтому белки этого типа в высшей степени консервативны (инвариантны) и отличаются крайне низкими скоростями эволюции.

Скорость молекулярной эволюции хорошо коррелирует со степенью полиморфизма, который в равной мере зависит от функциональных ограничений. Зато полиморфизм почти не зависит от условий среды, в которой обитает данный вид. Этот постулат нейтрализма в корне противоречит утверждениям селекционистов, которые видят в полиморфизме главную адаптивную стратегию видов, направленную на освоение разнообразных условий существования.

Кроме функциональных ограничений частоту нейтральных мутаций, скорость молекулярной эволюции и степень полиморфизма сдерживает стабилизирующий отбор. По мнению Кимуры, нейтральной эволюции на молекулярном уровне сопутствует стабилизирующий отбор на фенотипическом уровне. Стабилизирующий отбор как раз и устраняет фенотипы, уклоняющиеся от нормы, т.е. проявляет себя как отбор отрицательный. Стало быть, эта форма отбора действует всегда, но в случае малых популяций она достаточно слаба и перекрывается генетическим дрейфом. Кимура подчеркивает, что существование стабилизирующего отбора не противоречит нейтралистской теории. Такой отбор только уменьшает долю селективно нейтральных мутаций в их общем пуле. Напротив, селективные ограничения, налагаемые отрицательным отбором, являются очень важной частью нейтралистской трактовки некоторых особенностей молекулярной эволюции.

В принципе теория Кимуры не противоречит дарвинизму и не подменяет его, а, скорее, дополняет его. Однако важно понимать, что процессы, описываемые теорией нейтральности,

не соответствуют процессам фенотипической (морфологической) эволюции. Кимура специально уточняет, что на уровне фенотипов преобладает дарвиновский естественный отбор, тогда как на молекулярном уровне происходит закрепление нейтральных или почти нейтральных аллелей с помощью чисто стохастических процессов дрейфа генов. Скорость молекулярной эволюции благодаря этому постоянна, а скорости фенотипической эволюции весьма неравномерны. Более того, Кимура считает необходимым подчеркнуть, «что законы, управляющие молекулярной эволюцией, совершенно отличаются от законов, управляющих эволюцией фенотипической». По всей видимости, после работ Кимуры мы можем говорить о признании принципиальных различий в механизмах химической (нейтралистка концепция Кимуры) и биологической эволюций. Видимо, осознание этого факта привело к тому, что после интенсивных обсуждений и многочисленных исследований, порожденных нейтралистка концепцией, интерес к ней в 90-е гг. XX в. заметно упал. Современный нейтрализм, основывающийся на редуccionистском подходе, на статус самостоятельной теории биологической эволюции претендовать не может.

2.4.4. Концепции симгенезиса

Дарвиновская схема эволюционного процесса предполагала несколько путей развития таксонов, в частности эволюцию без распада исходной ветви на дочерние. Б. Ренш в 1954 г. и Дж. Хаксли в 1957 г. предложили специальные термины для трех форм видообразования во времени (рис. 2.3), выделенных еще Ч. Дарвином. *Анагенез* – процесс прогрессивного развития группы, не связанный с распадом ее на боковые ветви. *Кладогенез* – процесс увеличения числа ветвей в группе. *Стасигенез* – процесс длительного сохранения вида или иного таксона без прогрессивного изменения в каком-либо направлении, т.е. без ана- и кладогенеза. По пути стасигенеза развиваются немногие переживающие свой век представители предковых групп.

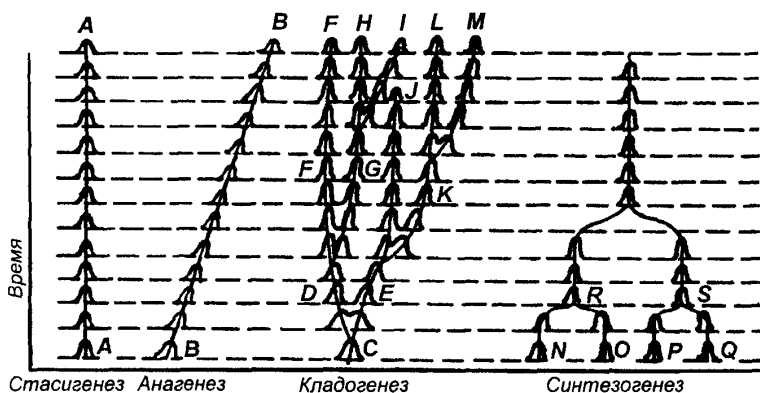


Рис. 2.3. Четыре основные формы видообразования во времени (Воронцов, 2004)

В начале XX в. Ф.Г. Добржанский предполагал, что далеко не всегда новый вид образуется из одной популяции. Такую эволюцию Добржанский назвал ретикулярной, или сетчатой, эволюцией. Однако когда говорят о ретикулярной эволюции, то обычно имеют в виду слияние генофондов нескольких популяций одного вида, а начиная с видового уровня говорят лишь о дивергентной эволюции. Истинная картина, наблюдающаяся в природе, может быть гораздо более сложной.

Сейчас становится все более очевидным, что в природе, наряду с кладо-, ана- и стасигенезом, существует и достаточно широко распространена еще одна форма происхождения новых таксонов – путем аккумуляции геномов разных, ранее репродуктивно изолированных ветвей. Таким образом, на данном этапе предполагается четыре возможных пути эволюционного развития таксона (рис. 2.3): три первых принято объединять под общим названием сегрегациогенез; четвертую форму называют *симгенезом* (или синтезогенезом) (Воронцов, 2004).

В чем состоит принципиальное отличие симгенеза от сегрегациогенеза? В случае анагенеза и кладогенеза макроэволюция может идти через микроэволюцию в соответствии с постулатами СТЭ. При симгенезе видообразование не может быть сведено к классическим микроэволюционным процессам, здесь нет элементарного эволюционного явления - изменения генотипического состава популяции, ибо гибридная популяция ранее репродуктивно изолированных видов есть нечто принципиально новое (рис. 2.4). Таким образом, синтезогенез должен рассматриваться как макроэволюционный прогресс, не вызванный микроэволюционными процессами.

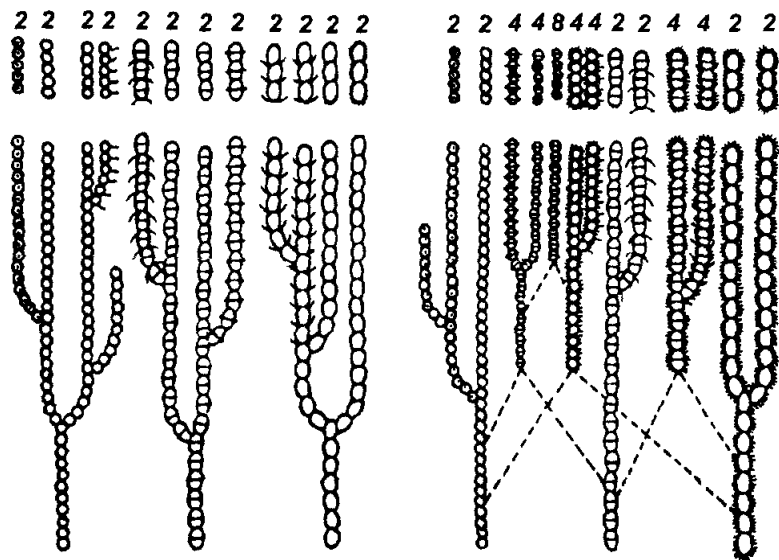


Рис. 2.4. Схема Андерсона–Левитского, демонстрирующая различия в филогенезе без аллополиидии (слева) и при аллополиидии (справа): 2, 4 и 8 – пloidность организмов

По мнению Воронцова (2004), наиболее понятна и абсолютно доказана роль симгенеза на низших этапах

макроэволюции (вид, род), но вместе с тем накапливаются данные, говорящие о том, что и мегаэволюция может идти за счет процессов интеграции разнородных геномов.

Симгенез в видообразовании (макроэволюция по Воронцову, 2004). Общеизвестны классические опыты Г.Д. Карпеченко по синтезу межродового гибрида между редькой (*Raphanus sativus*) и капустой (*Brassica oleracea*). При гибридизации (рис. 2.5) геномы редьки RR и капусты BB, имеющие сходное число хромосом ($2n=18$), дают гаплоидные гаметы с 9 хромосомами типа R и B; их слияние дает стерильный гибрид с геномом RB. Стерильность вызвана нарушением конъюгации хромосом в мейозе, поскольку хромосомы группы R не имеют гомологов в группе B. В результате нарушений мейоза образовывались единичные гаметы с нередуцированным числом хромосом с геномом RB. Слияние двух таких гамет ведет к возникновению аллополиплоида с геномом RRBB. Эта работа Г.Д. Карпеченко, результаты которой были опубликованы в 1924-1927 гг., не только показала способ получения плодовых гибридов при отдаленной гибридизации, что затем стало широко использоваться в селекционной практике всего мира, но и продемонстрировала пути видообразования за счет аллополиплоидии в мире растений. Не случайно итоговая работа 1927 г. имела подзаголовок «К проблеме экспериментального видообразования».

Если Г.Д. Карпеченко первым синтезировал новый, репродуктивно изолированный от родительских вид растений, то шведский генетик А. Мюнтцинг в 1931 г. впервые осуществил ресинтез дикорастущего вида пикульника *Galeopsis tetrahit* путем аллополиплоидии из двух диплоидных видов *G. speciosa* и *G. pubescens*. Сотрудник Н.И. Вавилова В.А. Рыбин ресинтезировал культурную сливу (*Pr domestica*), создав копию ее генома путем аллополиплоидной гибридизации терна (*P. spinosa*) и алычи (*P. divaricata*). Д. Костов ресинтезировал аллотетраплоидный культурный табак (*Nicotiana tabacum*) путем скрещивания двух диплоидных исходных видов. Сейчас ботаники считают гибридизацию одним из важнейших путей эволюции растений.

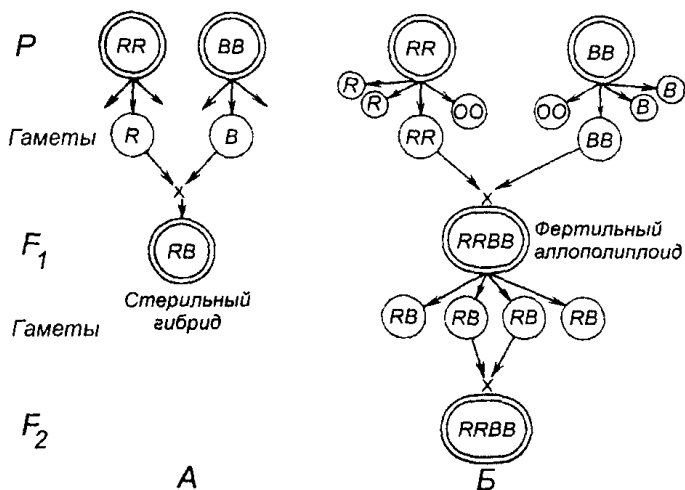


Рис. 2.5. Схема эксперимента Карпеченко по синтезу рафанобрассики – межродового гибрида: R – хромосомы редьки (*Raphanus*), B – хромосомы капусты (*Brassica*)

До недавнего времени считалось, что гибридизация и аллополиплоидия свойственны исключительно или преимущественно эволюции растений. Считалось, что полиплоидия у бисексуальных животных невозможна. Однако кариологические исследования и данные электрофореза, полученные в 70-е гг., показали, что полиплоидия и гибридизация играли важную роль в видообразовании многих групп рыб, например лососевых. Воронцов (2004) в качестве примеров, описывающих пути синтетогенеза, упоминает работы герпетологов Л.Я. Боркина и И.С. Даревского, где приведены убедительные примеры гибридного происхождения видов у позвоночных животных; а также исследования Е.Н. Панова, который успешно изучал роль гибридизации в формообразовании у птиц, и работы своей лаборатории по грызунам.

Полиплоидные комплексы. Другой путь видообразования путем гибридизации – так называемые полиплоидные комплексы – открыт и подробно изучен американским

ботаником-эволюционистом Г.Л. Стеббинсом. Представим себе четыре вида А, В, С и D, каждый из которых имеет только ему свойственный хромосомный набор с соответствующими диплоидными числами, равными $2n(AA)=18$, $2n(BB)=22$, $2n(CC)=16$, $2n(DD)=24$. Каждый из этих видов репродуктивно изолирован ото всех остальных. Эти виды могут дать шесть аллотетраплоидных вариантов: E ($2n=40$, геном AABB), F ($2n=34$, AACC), G ($2n=42$, AADD), H ($2n=38$, BBCC), I ($2n=46$, BBDD), J ($2n=40$, CCDD). Каждый из возникших аллотетраплоидов оказывается репродуктивно изолированным как от другого аллотетраплоида, так и от предковых видов А-D, т.е. генетически все они настоящие виды.

Если вновь, уже на уровне аллотетраплоидов, произойдет нарушение процесса редукции числа хромосом в мейозе, то слияние тетраплоидных гамет может дать серию вариантов аллооктоплоидов. Например, AABVCCDD $2n = 80$, т.е. форму, предками которой будут четыре диплоидных и два аллотетраплоидных вида. Такие формы, называемые полиплоидными комплексами, или компилоспесияс, были получены в эксперименте и обнаружены в природе у некоторых родов цветковых растений (ежи – *Dactylus*, хлопчатника – *Gossypium*, кларкии *Clarkia*). Таким образом, предком одного вида, по крайней мере аллополиплоидного, может быть не один, а несколько видов (рис. 2.6).

Симгенез в мегаэволюции. В 90-х гг. XIX в. было доказано, что лишайники, считавшиеся одним из типов царства растений, представляют собой не самостоятельные организмы, а продукты симбиоза грибов и водорослей. Таким образом, было показано, что целый отдел растений возник не на основе дивергенции, а в результате симбиоза с последующей дивергенцией симбиогенетических форм.

В начале XX в. А.С. Фаминцын и К.С. Мережковский выдвинули гипотезу симбиогенетического происхождения клеток зеленых растений. В 1909 г. К.С. Мережковский предложил термин «симбиогенез». Эти взгляды были затем развиты ботаником Б.М. Козо-Полянским. Однако на тот момент отсутствовали основания для развития этой концепции и гипотеза Фаминцына–Мережковского вскоре была забыта.

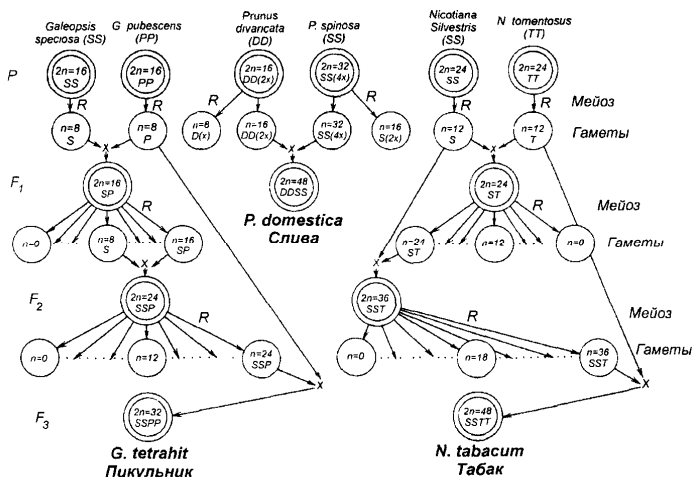


Рис. 2.6. Схема происхождения полиплоидного комплекса, родоначальниками которого являются несколько видов

Электронно-микроскопические исследования 50-60-х гг. XX в. выявили поразительное сходство в ультраструктурах таких органелл клетки, как центриолы, входящие в состав митотического аппарата, и базальные тельца жгутиков (кинетосомы). Возникла мысль об общности происхождения этих органелл от какой-либо общей исходной органеллы. Давно обсуждавшаяся в литературе мысль о сходстве строения митохондрий и пластид также получила в те годы электронно-микроскопическое подтверждение. В первой половине 60-х гг. XX в. было обнаружено, что эти группы цитоплазматических органелл не только способны к саморазмножению (авторепродукции), но и содержат внеядерную ДНК. На долю внеядерной ДНК авторепродуцирующихся органелл приходится от 5 (у большинства эукариот) до 40% (у трипаносом, имеющих сложную органеллу движения – кинетопласт) всей ДНК клетки. Вскоре было доказано, что цитоплазматическая ДНК всех известных до сих пор клеточных органелл эукариот имеет кольцевое строение, сходное с кольцевым строением ДНК бактерий.

Комплекс данных по ультраструктуре клеточных органелл и по анализу ДНК дал новый фактический материал для возрождения старой концепции симбиогенетического происхождения клетки эукариот. В наиболее энергичной форме эта концепция развивается американской исследовательницей Л. Маргелис (1983).

Суть современной концепции симбиогенеза заключается в том, что клетка эукариот сформировалась в результате нескольких последовательных актов симбиогенеза: 1) возникновение дикариона в результате симбиоза крупной анаэробной амeboидной прокариотической клетки с мелкими аэробными бактериями, трансформировавшимися в митохондрии; 2) симбиоз дикариона со спирохетонодобными бактериями привел к появлению жгутикового аппарата, кинетосом и centrosом; 3) несколько вариантов симбиоза дикариона с прокариотическими клетками фотосинтезирующих бактерий привели к возникновению пластид (рис. 2.7).

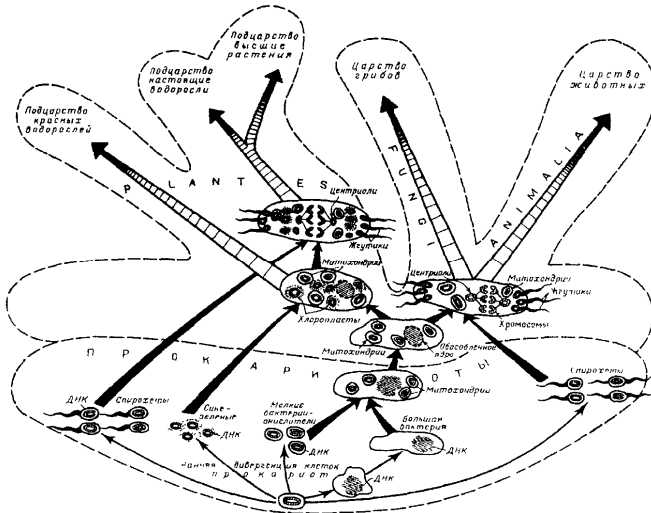


Рис. 2.7. Схема возможной последовательности этапов симбиогенетического происхождения эукариотической клетки (Воронцов, 2004).

Принимая гипотезу симбиогенеза как наиболее вероятную, обратим внимание, что ее анализ с неизбежностью приводит к выводу не только о недивергентном происхождении ранних эукариот, но и о многократности этапов симбиогенеза. Таким образом, из изложенного следует, что как эволюция на уровне возникновения новых родов и видов в случае гибридогенеза и возникновения полиплоидных комплексов, так и мегаэволюция может носить недивергентный характер, идти путем синтезогенеза.

2.4.5. Эпигенетическая теория эволюции

Эпигенетикой называют раздел биологии о причинных взаимодействиях между генами и их продуктами, образующими фенотип, или, иными словами, о механизмах онтогенетического развития. Так или иначе, эпигенетика – синоним биологии развития или эмбриологии, которая в наше время изучается в основном на клеточном уровне. Эпигенетическая теория эволюции как система взглядов, альтернативная неodarвинизму, сформулирована М.А. Шишкиным на основании идей И.И. Шмальгаузена и К. Уоддингтона. Основные постулаты эпигенетической концепции (Гродницкий, 2000) сводятся к нижеследующим утверждениям.

Эволюция – это процесс преобразования таксонов. Биологические таксоны представляют собой в большей или меньшей степени неперекрывающиеся (дискретные) группы фенотипов.

Таксоны дискретны, потому что составляющие их фенотипы устойчивы до некоторого порогового значения по отношению к изменениям, постоянно происходящим в геноме популяций и в среде их обитания. Следовательно, теория эволюции должна объяснять, каким образом происходит переход из одного устойчивого фенотипического состояния в другое.

Эпигенетическая теория рассматривает эволюцию как процесс преобразования онтогенеза под влиянием изменений, происходящих в окружающей среде. Эта теория предполагает, что в ходе эволюционного изменения популяция старого вида вначале утрачивает фенотипическую устойчивость и затем

переходит в новое состояние, сперва очень изменчивое, но обретающее новую устойчивость в ходе последующей эволюции.

Начальная утрата устойчивости возникает под действием запорогового изменения в среде, где происходит индивидуальное развитие организма: смена условий развития нарушает нормальную координацию онтогенетических процессов, приводя к появлению значительного числа необычных фенотипов (морфозов) и соответственно к возрастанию внутривидовой изменчивости.

Морфозы наследуются неустойчиво. Вместе с тем они представляют новый материал для естественного отбора. Если какой-либо из вновь появившихся морфозов оказывается способным существовать в изменившихся условиях, то стабилизирующий отбор в пользу нового фенотипа сокращает изменчивость популяции и приводит к генетической ассимиляции этого морфоза, перестраивая популяционный геном таким образом, что морфоз становится новой наследственной нормой, в соответствии с которой будет впредь проходить онтогенез большинства особей популяции. Последовательные утрата и приобретение фенотипической устойчивости составляют элементарный эволюционный цикл.

Таким образом, эволюционное изменение начинается в экосистеме и заканчивается в геноме. Это положение делает эпигенетическую теорию альтернативой неodarвинизма, который рассматривает эволюцию как прямо обратную последовательность событий: от нового гена к новой экосистеме.

Согласно эпигенетической концепции механизм преобразования таксонов складывается из нескольких последовательных событий.

Начало эволюционного изменения. Экологические изменения, запускающие эволюционный цикл, имеют различный характер. С одной стороны, началу преобразований могут способствовать изменения в привычной среде обитания, а с другой – организмы могут проникнуть в новые условия обитания в результате расселения. В обоих случаях организм имеет шанс выжить, если в новых для него условиях имеются

подходящие ресурсы, не (или неполно) используемые другими видами. Конечно, трудно представить, что новая форма сможет выжить и произвести подобных себе потомков в пределах экологической лицензии исходного вида, однако ее шансы повышаются в нетипичных условиях (новой лицензии), тем более если при этом вид «оторвался» от своих конкурентов, хищников и паразитов.

Дестабилизация фенотипа. Изменение условий существования вызывает значительное увеличение популяционной изменчивости. Причем в начавшей эволюционировать популяции достаточно внезапно возникают новые, ранее не встречавшиеся фенотипы. Быстрый рост изменчивости в начале эволюционного изменения получил название дестабилизации фенотипа. Судя по всему, дестабилизация имеет универсальный характер, поскольку отмечена у очень разных живых существ.

На данном этапе достоверных данных о причинах дестабилизации фенотипа популяций нет. Существует несколько гипотез. Заслуживает внимания концепция дестабилизирующего отбора. Согласно этой концепции предполагается, что когда в новой обстановке прежде оптимальный фенотип теряет адаптивное преимущество, то выживают и размножаются несколько разных фенотипов либо их непрерывный спектр. Скрещивание крайних фенотипов увеличивает разнообразие выживающих особей. Скрещивания разных фенотипов дают еще более разнообразное потомство, в результате общая изменчивость популяции возрастает. В целом такая ситуация фактически описывает события, сопровождающие снятие эффекта стабилизирующего отбора. В согласии с этой гипотезой находятся данные о большей изменчивости потомства по сравнению со взрослыми организмами. Прекращение действия стабилизирующего отбора сохраняет первичное разнообразие фенотипов. Соответственно можно думать, что для увеличения изменчивости достаточно прекратить отбор в пользу какого-то одного фенотипа. Процесс дестабилизации онтогенеза и расширения диапазона изменчивости при снятии стабилизирующей функции отбора был тщательно исследован в опытах Д.К. Беляева и его ученицы

Л.Н. Трут по изучению изменчивости у лисиц в процессе их приручения. Как показали эти исследования, в линии лисиц, селекционированных на дикое поведение, изменчивость оставалась небольшой, в то время как в линии лисиц, отбирившихся по принципу приручаемости, наблюдалось такое же резкое расширение диапазона изменчивости, какое отличает настоящих домашних зверей от их диких сородичей.

Согласно другой интерпретации дестабилизирующего отбора, изменчивость увеличивается как побочный эффект жесткого отбора по одному из признаков, который в новой ситуации является критичным. Например, фитофагу, попавшему на остров, в первую очередь необходимо освоить питание местными, непривычными для него ресурсами. При этом естественные враги ему, вполне возможно, не угрожают, поскольку склонны питаться привычным кормом либо вовсе отсутствуют. В ходе освоения нового растительного корма естественный отбор приобретает движущий характер и изменяет функцию питания, одновременно допуская рост изменчивости по остальным признакам. Поэтому такую форму отбора вернее было бы назвать движуще-дестабилизирующей. Исходя из общих соображений, движущий отбор по лимитирующей функции может оказывать общий дестабилизирующий эффект на фенотип популяции, если экстремальные (высокие или низкие) значения отбираемой функции не связаны надежной наследственной корреляцией с другими признаками организма. Тогда отбор, изменяя ключевую функцию, будет увеличивать изменчивость прочих признаков.

Наконец, дестабилизация фенотипа возможна через непосредственное влияние новых условий на онтогенез. Экстремальность факторов вызывает отклонения от нормального хода развития индивидуума и формирование нового фенотипа. В основе последней гипотезы лежит огромный материал экспериментальной эмбриологии. Изменения среды влияют на ход и итог индивидуального развития. В природе при автономном развитии зародыш подвергается непосредственному модифицирующему влиянию непривычных физико-химических и биологических средовых факторов, чаще всего – климатических и трофических. При внутриутробном

развитии внешняя среда действует на зародыш опосредованно, через нейроэндокринную систему матери, испытывающей физиологический стресс от необычной пищи, освещения, температуры и других составляющих биотического и абиотического окружения.

Таким образом, новая изменчивость, возникающая на начальном этапе эволюции, имеет негенетическое происхождение. Более того, можно предполагать, что дестабилизация фенотипов в первую очередь вызывается действием новых условий развития на морфогенез потомства. Если это так, то понятие «отбор» вообще становится неуместным, поскольку рост изменчивости происходит по причинам, не зависящим от адаптивной ценности фенотипов.

Для начальной стадии эволюции необходим не сильный, как это часто считают, а прямо наоборот, слабый отбор, когда необычные новые фенотипы, далекие от оптимальности, имеют шанс оставить потомство. Последнее возможно только при отсутствии давления со стороны конкурентов и хищников. С таким предположением хорошо согласуются большие скорости видообразования на островах и крупные вспышки формообразования, фиксируемые в эволюции биоты одновременно или сразу после массовых вымираний.

Следует однако обратить внимание, что возникновение разнообразия в ответ на изменение экологической обстановки представляет собой еще не решенную проблему, требующую специального исследования.

Закрепление адаптивных морфозов. Необычные фенотипы, составляющие популяционный фенотип в период дестабилизации, представляют собой морфозы (фенокопии) – неустойчиво наследуемые отклонения онтогенеза, выходящие за пределы нормальной изменчивости данной популяции и возникающие в ответ на действие непривычных средовых факторов.

Одним из наиболее детально разработанных примеров, показывающих участие морфозов в формировании новых фенотипов, является развитие конечностей примитивных наземных тетрапод – саламандр. Исходный зачаток конечности состоит из однородной мезенхимы. Формирование хрящевого

скелета начинается с проксимальной части зачатка. Возникновение первого скопления клеток подавляет развитие других таких же скоплений в окрестной мезенхиме. Клетки на периферии скопления дифференцируются в оболочку хряща, сдерживающую его радиальный рост: новые мезенхимные клетки присоединяются к зачатку только с его дистального конца, отчего зачаток растет в длину и затем разветвляется на будущие локтевую и лучевую (в задних конечностях – большую и малую берцовые) кости; последующие разветвления формируют хрящи, предшествующие образованию запястья и пясти (предплюсны и плюсны). По достижении определенного размера зачаток хряща становится неустойчив и последовательно разделяется на сегменты – будущие кости пальцев. Обработка развивающейся конечности веществами, замедляющими деление клеток, приводит к недодифференцировке скелетных элементов и формированию ненормальных неполных конечностей – морфозов, лишенных некоторых костей. При этом набор экспериментально полученных скелетных аберраций почти полностью совпадает с природным разнообразием конечностей саламандр (рис. 2.7).

Формирование морфозов – неизбежная стадия эволюционного процесса. Вместе с тем не следует отождествлять любой морфоз с уродством. Термин «перспективный монстр», предложенный Р. Гольдшмидтом, является лишь гиперболой, иллюстрирующей положение, что эволюция не может идти иначе как через уклонения индивидуального развития. Для эпигенетической теории «монстр» – это любая форма, выходящая за пределы нормальной изменчивости; в дальнейшем монстр преобразуется отбором либо погибает. Являясь начальной стадией эволюции, морфоз отчасти определяет путь, по которому пойдет дальнейшая эволюция организма.

Генетическая ассимиляция морфозов. Неустойчивость наследования морфозов означает, что родители, принадлежащие к одному фенотипу, при скрещивании порождают потомков, онтогенез которых дает разнообразные фенотипы, в зависимости от колебаний частных внешних условий развития. Стабилизирующий отбор в пользу морфоза, адекватного новым

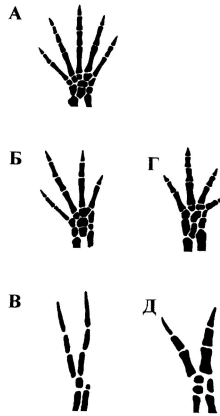


Рис. 2.7. Скелет конечностей хвостатых амфибий: А – природный фенотип *Ambystoma mexicanum*, Б и В – морфозы, вызванные у *A. mexicanum* обработкой зачатка конечностей колхицином, Г – четырехпалая конечность пedomорфного вида *Hemidactylum scutatum*, Д – двухпалая конечность протейя *Proteus anguinus*

условиям обитания, благоприятствует генотипам, допускающим наименьшую фенотипическую изменчивость. В результате отбираются генотипы, обеспечивающие устойчивый онтогенез нового фенотипа и соответственно его наибольшую наследуемость: морфоз-фенокопия превращается в морфоз-генокопию. Таким образом, новые признаки, изначально вызванные развитием в непривычной среде, становятся наследственными и в последующем реализуются независимо от колебаний внешних факторов. Процесс наследственного закрепления новых признаков называется генетической ассимиляцией морфоза.

Рассмотрим для примера эксперименты К. Уоддингтона, который подвергал куколок дикого типа *Drosophila melanogaster* 4-часовому тепловому шоку при 40°C через 17-23 часа после образования пупария. Некоторые особи реагировали на тепловое воздействие образованием морфоза - одна из двух

поперечных жилок на крыльях имаго была прервана. Этих особей скрещивали между собой, а их потомство снова подвергали шоку и отбору. В течение нескольких поколений в экспериментальной популяции возрастала доля особей, реагирующих на тепло образованием морфоза, пока через десять-двенадцать генераций не достигла 90%. Таким образом, морфоз стал новой наследственной нормой.

С точки зрения эпигенетической теории, морфологические перестройки, сопровождающие развитие морфозов и их наследственное закрепление, совершенно не обязательно должны соответствовать определенным мутациям генов. Напротив, один и тот же морфоз может быть ассимилирован благодаря очень большому числу разнообразных генетических изменений, индивидуальность каждого из которых не влияет на характер эволюции. Например, недоразвитие конечности при педоморфозе может быть вызвано низкой скоростью деления или низкой миграционной способностью клеток. На каждый из этих параметров влияет огромное число генов, белки которых определяют такие свойства клеток, как подвижность, способность изменять форму, реагировать на определенные химические стимулы, соединяться с другими клетками, выделять межклеточное вещество определенного состава и т.д.

Более того, морфогенетический процесс одинаково реагирует не только на самые разнообразные изменения генотипа, но и на самые разнообразные перемены в среде развития. Эта неспецифичность морфогенетических реакций отражается в формировании фенкопий: одинаковые фенотипы развиваются вследствие мутаций в разных генах и разных внешних воздействий. Неспецифичность морфогенетических реакций объясняет, почему генотип, способный к наследственной передаче экологически адекватного морфоза, может быть подобран очень быстро, причем независимо от способа размножения. Любой морфоз, вызванный внешним воздействием, может быть наследственно закреплен в процессе стабилизирующего отбора, так как все морфозы встречаются в виде генокопий. Об этом свидетельствует опыт практической селекции – огромное количество выведенных пород, сортов, линий и рас не что иное, как ассимилированные морфозы.

Поэтому, вопреки позиции неodarвинизма, генетическую ассимиляцию морфозов следует рассматривать не как любопытный частный случай, а как одно из основных звеньев эволюционной теории, отражающее неминуемый этап процесса эволюции.

Множество потенциальных генетических способов ассимиляции каждого морфоза делает несущественным наличие или отсутствие каждой отдельной геновариации. В этой связи понятно, почему разнообразие конкретных аллелей и их сочетаний не имеет существенного значения для направления и скорости эволюции. Генетические мутации действительно более или менее случайны, однако их внешнее проявление ни в коей мере не случайно, поскольку строго ограничено морфогенетическими процессами, которые формируют один и тот же фенотип в ответ на самые разные средовые и генетические воздействия. Следовательно, эволюция на своем первом этапе идет посредством естественного отбора фенотипических вариаций, которые не зависят от требований адаптивности, но отнюдь не случайны по отношению к исходному фенотипу и формирующему его онтогенезу.

Эвадaptация. Виды не являются только лишь ассимилированными морфозами. Уродцы отличны от нормальных фенотипов иными, более изменчивыми пропорциями. Морфозы инадаптивны, так как несогласованность размеров органов обуславливает их менее совершенное функционирование в сравнении с исходным видом. Поэтому вслед за генетической ассимиляцией нового морфоза отбор сокращает популяционную изменчивость, что приводит к становлению нового стандартного фенотипа, соответствующего общим геометрическим зависимостям старшего таксона и оптимального по отношению к занимаемой лицензии, т.е. эвадaptивного в терминологии Расницына.

Наиболее ясную иллюстрацию процесса эвадaptации дают работы С.С. Шварца и его коллег по исследованию морфофункциональных аспектов приспособления животных к гипоксии (низкому содержанию кислорода) в горах. Первая реакция организма на недостаток кислорода – интенсификация кровообращения. Поэтому низкогорные популяции равнинных

видов полевок *Clethrionomys rutilus* и *C. glareolus* характеризуются увеличенным размером сердца. Однако типично высокогорные виды *C. fraferu*, *Alticola argentatus* имеют сердца обычной величины. Результаты, казалось бы, парадоксальны: популяции видов-генералистов обнаруживают очевидные приспособления к экстремальным условиям, а специализированные виды нет. Однако, по С.С. Шварцу, горные популяции генералистов – лишь первая стадия эволюции (по принятой нами терминологии – ассимилированный морфоз). Интенсивное кровообращение и частое дыхание поначалу адаптивно выгодно, поскольку позволяют проникнуть в новую нишу, однако они требуют увеличенных энергозатрат. Точно так же и высокая концентрация гемоглобина, делая кровь более вязкой, требует совершения большей работы по ее циркуляции. Поэтому отбор, медленно превращая ассимилированный морфоз в специализированный горный организм, возвращает ему нормальные морфологические параметры, одновременно вызывая становление типичной черты горных видов – высокого сродства гемоглобина к кислороду.

Таким образом, можно видеть, как отбор на минимальную энергоемкость приводит к замене морфофункциональных адаптаций на молекулярно-биохимические, не требующие для своего осуществления дополнительной траты энергии. По С.С. Шварцу, экономизация обмена веществ имеет решающее значение в природе и представляет определяющее различие между естественным и искусственным отбором.

Процесс эвадaptации может состоять из множества элементарных эволюционных циклов дестабилизации и стабилизации фенотипа.

3. Биogeоценология и концепция филоценогенеза

В первой половине XX в. зародилось представление о множественности уровней организации живого вещества. В отечественной литературе одна из первых классификаций уровней организации жизни была предложена К.М. Завадским (1961). Он выделял организменный, популяционно-видовой, биоценотический, формационный (фауна и флора) и биосферный уровни. Эта система имела недостатки из-за неопределенности понятия «формационный уровень» и смешения категорий на популяционно-видовом уровне. Вид можно рассматривать как уровень организации жизни, но все же по отношению к прочим категориям он стоит особняком, относясь к другой системе понятий. Бесспорно, что вне этого ряда стоят флоры и фауны, категории абстрактные, компоненты которых объединяются не на основе конкретных взаимодействий.

В современной литературе широкое распространение получила система уровней Е.М. Лавренко, различавшего шесть уровней: молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-видовой, биоценотический и биостроматический. Эту систему нельзя признать удовлетворительной, так как к смешению категорий в понятии популяционно-видового уровня добавились небиологические уровни организации (молекулярный) и не отвечающий всеобщим требованиям – клеточный.

Нам представляется целесообразной следующая система основных уровней организации жизни: организменный, популяционный, биоценотический, биосферный. Выделяемые уровни всеобщие для живой материи и для каждого из этих уровней характерны свои эмерджентные свойства:

- для всех организмов характерно размножение; для клеточных дополнительно – индивидуальный цикл развития, форма, физиология;

- на популяционном уровне идут генетико-эволюционные процессы;

– на биоценоотическом, происходят процессы передачи энергии, вещества и информации;

– биосфера как целое характеризуется стабильностью совокупных показателей биомассы, стабильностью основных показателей круговорота вещества.

В последнее время укрепляется точка зрения, согласно которой все основные уровни организации, в том числе и высший, были свойственны жизни на самых ранних, начальных этапах ее эволюции. Более того, нет веских оснований считать организм абсолютно первичной формой организации жизни, более ранней по отношению к биоценоотической. По мнению В.И. Вернадского, жизнь на Земле возникла в виде сложных комплексов, что организменная форма жизни не могла появиться сама по себе как единственная ее форма. Следовательно, надорганизменные системы должны быть столь же древними, в такой же мере первичными, как и сами организмы. Дискретность жизни возникла, очевидно, на самой заре ее развития и явилась необходимым условием дальнейшей эволюции.

3.1. Специфика биогеоценоотического покрова. Две методологии исследования сообществ

Одним из общих критериев сравнения организации разных уровней может быть *степень интегрированности* (Шмальгаузен). Под интегрированностью следует понимать степень единства данной формы организации, ее индивидуальности, силы взаимодействия и взаимосвязи частей и степень их облигатности для существования целого. Показателем высокой интегрированности могут быть сильные нарушения жизнеспособности, гибель или коренное изменение свойств целого при нарушениях даже небольших деталей. Напротив, низкая интегрированность – это способность сохранять основные свойства целого даже при существенных нарушениях или варьированиях частей.

В организации сообществ разных форм и типов в качестве единых черт прослеживаются лишь некие общие принципы, как, например, соотношения трофических уровней, доминантов и

субдоминантов, категорий пространственной структуры и функциональных блоков. Причем определенные соотношения между компонентами в биоценотической организации прослеживаются лишь в количественном аспекте, т.е. чаще всего это статистические закономерности. Одни и те же типы сообществ, например варианты лугов, болот, водных экосистем, могут бесконечно варьировать в составе видов, образовывать промежуточные и крайние варианты. Так, в лесах определенного типа могут сохраняться два-три эдификатора, но в то же время чрезвычайно сильно варьируют многие другие показатели. Отдельные элементы могут входить в состав сообществ самых различных типов, не изменяясь или, напротив, варьируя в самых широких пределах. Обычны ситуации, когда одни и те же виды выступают важнейшими доминантами или эдификаторами самых разнообразных сообществ.

Наряду с малой интегрированностью сообществ свойственна *большая дифференцированность*. Это выражается в наличии бесконечного разнообразия их вариантов, в разномасштабном различии их типов, в существовании множества переходных категорий. Относительно очень малую интегрированность, вероятно, следует считать главной особенностью биоценотического уровня (по сравнению с популяционным и организменным).

С.С. Шварц называл эту сторону организации биоценозов *низким уровнем системности* (по сравнению с другими формами организации жизни). Хорошим показателем уровня системности он считал эффективность использования энергии. Она сильно падает в ряду клетка—организм—популяция—сообщество.

Приведем интересные расчеты С.С. Шварца для разных уровней интеграции.

Процесс преобразования энергии	Эффективность, %
Элементарные физиологические функции в клетке	До 70-80
Комплексные физиологические функции и работа организма в целом	15-50
Использование энергии организмами на	1,5-15

рост, размножение и развитие Использование солнечной энергии первым (автотрофным) трофическим уровнем сообществ	0,1-2
Использование энергии на высших трофических уровнях	0,01-0,1

Другим показателем уровня интегрированности (системности) может быть эффективность и жесткость регуляторных процессов. С.С. Шварц отмечал очень низкую эффективность собственно биоценологических механизмов регуляции, стабилизирующих численность видов (в сравнении с популяционными). Рассматривая вопрос о динамике численности и ее регуляции, он отмечал, что в силу более низкого уровня системности биогеоценоз ведет себя не так, как вел бы себя организм в аналогичной ситуации, так как контроль биогеоценоза «за ходом слагающих его клеток – видовых популяций – менее жесткий».

Отмеченные особенности биоценологического уровня имеют огромное значение в процессах познания его сущности и развития. Они, в частности, проявляются в гораздо большем, чем на других уровнях, несовпадении структурных и функциональных категорий и соответствующих аспектов их изучения.

Проблема несовпадения структурных и функциональных категорий на биоценологическом уровне была лейтмотивом в дискуссии о понятии биоценоза, прошедшей на страницах нашей биологической печати в 20-х гг. XX в. Общим результатом дискуссии было заключение о том, что в своем первоначальном варианте биоценоз Мёбиуса включает два аспекта:

- топический (биоценоз как совокупность организмов, населяющих определенный участок) и
- трофодинамический (биоценоз как подвижно равновесная система, как комплекс взаимодействующих организмов). Подчеркивалось на многих примерах, что эти два аспекта невозможно объединить в одном понятии, что они требуют разных подходов, принципов и методов для изучения и, следовательно, необходимы разные понятия, отражающие

формы организации того или иного аспекта. Это отразилось в обосновании сущности таких понятий, как биоценоз К. Мёбиуса, голоцен К. Фридерикса, экосистема А. Тэнсли, биогеоценоз В.Н. Сукачева и др., которые предлагались не взамен друг друга, а для отражения определенных аспектов биоценотического уровня организации жизни.

Непонимание различий этих аспектов, в частности, недостаточно четкое разграничение структурных и функциональных категорий неоднократно было причиной терминологических разногласий в синэкологии. Примером может служить путаница, возникшая в связи с употреблением понятий экосистемы и биогеоценоза.

Многие авторы не видели и не видят до сих пор принципиальных смысловых различий этих понятий и пытаются свести их лишь к степени территориальной протяженности, на основании чего понятие экосистемы чаще всего объясняется как более широкое или даже неопределенное, а понятие биогеоценоза – как более узкое и конкретное. Между тем тут дело вовсе не в широком и узком объеме, а в совершенно разных критериях. Основной исходный смысл экосистемы – в трофоэнергетических отношениях, в связи с чем к этому понятию неприменимы критерии территориальности. В.Н. Сукачев ввел понятие биогеоценоза как биохорологической единицы. Его главный смысл, как подчеркивал сам В.Н. Сукачев, в тесной связи с ландшафтной структурой. Принцип взаимодействия, по мнению Ю.И. Чернова, несовместим полностью с принципом территориальной определенности. Основные функциональные связи в сообществах, как правило, пересекают структурно-хорологические границы. Хорошим примером могут служить биоценозы арктических островов с птичьими базарами, имеющими свою собственную структуру и четко ограниченные территориально. Вместе с тем данная совокупность организмов зависит от органического вещества, приносимого птицами с огромной площади акватории.

Необходимо иметь в виду, что многие понятия, введенные применительно к определенным аспектам рассмотрения сообщества, в дальнейшем искусственно наделялись чертами, свойственными иным аспектам. В результате в трактовке

большинства экологов они утратили свой первоначальный рациональный смысл и употребляются как весьма неопределенные.

Мы будем исходить из того, что в сообществе отсутствует общая единица, отражающая все стороны явления. В практике изучения систем биоценотического уровня организации необходимо учитывать, наличие нескольких не сводимых друг к другу самостоятельных аспектов, из которых наиболее важны и разработаны структурный и энергетический (Чернов, 1971). Так как трофоэнергетический аспект досконально освещен в фундаментальной сводке Ю. Одума (1986), мы сконцентрируем внимание на более традиционном для отечественной синэкологии, но в значительной степени подзабытом, структурном аспекте изучения сообществ.

3.2. Проблемы развития учения о биогеоценозе

Биогеоценология – наука о закономерностях строения, формирования и развития биогеоценозов. Таким образом, объектом исследования биогеоценологии принято считать биогеоценозы как элементарные единицы биогеоценотического покрова Земли. По мнению Л.И. Номоконова (1989), такое представление об объекте биогеоценологии неполное. Он пишет о двуединстве объекта исследования биогеоценологии, включающем биогеоценоз и биогеосферу в целом. Биогеоценозы, образующие в своей совокупности биогеосферу нашей планеты, обычно рассматриваются при этом как элементарные целостные, т.е. далее неделимые без нарушения их функционального единства и жизнеспособности, иерархически соподчиненные единицы биогеосферы. Л.И. Номоконов, как видим, придерживается мнения о единстве биогеоценотического и биосферного уровней организации материи, что нам кажется нерациональным. Поэтому при дальнейшем изложении в качестве объекта биогеоценологии мы будем рассматривать только биогеоценозы.

Главнейшая проблема современной биогеоценологии – соотношение между континуальностью и дискретностью биогеоценологического покрова. Идея непрерывности растительного покрова была высказана Л.Г. Раменским еще в 1910 г. В основе ее лежит выведенное им «правило» экологической индивидуальности растений, в силу чего каждое растение имеет свою кривую размещения в рельефе в соответствии с градиентом факторов среды. Постепенное изменение условий увлажнения или какого-либо другого экологического фактора, по мнению Л.Г. Раменского, влечет за собой столь же постепенное изменение видового состава растительности, что лишает возможности разделения ее на растительные группировки – фитоценозы. Концепция непрерывности (континуума) растительного покрова независимо от Раменского возникла и издавна развивается в ряде зарубежных стран – в США, Франции, Англии, Италии и др. Сторонники этой концепции имеются и в нашей стране. Однако представление о растительности как «зеркале местообитания» является механистическим, сильно упрощающим реальную картину. При таком подходе фактически отрицаются межвидовые взаимодействия.

По мнению Н.Ф. Реймерса, в рамках организмической парадигмы принципу континуума следует противопоставить принцип биоценологической прерывистости: виды формируют экологически определенные системные совокупности (сообщества), отличающиеся от соседних, хотя и сравнительно постепенно в них переходящие.

Противопоставление друг другу идеи непрерывности растительного покрова, с одной стороны, и представления о его дискретности, т.е. признания наличия в природе биогеоценозов как элементарных единиц – с другой, является методологически несостоятельным, а потому лишенным смысла. Наряду и одновременно со свойством непрерывности биогеоценологическому покрову присуще и свойство дискретности, т.е. способности к образованию относительно самостоятельных, пространственно и качественно обособленных элементарных ценологических единиц. По мнению Тимофеева-Ресовского, сплошная живая пленка Земли

распадается на в значительной степени дискретные единицы – биогеоценозы, которые выступают в качестве структурных единиц («блоков»), из которых состоит биосфера. Одним из важнейших критериев дискретности является количественное и качественное преобладание связей внутри системы в сравнении с количеством и качеством отношений данной системы с окружающим ее пространством.

Биогеоценоз по В.Н. Сукачеву. Понятие «биогеоценоз», введенное в 1940 г. В.Н. Сукачевым, получило широкое распространение в основном в отечественной литературе. Из колоссального количества современных трактовок этого понятия наиболее адекватным структурному подходу является определение Н.Ф. Реймерса, который рассматривал *биогеоценоз* как эволюционно сложившуюся, относительно пространственно ограниченную, внутренне однородную природную систему взаимосвязанных живых организмов и окружающей их абиотической среды.

Биогеоценоз рассматривается В.Н. Сукачевым как весьма сложная биокосная система, включающая в свой состав пять компонентов первого уровня:

1 уровень	2 уровень	3 уровень
Фитоценоз	Биоценоз	Биогеоценоз
Зооценоз		
Микробоценоз		
Эдафотоп	Биотоп (эко топ)	
Климатоп		

Фитоценоз – растительная компонента, представленная тем или иным растительным сообществом, определяющая границы и вертикальную структуру биогеоценоза. Зооценоз – животная компонента, состоящая из позвоночных и беспозвоночных, обитающих как в наземной (воздушной), так и в почвенной или водной среде в границах данного растительного сообщества. Микробоценоз слагают бактерии, низшие грибы, актиномицеты и микроорганизмы. В процессе совместного существования живых компонентов между ними возникают разнообразные связи и отношения, вследствие чего и

образуется биологическое единство более высокого ранга – биоценоз.

Помимо перечисленных живых компонентов, в состав биогеоценоза, по крайней мере сухопутного, входят два косных компонента. Эдафотоп – почва и подпочвенные слои горной породы, включая почвенно-грунтовые воды на ту глубину, на которую простирается взаимодействие с ними других компонентов биогеоценоза, в особенности растений и почвообитающих животных и микроорганизмов, следствием чего является образование косного (биогенного происхождения) единства. Климатоп – атмосфера, включающая в свой состав биогенные газы (кислород, углекислый газ), атмосферную влагу, осадки в твердом и жидком виде, движение воздушных масс (ветер, вертикальные конвекционные токи) и пр. Последние два компонента биогеоценоза, относящиеся к неживой природе, также взаимодействуют друг с другом в зоне контакта, образуя косное единство более высокого ранга – биотоп.

В постоянном взаимодействии друг с другом находятся не только все пять компонентов биогеоценоза, но и биоценоз в целом как совокупность живых компонентов взаимодействует с экотопом как совокупностью компонентов неживой природы. В результате чего формируется природное единство еще более высокого ранга – биогеоценоз, представляющий собой не биологическую, а биокосную систему весьма сложного состава и строения.

Рассматривая вопрос о направлении и характере взаимосвязей и взаимодействий компонентов биогеоценоза, В.Н. Сукачев указывает на их чрезвычайную сложность. Любой из компонентов биогеоценоза находится в многообразных прямых и опосредованных отношениях с остальными его компонентами. Так, характер и степень развития растительности в границах биогеоценоза находятся в известной зависимости от почвенного покрова, гидрологического режима почвы и материнских горных пород, от погодных условий местного климата и воздействия животных и микроорганизмов. В свою очередь растительное сообщество оказывает разностороннее и весьма существенное воздействие на все перечисленные компоненты биогеоценоза, определяя многие их характерные

черты и свойства. То же самое можно сказать и о любом другом компоненте биогеоценоза, ибо каждый из них в своем существовании и развитии находится в тесной взаимосвязи и зависимости от воздействия других компонентов биогеоценоза, оказывая в свою очередь то или иное влияние на их судьбу.

Проблемы учения о биогеоценозе

Биогеоценоз как система. Большинство современных экологов биогеоценоз рассматривается как система, которая по сложности своего состава и строения полностью отвечает требованиям, предъявляемым к «очень большим системам», а потому допускает применение системного подхода к его изучению. Необходимость системного подхода к изучению тех или иных объектов или явлений обусловлена, как известно, невозможностью охватить их обычными методами со всей мыслимой полнотой в силу большой сложности их или большой продолжительности существования во времени.

Не вызывает сомнения, что живая составная часть биогеоценоза формируется из видовых популяций, являющихся исходными элементами, а косная – из взаимодействующих между собою различных факторов воздушной, почвенной или водной среды. Каким же образом происходит объединение этих разнородных по своей природе живых и косных элементов в единства более высокого ранга?

Прежде всего рассмотрим с этих позиций объединение живых существ в биоценоз. Существуют три различные точки зрения. Многие из современных биологов, вслед за Л.Г. Раменским, считают, что объединение видовых популяций в биоценоз происходит непосредственно, минуя какие-либо промежуточные структурно-функциональные образования. Другие признают наличие промежуточных звеньев между видовыми популяциями и биоценозом, например, консорции (содержание понятия см. далее). Третьи обращают внимание на тот факт, что реально взаимодействия выстраиваются между особями видовых популяций. По всей видимости, необходимо говорить о различных уровнях взаимодействия, соответствующих таким структурным единицам, как организм, популяция, и каким-то надпопуляционным объединениям.

Важнейшими из таких подсистем являются надпопуляционные элементы (которые мы рассмотрим ниже на примере консорций).

Что же касается косной составной части биогеоценоза, то объединение ее элементов в такие объективно существующие природные единства, как климатоп, включающий весь комплекс атмосферных явлений воздушной среды обитания живых компонентов, эдафотоп, представленный на суше почвой и почвенно-грунтовыми водами, и гидротоп в водной среде, не вызывает сомнений.

Структура биогеоценоза. Основное направление развития учения о биогеоценозе во второй половине XX в. было связано с широким внедрением в отечественную экологию идей структурного подхода, что выразилось в рассмотрении биогеоценоза как функциональной, термодинамически открытой системы.

По мнению Л.И. Номоконова (1989), из представления о биогеоценозе как открытой функциональной системе и неоднородности с этой точки зрения выделенных В.Н. Сукачевым компонентов биогеоценоза вытекает необходимость уточнения компонентного состава биогеоценоза и несколько иной их группировки. Обобщая идеи отечественных экологов, он предлагает выделять в составе биогеоценоза следующие компоненты (рис. 3.1):

А. Живые компоненты биогеоценоза, образующие биоценоз.

I. Ценокомплекс автотрофов – слагающийся из ценопопуляций растений и других живых существ фото- и хемосинтетиков, создателей первичной биологической продукции из элементов косной среды:

I.1. Фототрофы – зеленые высшие и низшие растения и некоторые виды жгутиковых;

I.2. Хемотрофы – бесхлорофилльные хемотрофные бактерии.

II. Ценокомплекс биотрофов – из ценопопуляций животных и отчасти растений и микроорганизмов – потребителей и трансформаторов живой биомассы и

прижизненных выделений и создателей вторичной биологической продукции:

II.1. Фитофаги – растительноядные животные, микроорганизмы и растения-паразиты и полупаразиты;

II.2. Зоофаги – плотоядные (хищные) животные, микроорганизмы, насекомоядные растения, животные и микроорганизмы-паразиты.

III. Ценокомплекс сапротрофов – из ценопопуляций микроорганизмов, а также животных и растений, потребителей и деструкторов отмерших остатков, отбросов и трупов растительного и животного происхождения:

III.1. Сапрофаги – микроорганизмы, беспозвоночные и некоторые виды позвоночных животных;

III.2. Сапрофиты – грибы и некоторые виды высших сапрофитных растений.

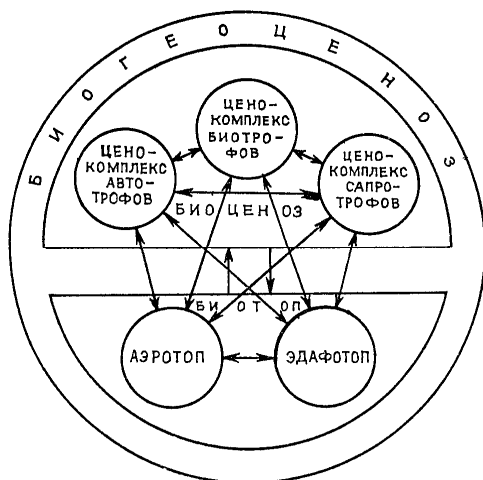


Рис. 3.1. Схема структуры биогеоценоза по Л.И. Номоконову (1989)

Б. Косные компоненты биогеоценоза, составляющие экотоп, преобразуемый биоценозом в биотоп.

IV. Аэротоп – преобразованная биоценозом воздушная среда.

V. Эдафотоп – преобразованная биоценозом почвенная среда.

Обоснование такой структуры Л.И. Номоконов (1989) видит в том, что «основной, генеральной функцией биогеоценоза и биогеосферы, обеспечивающей их существование и развитие, является материально-энергетический обмен». Как можно заметить, в исходном утверждении автора и в предлагаемом им видении структуры биогеоценоза совершенно очевидна попытка классификации функциональных элементов сообщества. Такой подход не решает проблему структуры биогеоценоза; это другая методология, которая, на наш взгляд, рациональнее решается в понятиях трофических цепей (или сетей).

Консорция как элементарная единица структуры. Реальность консортивной структуры биогеоценозов подтверждает тот факт, что это понятие почти одновременно независимо друг от друга было предложено зоологом В.Н. Беклемишевым и ботаником Л.Г. Раменским. Л.Г. Раменский, иллюстрируя понятие консорции, приводит пример еловой консорции, которая складывается из популяции ели и целого ряда популяций других видов, тесно связанных с нею в своей жизнедеятельности. В состав консорции входят: а) микоризные грибы - на ее корнях; б) кустистый лишайник - на ветвях; в) корковые лишайники - на коре стволов; г) жуки-короеды и усачи - в стволах; д) еловая огневка - в кроне деревьев; е) бурундуки и белки, питающиеся семенами ели и пр. (рис. 3.2).

Таким образом, по Л.Г. Раменскому, центром каждой консорции служит популяция какого-либо высшего автотрофного растения, с которым тесно связаны трофическими, симбиотическими, паразитическими и другими отношениями разнообразные виды растений, позвоночных и беспозвоночных животных и микроорганизмов. Эти биологические виды-партнеры названы консортами, а связи и отношения консортов с популяцией автотрофного кормового растения – консортивными связями.

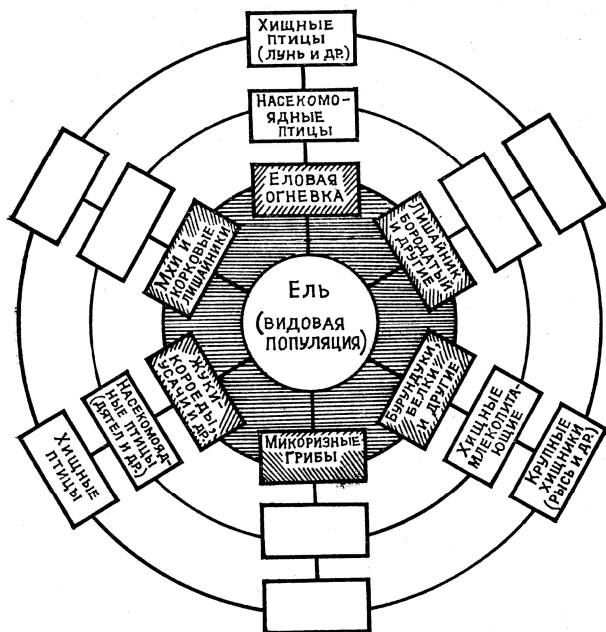


Рис. 3.2. Схема консорции популяции ели (Номоконов, 1989)

В отличие от Л.Г. Раменского, В.Н. Беклемишев предложенный им термин употребил в мужском роде – «консорции». По его мнению, организмы входят в состав биогеоценоза не сами по себе, а в составе какого-либо консорция (или иначе – консорции). Консорция состоит из особи-эдификатора и целого ряда поселяющихся на теле или в теле эдификатора особей других видов. Автором приводятся следующие примеры консорции: а) сосна с микоризными грибами, мхами, насекомыми и пр.; б) полевка с эктопаразитами, гельминтами, простейшими, бактериями и т.п. Следовательно, центром консорции, по Беклемишеву, является не популяция вида как поселение особей, а одна особь какого-либо доминантного вида, причем это может быть как растение, так и животное.

В дальнейшем понятие консорции значительно расширилось. В.В. Мазинг предложил в состав консорции включать как виды организмов, непосредственно связанные с популяцией автотрофного кормового растения, образующие I круг (концентр) вокруг нее так и виды, связанные с нею опосредованно через организмы I концентра, составляющие II, III и IV концентры. В результате консорция выглядит весьма сложной как по составу, так и по своему строению единицей функциональной организации биогеоценоза. Живые существа II и III концентров оказывают значительное воздействие на организмы I концентра, а через них и на центральное кормовое растение консорции, являющееся основным ценообразователем сообщества.

Дискуссионным остается вопрос, что считать центром консорции? Спектр ответов достаточно широк:

- популяции высшего автотрофного зеленого растения, являющегося как бы «энергетической установкой биоценоза»;

- не только высшие, но всякие автотрофные растения;

- не только автотрофное растение, но и гетеротрофное животное;

- не только живые авто- и гетеротрофные существа, но и мертвые тела (пни, валежник, трупы животных). Развивая последнюю точку зрения, Н.В. Дылис предлагает консорции, развивающиеся на мертвых (отмерших) телах, выделять в особую группу неполных консорций.

Проанализировав столь противоречивые мнения, Л.И. Номоконов предлагает следующее решение проблемы центра консорции. Сочетания живых существ, тесно связанных в своей жизнедеятельности с популяцией животных или существующих за счет утилизации мертвых органических материалов, должны быть отнесены к рангу консорций, ибо те и другие естественно включаются в общую структуру, выполняя в соответствующих природных биогеоценозах вполне определенные функции. Он предлагает выделять:

- полночленные консорции, с автотрофным детерминантом в центре, базирующиеся на энергии солнечной радиации, и

– не полночленные консорции – детритные или лишенные непосредственной автотрофной базы.

В любом биогеоценозе консорция не одна, а их много, ибо каждая популяция самостоятельно существующего автотрофного вида растений, по крайней мере доминантного, может стать центром (ядром) консорции со своим специфическим набором консортов. Формирование и обособление консорции – длительный во времени процесс, связанный с экологической и ценотической дифференциацией самого центрального вида консорции. Они филогенетически закреплены и для каждого автотрофного ценозообразующего вида растений специфичны. Следствием всего этого является большое разнообразие консорции, что вызвало необходимость в подразделении их на разного рода группы, типы и т.п. Существующие подходы к классификации консорций базируются на различных подходах и, как правило, трудно соединимы.

Классификация по объему. Б.А. Быков различает следующие три группы консорции: 1) индивидуальные, центром (ядром) которых является одна особь автотрофного детерминанта; 2) популяционные с центром, представленным видовой популяцией детерминанта или видом в целом в пределах всего ареала; 3) синузидальные, центральное ядро которых охватывает виды, относящиеся к одной жизненной форме, например мезофильные темнохвойные древесные породы (ель, пихта и др.). В.В. Мазинг исходя из тех же принципов различает шесть групп консорции. Наряду с индивидуальными и популяционными группами консорции он выделяет группу видовых консорций, расчленив выделенную Быковым группу популяционных консорций на две самостоятельные группы. Помимо этого, им выделена группа родовых консорций на том основании, что в отдельных случаях центром консорции становится не один вид растения, а род в целом, например сфагнумы на верховых болотах, «белые» березы в лесной полосе. Кроме того, он счел возможным выделить две группы консорций, занимающие промежуточное положение между названными группами консорций: клональные консорции, объединяющие консорты по клонам (по

совокупности вегетативно разросшихся побегов одной материнской особи), и группу региональных консорций, представляющую собою совокупность популяционных консорций не всего ареала центрального вида, а какой-либо его части.

Классификации по роли в ценозе. Е.М. Лавренко подразделяет консорции на (а) эдификаторные (основные, по В.В. Мазингу), в которых центральная видовая популяция является эдификатором сообщества; (б) доминантные, центральная популяция которых представлена доминантами сообщества; (в) производные, центральная популяция которых находится в подчиненном положении по отношению к эдификатору. Иногда выделяют зависимые консорции, образованные несамостоятельно существующими автотрофными растениями (эпифитами, полупаразитами).

Классификация консорции как функциональной единицы. Б.А. Быков, взяв за основу выделенные им группы популяционных и синузидальных консорций, объединил их в типы консорций, выделяемые по принадлежности центра к тому или иному подклассу экобиоморф. Всего им выделено три класса, подразделяемых на подклассы.

I. Класс консорций автотрофных видов, ядрами которых являются автотрофные растения; накопленная ими энергия рассеивается гетеротрофными организмами.

1. Подкласс консорций высших растений, доминирующих в растительном покрове суши.

2. Подкласс консорций макрофитных водорослей, доминирующих в растительном покрове морских шельфов.

II. Класс консорций гемиавтотрофных видов, их ядра представлены зелеными насекомоядными растениями; при этом происходит рассеивание накопленной в процессе фотосинтеза энергии и одновременно аккумуляция рассеянной энергии в гетеротрофных организмах. Значение этих консорций в преобразовании веществ и энергии сравнительно небольшое.

III. Класс консорций гетеротрофных видов, их ядрами являются сравнительно крупные, доминирующие по биомассе, численности и значению в ценозах животные; полученная от

гетеротрофных и автотрофных организмов энергия рассеивается.

1. Подкласс консорциев морских растительноядных (в особенности питающихся фитопланктоном) и плотоядных животных.

2. Подкласс консорциев наземных животных – фитофагов и полифагов.

3.3. Концепции экологической ниши и экологической лицензии

Как правило, один вид входит в состав различных сообществ, в которых его экологические характеристики отличаются, и ни в одном из них вид не проявляет всего диапазона своих свойств. Кроме того, вид – понятие из иного концептуального ряда, что вызывает некоторые трудности при его использовании в биогеоценологии.

Столь же нежелательно для описания структуры сообществ использование понятия популяции, так как ее чаще всего понимают как репродуктивную единицу. Границы таких единиц в общем случае вовсе не обязательно совпадают с границами сообщества. Кроме того, вопрос о применимости понятия популяции к организмам, лишенным полового размножения, остается дискуссионным, тогда как в биоценологическом отношении организмы с разным способом репродукции вполне равноправны. Поэтому структуру сообщества удобнее описывать не в терминах видов или популяций, а в терминах экологических ниш и экологических лицензий.

История термина «экологическая ниша»

Одним из первых терминов «ниша» в начале XX века употребил Гриннел (Grinnell). Под нишей он понимал функциональную роль и положение организма в сообществе. По сути дела, Гриннел считал нишу поведенческой единицей, хотя он также подчеркивал, что она является конечной единицей распределения и поэтому понятие ниши включает пространственные особенности физической среды.

Позднее Элтон (Elton) определил нишу животного как его место в биотической среде, его отношения с пищей и врагами и как статус организма в сообществе. Далее он указал, что нишу любого животного можно описать в значительной степени, если знать размеры этого животного и его пищевые запросы.

Кларк (Clarke) различал два разных значения термина «ниша»; он выделял «функциональную нишу» и «нишу места». Кларк отмечал, что разные виды растений и животных выполняют в экологическом комплексе разные функции и что одна и та же функциональная ниша в разных географических районах может быть заполнена совершенно разными видами.

Таким образом, первоначально понятие имело два содержания: свойство вида и место в сообществе. Дальнейшее развитие представлений об экологической нише привело к «выпячиванию» одного из аспектов термина.

Трактовка ниши, нашедшая наибольшее число последователей, была предложена Хатчинсоном (Hutchinson) в середине XX в. Используя теорию множеств, он несколько формализовал проблему и определил нишу как весь диапазон условий, при которых живет и воспроизводит себя особь (или популяция). Хатчинсон определяет нишу организма как n -мерный гиперобъем, охватывающий полный диапазон условий, при которых организм может успешно воспроизвести себя. Неизбежное затруднение, связанное с этой моделью, состоит в том, что не все переменные среды могут быть линейно упорядочены. Чтобы обойти эту трудность, а модель сделать удобной для работы, Хатчинсон для представления объема в n -мерном пространстве воспользовался теорией множеств. К сожалению, при этом n -мерная модель утрачивает параметр, характеризующий неравномерность отношения вида к факторам среды.

Позднее Ю. Одум определил экологическую нишу как статус организма в сообществе и экосистеме, вытекающий из его структурных адаптаций, физиологических реакций и специфического унаследованного и/или приобретенного поведения. По образному выражению Ю. Одума, местообитание – это «адрес» организма, а ниша – его «профессия».

Определение экологической ниши

В русскоязычной литературе под экологической нишей принято понимать многомерный объем в экологическом пространстве, ограниченный свойствами вида и факторами, лимитирующими его существование.

Число измерений ниши в принципе бесконечно, но в первом приближении их можно свести к трем обобщениям:

1) ресурсы (пища, кислород, необходимый субстрат и т.д.);

2) нересурсные лимитирующие факторы (температура, влажность, хищники, паразиты и т.д.);

3) организация носителя ниши (способы питания, передвижения, защиты от врагов, пищеварение и т.д.).

Принято различать фундаментальную и реализованную экологические ниши. Вся совокупность оптимальных условий, при которых данная организменная единица может существовать и воспроизводить себя, Хатчинсон назвал *фундаментальной нишей*. Следовательно, фундаментальная ниша представляет собой гипотетическую, воображаемую нишу, в которой организм не сталкивается с «врагами», например конкурентами и хищниками, и в которой физическая среда оптимальна. Образно говоря (и это сравнение часто употребляется в литературе), фундаментальная экологическая ниша – это профессия вида.

В противоположность этому фактический диапазон условий существования организма называется *реализованной нишей*. В понятии «реализованная ниша» учтены различные факторы ограничения организменной единицы, такие как конкуренция и хищничество. Естественно, реализованная ниша будет меньше или во всяком случае не больше фундаментальной. Таким образом можно считать, что реализованная ниша – это должность видовой популяции в сообществе.

Естественно, фундаментальные ниши могут в той или иной степени перекрываться, тогда как перекрывание реализованных ниш – неустойчивое состояние, связанное либо с конкуренцией видов, либо с неустойчивым состоянием самого сообщества или ее части.

Динамика ниш

Реализованные ниши большинства организмов меняются во времени и пространстве в зависимости от изменений физической и биотической среды. Временные изменения ниш рационально рассматривать на двух уровнях: 1) кратковременные изменения, обычно протекающие в период жизни отдельной особи или, самое большое, нескольких поколений, 2) долговременные изменения, происходящие в эволюционном масштабе времени и затрагивающие многие поколения. Таким образом, реализованную нишу можно считать (в терминологии модели n -мерного гиперобъема) пульсирующим гиперобъемом, который ограничен фундаментальной нишей.

Некоторые организмы, в особенности насекомые, характеризуются полностью разделенными, не перекрывающимися в разные периоды жизни нишами. Примерами служат гусеницы и бабочки, личинки мух и взрослые мухи, головастики и жабы, планктонные личинки усоногих ракообразных и прикрепленные взрослые усоногие, а также водные личинки и сухопутные имаго насекомых (комаров, веснянок, стрекоз и т.д.). Во всех подобных случаях происходит коренное изменение плана строения тела животных во время метаморфоза, которое приводит к резкому сдвигу ниши. У других организмов смена ниш в течение жизни происходит более непрерывно и постепенно. Например, молодые ящерицы питаются жертвами меньшего размера, чем взрослые, и часто время их активности падает на утренние часы, когда температура среды низкая (небольшие размеры и высокое отношение поверхности тела к его объему способствуют быстрому нагреванию). Развитие ящериц аналогично неполному превращению насекомых, при котором постепенные изменения происходят после каждой линьки.

Ближайшие по нишевому пространству соседи организма или потенциальные конкуренты могут сильно влиять на его экологическую нишу. Если реализованные ниши организмов, в большей мере подверженных r -отбору, определяются прежде всего физической средой, то реализованные ниши организмов,

подверженных К-отбору, очевидно, сильно зависят от биотической среды. Давление отбора и ниша могут меняться в течение жизни одной особи. Например, в умеренной зоне ранняя весна – это время, когда однолетние растения подвержены г-отбору, позднее они все больше оказываются в условиях К-отбора. Даже в пределах вида одни особи могут больше зависеть от г-отбора, чем другие. Например популяции в разных микроместообитаниях или частях видового географического ареала, либо особи, занимающие разное положение на скалистой литорали.

Экологическая лицензия

Для второго аспекта гриннеловской ниши, т.е. места вида в сообществе, в отечественной экологии было предложено понятие экологической лицензии – характеристики, исходящей уже не от вида или видовой популяции, а от сообщества. Под лицензией понимается место, которое предоставляет видовой популяции биогеоценоз. В самом общем виде ее можно представить как гиперобъем ресурсной базы и условий местообитания. Расширяя аналогии Одуме, можно сказать, что лицензия – это штатная единица для видовой популяции. Вся совокупность лицензий сообщества может быть выражена в понятии лицензионного пространства.

На наш взгляд, хорошей моделью лицензионной структуры сообщества является представление биогеоценоза как многоквартирного дома. В отличие от человеческого жилья каждая «квартира»-лицензия уникальна по сочетанию слагающих ее ресурсов и условий. Лицензии, слагающие лицензионное пространство, могут быть не наполненными, занятыми одним видом или несколькими видами. Не наполненность лицензии может быть обусловлена несколькими причинами: во-первых, отсутствием экологической ниши, соответствующей данной лицензии; во-вторых, экстремальностью условий данной лицензии. Примером первой ситуации, на наш взгляд, являются различные варианты интродукций, при которых появляется ресурс, иногда весьма значительный, но в новых условиях обитания интродуцента нет потребителей этого ресурса (сальвиния и кактусы в Австралии;

картофель и клен ясенелистный за пределами Америки и т.д.). Экстремальность условий обитания может быть как естественной, например слишком низкие температуры или слишком короткий вегетационный период, так и антропогенной (местообитания в пределах промышленных зон, урбанизированных ландшафтов и т.п.).

В случае заполненных лицензий ниши могут перекрываться или быть полностью разделенными в лицензионном пространстве. При разделении экологических ниш мы, как правило, имеем дело со строгим соответствием лицензии и ниши. При перекрывании ниш теоретически возможны две ситуации: конкуренция в пределах одной лицензии или конкуренция в нескольких сопряженных лицензиях. В первом случае следует ожидать конкурентного исключения одного из видов, во втором – специализацию конкурирующих видов, т.е. приведение фундаментальной экологической ниши в соответствие с одной из лицензий.

По нашим представлениям, стабильность лицензионного пространства относительна. В период жизни биогеоценоза его характеристики подвержены многолетним флуктуациям, что сказывается на вариабельности качественных параметров конкретных лицензий при сохранении их количества. При сукцессионных и эволюционных преобразованиях сообществ изменяются как качественные, так и количественные характеристики лицензионного пространства. Фактически можно утверждать, что любое появление нового таксона приводит к увеличению лицензионного пространства сообщества, тем самым обеспечивая дальнейшее его развитие. Нам кажется, что идея лицензионной структуры биогеоценоза весьма продуктивна для решения вопросов структурированности, внутреннего разнообразия и эволюции сообществ.

3.4. Синдинамика

Под динамикой сообществ в современной науке понимают различные варианты постепенных направленных (векторизованных) изменений, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними факторами и, как правило, имеют

необратимый характер. Обратимые изменения растительности – сезонные, связанные со сменой времен года, или флуктуации (колебания структуры, состава и продуктивности в разные годы) противопоставляются динамике сообществ и рассматриваются как «структура во времени». Однако эти классы изменений связаны переходными состояниями, так как возможны и более длительные циклические изменения, например при регулярно повторяющихся пожарах в лесах. По этой причине в разряд процессов, рассматриваемых как динамика сообществ, включаются также циклические сукцессии при условии, что цикл превышает 10 лет.

Интерес к проблемам динамики растительности проявлялся на самых ранних этапах развития науки о растительности. Тем не менее исследования синдинамики в XIX в. носили эпизодический характер, и основные достижения в этой области теории связаны с первой половиной XX в. Наиболее знаменательными были работы американских исследователей, в особенности Ф. Клементса, который создал безупречно последовательную концепцию автогенной экологической сукцессии как закономерного процесса изменения растительности в направлении устойчивого состояния – климакса. Теория Клементса включала достаточно однозначные и жесткие формулировки концепции экологической сукцессии:

- в каждом природном районе имеется одно климаксовое состояние, к которому в ходе автогенных сукцессий «устремяются» все варианты растительных сообществ;

- в ходе сукцессий разных серий (ксеро-, псаммо-, гидро-, литосерии и др.) происходит мезофитизация экологических условий;

- климакс – самое продуктивное, богатое видами и имеющее самую развитую структуру растительное сообщество для данного климата;

- почвы климаксовых сообществ самые развитые;

- серии реализуются как цепочки жестко определенных последовательностей дискретных стадий. Сукцессионная система при таком понимании имеет единственное терминальное состояние. Однако условия для наступления этого

терминального состояния могут отсутствовать, и тогда возникают другие различные варианты климакса: преклимакс (недоразвитие) и постклимакс (сверхразвитие) на склонах разной экспозиции; дисклимакс, возникающий при постоянном влиянии нарушающего фактора; субклимакс – при сдерживании наступления фазы климакса каким-то фактором и т.д. Вся эта система состоявшихся и несостоявшихся терминальных состояний объединялась в панклимакс.

В России в первой половине XX столетия вопросам динамики растительности большое внимание уделял В.Н. Сукачев, который разделил все сукцессии на *автогенные* – развивающиеся за счет внутренних процессов – и *аллогенные* – инициируемые внешним воздействием. В свою очередь автогенные сукцессии подразделяются на два варианта: *сингенез* – изменение структуры сообщества в связи с размножением растительности – и *эндоэкогенез* – изменения возникают в результате взаимодействия с экотопом, т.е. за счет изменения абиотической компоненты. В аллогенных сукцессиях он предложил различать *гейтогенез* – локальные сукцессии, охватывающие отдельные сообщества, и *гологенез* – региональные сукцессии, охватывающие целые ландшафты.

3.4.1. Достижения периода «динамического бума»

Время пересмотра жесткого детерминистского понимания сукцессии пришлось на 60-80-е гг. В этот период отмечался бурный всплеск интереса к проблемам динамики растительности, который был назван «динамическим бумом». Он отражал социальный заказ, связанный с осознанием антропогенного фактора в изменении окружающей среды. Перед научным сообществом была поставлена задача – понять суть происходящих изменений, чтобы прогнозировать их и поставить под контроль. Показателем этого «бума» было резкое увеличение числа публикаций по вопросам динамики растительности.

Концепция моноклимакса Клементса была подвергнута критике в работах Уиттекера. Формально антитезис клементсовской концепции был выдвинут в работах Найкольса, Тенсли и Люди, которые выступили против идеи полной

конвергенции автогенных сукцессий в одном районе. Однако именно Уиттекер предложил целую систему климаксов для различных условий, развив идею климакс-континуума. Исходя из того, что характер климакса зависит от особенностей растительности и природных условий, Уиттекер предлагал различать типы климакса по соотношению длительности жизни доминантов и продолжительности процесса формирования устойчивого сообщества. Его система включала:

– акклимакс – в сообществе доминируют организмы время генерации которых меньше, чем цикл изменений условий среды. Флуктуации сообществ беспрестанны. Климаксовые и серийные сообщества неразличимы. Примером акклимакса является океанический планктон: состав быстро размножающихся водорослей варьирует ежедневно в зависимости от погодных условий. Различить стадии сукцессии невозможно;

– циклоклимакс – цикл генерации доминантов совпадает с годовыми колебаниями условий среды. Климакс может быть охарактеризован главными доминантами-однолетниками, но серийные сообщества от него неотличимы. В качестве примера Уиттекер приводит синузию однолетников в пустыне;

– катаклимакс – генерация доминантов происходит в период между повторяющимися воздействиями среды, уничтожающими растительность (пожары, заносы и т.д.). Климаксовые и серийные сообщества в большей или меньшей степени различимы;

– суперклимакс – генерация доминантов длительна, изменения среды незначительны. Биомасса низка, популяции более или менее стабильны, но серийные сообщества неотличимы от климаксовых. Явление суперклимакса характерно для тундр, где зрелые и молодые сообщества слагаются одними и теми же немногочисленными доминантными видами. Фактически более зрелые фитоценозы отличаются от начальных стадий сукцессии возрастом доминантов и накопленной биомассой;

– эуклимакс – генерация доминантов длительна, изменения состава доминантов в ходе сукцессии более или менее непрерывны, биомасса высокая. Серийные сообщества хорошо отличимы от климаксовых. Клементсовские сукцессии

на современном этапе рассматриваются как частный случай более разнообразного явления.

Тем не менее концепцию моноклимакса, несмотря на критику, не удалось окончательно «сокрушить». Более того, стало очевидным, что принятие моноклимакса или поликлимакса зависит от масштаба времени. Признание моноклимакса подразумевает конвергенцию сукцессии в геологические отрезки времени масштаба десятков тысяч лет, а сторонники поликлимакса мыслили более обозримыми отрезками временной шкалы, масштаба столетий и тысячелетий. На основе концепции моноклимакса родились представления о «сукцессионной системе» Разумовского (подробнее см. раздел 3.4.2).

Применительно к эуклимаксу Кэниел и Слейтер предложили четыре модели, описывающие процессы, происходящие в сообществах:

– модель благоприятствования – соответствует модели сукцессии Клементса, согласно которой в ходе сукцессии смена видов сопровождается постепенным улучшением условий среды. Например, зарастание скал, когда последовательно сменяются лишайники – мхи – травы – кустарники – деревья;

– модель ингибирования – соответствует обратному процессу ухудшения условия среды. Сукцессия в этом случае самозамедляется и может остановиться прежде, чем будет достигнуто устойчивое состояние климакса. Дальнейшие изменения возможны только при нарушениях растительного сообщества животными. Как правило, главными ингибиторами являются мхи, которые могут остановить сукцессию на пустошах за счет формирования густого покрова, который препятствует приживанию цветковых растений. В пустыне мхи и водоросли образуют плотную корку (карахарсанг), которая также «запирает» поверхность песка от поселения цветковых растений. В норме животные разрушают этот покров (кабаны, лоси, олени на лесных гарях; верблюды в пустыне), но при отсутствии животных складываются неблагоприятные для развития растительности условия;

– модель толерантности – подобна модели ингибирования, но процесс ухудшения условий среды компенсируется за счет

поселения все более и более толерантных видов, и потому остановки сукцессии не происходит. Наиболее полно модель проявляется при восстановлении леса. Например, поселение ели в европейской части России возможно только под полог ольхи, т.е. при некотором ухудшении условий. В той или иной мере она проявляется и при зацементировании степей и лугов, когда в ходе сукцессии повышается уровень замкнутости сообщества и обостряется конкуренция за ресурсы;

– модель нейтральности – соответствует сукцессии как чисто популяционному процессу смены популяций видов с разными жизненными циклами и разными эколого-фитоценоотическими типами стратегий. Так, для Урала описаны первичнопирогенные группировки беспозвоночных, состав и количественные соотношения элементов в которых в первые 2-3 года после пожара формируются случайным образом из выживших и мигрирующих видов.

Большинство сукцессионных процессов на первых этапах хорошо согласуются с моделью нейтральности. Формирование сообщества, т.е. появление постоянных межвидовых взаимодействий, делает биоценозы устойчивыми по видовому составу, и происходящие в них процессы в большей степени соответствуют модели благоприятствования (за счет улучшения условий среды, эффекта группы и других форм мутуализма или комменсализма). При приближении к климаксу медленные смены видовых комплексов описываются моделью толерантности. По мнению Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1999), в основном это связано с тем, что на самых ранних стадиях конкуренция между растениями ослаблена, в дальнейшем, даже в случае сильной биотической трансформации местообитания в направлении улучшения условий и развития сукцессии по типу прогрессивной, конкуренция обостряется.

Примером сукцессии со сменой модели являются постгляциальные сукцессии на форвардах в арктическом фиорде Глейцер-Бей (Аляска), описанные американскими экологами. При освобождении побережья фиорда от льда происходит сукцессия, имеющая следующие четыре стадии:

1. Пионерная (до 20 лет). Поверхность субстрата покрывается «черной коркой» из азотфиксирующих сине-зеленых водорослей, лишайников, печеночников, на фоне которых встречаются травы, отдельные экземпляры ивы, тополя, ели и ольхи. Таким образом, инициальная стадия содержит практически все виды, которые станут основными ценозообразователями на следующих стадиях сукцессии, что соответствует сначала модели нейтральности, а позднее – благоприятствования.

2. Стадия дриады (сменяет пионерную в период между 20 и 30 годами). Вся поверхность покрыта ковром кустарничка, в котором рассеяны экземпляры ив, тополей, елей и ольхи (модель благоприятствования).

3. Стадия ольхи. Наступает после 50 и продолжается до 100 лет (модель ингибирования).

4. Стадия ели. Начинается после 100 лет (модель толерантности). В ходе сукцессии происходит процесс формирования почвы и ее обогащение органическим веществом и азотом, а смена видов идет в направлении повышения их высоты, интенсивности семяношения, увеличения массы семян и длительности жизни растений.

Важным достижением «динамического бума» является установление того факта, что сукцессии в направлении к климаксу не обязательно сопровождаются нарастанием биологического разнообразия, повышением сложности пространственной структуры и продуктивности сообщества. Более того, было обнаружено, что возможна смена прогрессивной сукцессии с нарастанием продуктивности и флористического богатства регрессивной с обратными тенденциями. Пики продуктивности и разнообразия наблюдаются в предклимаксовых стадиях, при этом они могут не совпадать: самое продуктивное сообщество может быть не самым устойчивым и самым богатым видами. В условиях климакса нередко более четко выражено доминирование отдельных конкурентноспособных видов, которые захватывают большой гиперобъем ресурсов и потому «вытесняют» из сообщества менее конкурентоспособные виды.

Общим выводом является утверждение о том, что сукцессия – это стохастический процесс причем стохастичность сукцессии не абсолютна. В разных вариантах сукцессии возможна вся гамма процессов – от марковской цепи (когда последующее состояние зависит только от предшествующего) до достаточно жесткого детерминирования смены видов и их количественной представленности на разных стадиях сукцессии. Наконец, возможны случаи, когда часть видов образует более или менее четкую временную последовательность, а часть на этом фоне тренда флуктуирует.

3.4.2. Демутации и сукцессионный ландшафт

Сукцессионные системы можно рассматривать как сообщества высшего порядка, в которых отдельные сообщества исполняют роль функциональных блоков. Роль видов и конкретных сообществ в этой системе не одинакова.

По С.М. Разумовскому (1999), «костяк» системы образует *экогенетическая сукцессия* – «смена ассоциаций, движущей силой которой является необратимое изменение ассоциаций своего местообитания». Развиваясь, сообщества изменяют условия своего обитания, что приводит к замене данной совокупности на новую. Причины таких изменений видятся в накоплении мертвой органики внутри сообщества. Скорость накопления и качество органики определяются в первую очередь растительностью, а во вторую – почвенной фауной и микрофлорой. Накопленная органика изменяет условия увлажнения, химизм среды и т.д. В конечном итоге формирует устойчивое сообщество, обладающее равновесным балансом, – климакс.

Система экогенетических смен, по Разумовскому, выглядит следующим образом.

1. Ксерархные смены (ксеросерия Клементса), при которых исходное крайне сухое местообитание увлажняется. В зависимости от механического состава исходного субстрата сукцессионные ряды могут быть различны:

- 1.1. Литосерия – на сухих каменистых субстратах;
- 1.2. Псаммосерия – на сухих песках;

1.3. Ксерогеосерия – на сухом мелкозем (супесях, суглинках).

2. Мезархные смены (мезосерия), связанные с образованием почвенного профиля на мезофильных субстратах и идущие без заметных изменений водного режима местообитания. Мезосерии обычно различают по свойствам субстратов:

2.1. Элювиальная мезосерия – на мелкоземных субстратах, остающихся после смыва верхних горизонтов почвы;

2.2. Делювиальная мезосерия – на тонком, обычно несколько гумусированном мелкозем, перемещенном плоскостной эрозией;

2.3. Аллювиальная мезосерия – на более грубых и лишенных органики субстратах, перемещенных линейной эрозией;

2.4. Гигролитосерия – на влажных каменистых субстратах.

3. Гидрархные смены – на переувлажненных субстратах. Известны следующие типы сукцессионных рядов:

3.1. Евтрофная гидросерия – в условиях наибольшего богатства минеральными питательными веществами;

3.2. Олиготрофная гидросерия – при крайней минеральной бедности и анаэробности переувлажненного субстрата;

3.3. Мезотрофная гидросерия – в условиях, промежуточных между двумя предыдущими;

3.4. Галосерия – в аридных областях при образовании на поверхности почвы пленки солей;

3.5. Мангровая гидросерия – на морских побережьях тропиков и субтропиков в условиях «квасцового засоления».

Виды, входящие и формирующие экогенетические смены, по терминологии С.М. Разумовского, называются *ценофилами*. Наряду с ними существует значительное количество видов, стоящих вне основной сукцессионной структуры. Эти виды, названные *ценофобы*, образуют группировки в неустойчивых, слабо предсказуемых местообитаниях, преимущественно в экотонах либо на участках нарушений, еще не занятых ценофилами.

При этом группировки ценофобов формируют свои собственные сукцессионные ряды. Такие ряды возникают в

результате разрушения сообществ, входящих в экогенетическую сукцессию. Разумовский назвал их *демутациями* – сравнительно быстрые последовательные смены нескольких недолговечных сообществ, возникающие в результате уничтожения экогенетического сообщества. Демутационные сукцессии не совпадают ни с каким отрезком экогенетической сукцессии. Каждая сравнительно зрелая стадия экогенеза, по мнению Разумовского, имеет свои собственные демутационные ряды, представляя собой целый комплекс ассоциаций. Демутационный комплекс включает в себя коренные и производные ассоциации (рис. 3.3). Коренные ассоциации формируются при отсутствии нарушений; виды этой ассоциации способны к возобновлению как в самой ассоциации, так и в производных ассоциациях. Производные ассоциации возникают при нарушениях; слагающие их виды не способны воспроизводиться внутри этой ассоциации.

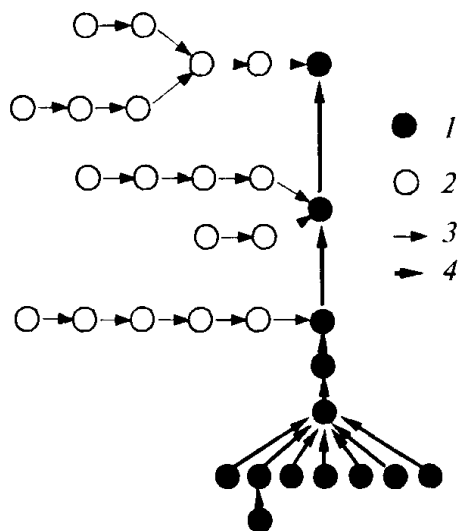


Рис. 3.3. Схема евтрофной гидросерии: 1 – коренные ассоциации, 2 – производные ассоциации, 3 – демутационные смены, 4 – экогенетическая смена.

Таким образом, сукцессия становится сложной разветвленной системой смены сообществ. Для облегчения восприятия сукцессии как целостной динамичной системы рационально ввести модель «сукцессионного оврага». Такой овраг может иметь несколько различных истоков–серий, которые сливаются в общее русло, имеющее единственную конечную точку - климакс. Дно оврага соответствует смене сообществ экогенетической сукцессии, а склоны – демутационным комплексам. На разных участках наклон дна и склонов различен. Широкие веерообразные истоки оврага имеют незначительный наклон, что отражает начальные стадии сукцессии, развивающиеся согласно модели нейтральности. При незначительном наклоне изменения идут медленно, что соответствует модели толерантности. Участки со значительным уклоном демонстрируют развитие сукцессии, описываемой моделью благоприятствования. В различных местах сукцессионного оврага возможно возникновение горизонтальных или почти горизонтальных участков, в которых сукцессия останавливается, согласно модели ингибирования. Конкретная конфигурация сукцессионного оврага определяется абиотической средой, в первую очередь особенностями климата и литосферы. Именно эти переменные задают положение самой низкой точки оврага (климакса) и количество истоков. Внутренняя структура оврага задается биотической компонентой: крутизна склонов и дна оврага, наличие в его структуре горизонтальных структур определяются видовым составом и степенью коадаптированности живых компонентов. Пока сохраняются постоянство окружающей среды и набор взаимосвязанных экологических ниш система устойчиво воспроизводит свою организацию после неизбежных нарушений. По представлениям Жерихина, роль детерминирующей индивидуальное развитие программы при этом исполняет набор реализованных экологических ниш всех популяций, входящих в сукцессионную систему. Компоненты сукцессионной системы при этом рассматриваются как аналог генома. Можно сказать, что сукцессионная система, подобно вирусу, целиком состоит из своего генетического материала.

Существенные изменения окружающей среды с неизбежностью приводят к возникновению новой точки, обладающей свойством устойчивости в данных условиях. В случае незначительных смещений точки устойчивости следует ожидать плавную эволюцию экологических ниш, которая приведет их в соответствие с новыми условиями без существенных потерь целостности системы в целом. Резкие изменения абиотической среды теоретически должны привести к формированию принципиально новой сукцессионной системы, судьба видов и сообществ, формировавших погибающую сукцессионную систему, будет зависеть от их соответствия новой сукцессионной системе. В первом случае мы можем говорить о трансформации системы, а во втором фиксируем эволюционное преобразование экогенетической сукцессии.

3.5. Концепция филоценогенеза

Несмотря на большой теоретический и практический интерес к изучению изменений сообществ, теория филоценогенеза – эволюции сообществ – слабо разработана. Выше уже обсуждался один из аспектов проблемы неприменимости биологического понятия эволюции к биогеоценозам, включающим детерминистически эволюционирующие абиогенные компоненты (см. раздел 4.1). Но кроме несовпадения понятий эволюции для живых и не живых систем, есть еще один аспект проблемы филоценогенеза. Конкретный биоценоз как эволюционно сложившаяся биокосная система вообще не способен к эволюционным преобразованиям, так как, с одной стороны, лицензионное пространство сообщества относительно независимо от его наполнения экологическими нишами, а с другой – само сообщество воспроизводится лишь как элемент определенной сукцессии. Первый тезис можно проиллюстрировать практикой антропогенного воздействия на биогеоценозы – уничтожение не эдификаторных видов или интродукция новых экологических ниш в сложившиеся биогеоценозы не приводит к возникновению новых типов сообществ. Существующие в сообществе лицензии либо оказываются незаполненными (при уничтожении видов), либо одни экологические ниши

замещаются на другие (в результате конкурентного исключения), либо новые экологические ниши заполняют существующие ранее никем не занятые лицензии. Нам кажется абсолютно верным высказывание В.В. Жерихина о том, что устойчиво самовоспроизводится только сукцессионная система, и только по отношению к ней можно говорить об эволюции.

Мы будем рассматривать сукцессию как детерминистический процесс, сходный с онтогенезом организма. Возникновение отклонений в «нормальной» последовательности стадий или появление новых путей сукцессии должно рассматриваться как акт филоценогенеза. Роль детерминирующей индивидуальное развитие программы при этом исполняют саморазвивающееся лицензионное пространство и набор связанных с ним реализованных экологических ниш. Пока они сохраняются в рамках флуктуаций, система устойчиво воспроизводит свою организацию после неизбежных эндо- и экзогенных нарушений.

В современном учении об эволюции сообществ относительно независимо друг от друга сосуществуют, на наш взгляд, зачастую сложно совместимые представления о формах и направлениях филоценогенеза и модель, описывающая механизм эволюционного преобразования сообщества. Из-за наличия внутренних противоречий в теории филоценогенеза мы познакомимся с филоценогенетикой в два этапа.

3.5.1. Описательная филоценогенетика

Представления о формах возникновения новых типов сообществ и микропроцессах преобразования их видового состава основываются в значительной степени на методологии и терминологической базе синтетической теории эволюции.

Согласно В.В. Жерихину и А.С. Раутиану (Жерихин, 2003), внешние проявления процессов, происходящих в биоценозах, можно разделить на 4 типа.

1. *Дивергенционные процессы* – возникновение из одного сообщества двух или более. Представим себе сообщество, размещенное на обширной территории, неоднородной по абиотическим условиям. На какой-то части этой территории

условия оптимальны для функционирования сообщества, на другой – не совсем. В ходе приспособления к последним сообщество дивергирует за счет массовых изменений видов. В конечном счете из одного сообщества получаются два несколько разные. Получается, что в ходе дивергенции в одной части сообщества плавно и постепенно изменяются лицензии и вместе с ними реализованные ниши. Это может приводить или к расширению фундаментальной ниши, или к ее разделению, т.е. к видообразованию.

Хорошим примером дивергенционных процессов может служить история формирования неморальных сообществ Евразии. Возникшая в Восточной Азии к концу палеогена (25 млн лет назад) тургайская флора, состоявшая из широколиственных пород с примесью более древних хвойных, после отступления внутриконтинентального моря Тетис и в связи с наступившим похолоданием климата распространилась на запад. В неогене равнинная умеренная зона Евразии характеризуется однообразным характером растительности типа мезофильных широколиственных лесов, образующих палеарктическое полукольцо. На Урале, например, процесс замены полтавской тропической флоры на тургайскую в основном завершился в миоцене (не позднее 6 млн лет назад). В конце плиоцена (около 2 млн лет назад) прогрессирующее похолодание и усиление континентальности климата центральной части Евразии привели к деградации Тургайской флоры в центре материка, что повлекло за собой разделение некогда единой растительности Евразии на две провинции: европейскую (достигавшую на восток Алтая) и восточно-азиатскую. События плейстоцена и особенно голоцена привели к формированию нового типа неморальных сообществ в Европе; в меньшей степени они затронули восточный анклав неморальной биоты, где сохранились многие элементы тургайской флоры.

2. Анагенетические процессы. Они идут точно так же, как и дивергенционные, но с той лишь разницей, что под влиянием изменения условий сообщество модифицируется целиком. Соответственно изменение ниш и лицензий будет проходить так же.

По всей видимости, именно за счет анагенетических процессов саванно-степи, распространенные в субтропиках Евразии в начале палеогенового периода, преобразовались в лесостепь неморального облика.

3. *Интродукционные процессы.* Вселение вида в новое для него сообщество неизбежно приводит к получению свободной лицензии или к захвату уже занятой лицензии или ее части, т.е. к полному или частичному вытеснению ранее существовавшего там вида. Например, вселение солоноватоводного двустворчатого моллюска *Mytilaster lineatus* в Каспий произошло без сколько-нибудь серьезных гидрологических изменений, но привело к кардинальному изменению набора захороненных в донных отложениях раковин моллюсков.

Чаще всего интродукционные процессы идут медленнее. Вселение осуществляется в пограничную область биоценоза – экотон или на участки, находящиеся на ранних этапах сукцессии. В этих участках связи несколько ослаблены и конкурентные отношения будут не столь напряженными, лишь потом, уже в какой-то степени изменившись, вид может внедриться в новую для него экосистему более глубоко. Совершенно очевидно, что при интродукционных процессах лицензии не меняются, но зато существенно меняются реализованные ниши видов: у вселенца она расширяется, а у вытесняемого вида сужается вплоть до полного исчезновения. Расширение реализованной ниши может приводить к расширению фундаментальной ниши или к ее разделению на две, т.е. к видообразованию.

4. *Диверсификационные процессы.* В ряде случаев экосистема усложняется за счет своих «внутренних ресурсов». Особенно часто это происходит, когда вселение новых видов по тем или иным причинам затруднено. Тогда все разнообразие компонентов экосистемы вырабатывается в конечном счете за счет небольшого числа исходных предков. Эволюция в этом случае идет поразительно быстро, а результаты морфологической дивергенции могут быть столь значительны, что виды как бы выходят за морфологические характеристики более крупного таксона, к которому они принадлежат. При этом получается, что в экосистеме все время заполняются скрытые

лицензии, что приводит к резким изменениям реализованных ниш и соответственно к резким изменениям фундаментальных ниш, т.е. к видообразованию. Примером может служить эволюция сообществ озера Байкал (фрагмент древнего моря Тетис), где немногие выжившие и вселившиеся после его обособления виды сформировали весьма своеобразную фауну.

Было бы неправильно думать, что эти процессы идут отдельно, напротив, они могут идти одновременно. Так, при заселении опустошенной ледником территории Северной Европы шли и интродукционные, и диверсификационные процессы. Более того, диверсификационные процессы невозможны без предшествующих им интродукционных. При дивергенционных и анагенетических процессах всегда возможны и интродукционные.

Конечным результатом всех этих процессов будет возрастание «пригнанности» видовых популяций друг к другу, т.е. усиление степени целостности сообщества. Это усиление в принципе может как угодно приблизиться к предельной слаженности, соответствующей состоянию мутуалистического симбиоза. Однако этому мешает одно важное обстоятельство: чем биоценоз более целостен и сложен, тем чувствительнее он к изменению абиотических факторов, выходящему за привычные для нее пределы. Такое изменение неизбежно приводит к сужению лицензий и уменьшению их разнообразия, а следовательно, к сужению и уменьшению разнообразия реализованных ниш, т.е. к вымиранию видовых популяций. При этом могут получить существенные преимущества виды, которые прежде были приурочены к экотонам или ранним этапам сукцессии. За счет этого наступает полная перестройка экосистем, которая в палеонтологической летописи обычно интерпретируется как «катастрофа».

Если придерживаться той точки зрения, что информационная матрица, обеспечивающая восстановление сообщества при нарушающих воздействиях внешней среды, представляет из себя набор реализованных ниш членов сукцессионной системы, то можно говорить о филогенетических мутациях или элементарных актах филоценогенеза. Согласно

В.В. Жерихину и А.С. Раутиану (Жерихин, 2003) выделяют пять базовых элементарных актов:

- 1) эзогенез – изменение реализованной ниши за счет перегруппировки связей внутри системы;
- 2) специогенез – изменение реализованной ниши за счет изменения фундаментальной ниши;
- 3) элизия – исчезновение ниши;
- 4) инвазия – встраивание ниши и
- 5) субституция – замещение ниши при конкурентном вытеснении.

Общий тренд филоценогенеза – повышение устойчивости эволюционирующей системы. Считается, что сукцессионные системы, эффективнее и с меньшими потерями осуществляющие круговорот вещества, получают преимущество и вытесняют другие, менее эффективные. Однако филоценогенез осуществляется через изменения ниш, а всякое их изменение первоначально хотя бы немного нарушает коадаптивность сообщества, одновременно увеличивая филогенетическую свободу популяций и вызывая вторичные изменения других ниш. Такие «микроразрывы» аналогичны мелким дестабилизациям при изменении адаптивной нормы в филогенезе. Зачастую плотная упаковка ниш и множественное дублирование ценологических функций локализуют дестабилизацию и позволяют восстановить коадаптивность, но дестабилизация может стать и лавинной. Кроме того, разрушение коадаптаций может с самого начала принять массовый характер. Так, крупное изменение по оси лимитирующих факторов (например температурное) способно вызвать элизии и эзогенезы сразу многих ниш, а контакт ранее изолированных биот – множественные инвазии и субституции.

Чтобы результаты очередного выбора были отражены в организации (запомнены системой), структура должна измениться, при этом неизбежна утрата части ранее зафиксированного в ней опыта. Переход от одной устойчивой организации к другой происходит через неустойчивое состояние, когда прежняя структура подверглась дестабилизации, а новая еще не стабилизировалась. Эволюция складывается из множества «революций» большего или

меньшего масштаба, а постепенной предстает лишь при определенном масштабе рассмотрения, сглаживающем переходы от одной длительно стабильной нормы к другой.

Чем радикальнее преобразование, тем большего масштаба дестабилизации оно требует; результатом оказывается «боязнь» новизны структурой. Совершенно новой организация системы оказывается только если преемственность равна нулю, но это означает гибель предыдущей системы, а не ее эволюцию, с необходимостью подразумевающую сохранение преемственности. Вероятно, существует предельный уровень новизны, который не может быть превышен без исчезновения системы. Дестабилизации являются неотъемлемой частью эволюции сообществ и сопровождают всякое, даже незначительное изменение филогенетически сложившейся нормы. Они кратковременны по сравнению с периодами стабильности нормы и могут рассматриваться как кризисы организации системы.

Чередование длительных периодов медленной эволюции, когда преобладают прогрессирующая радиация и специализация филогенетических линий в рамках существующих крупных таксонов, с относительно краткими эпизодами радикальных изменений, в ходе которых одни крупные таксоны исчезают, другие появляются, а направление специализации третьих меняется, давно обнаружено палеонтологией и используется ею для естественного членения геологического времени. Следуя В.А. Красилову, первый тип эволюции называют когерентным, а второй – некогерентным. Чередование периодов когерентности и некогерентности не следует с необходимостью из господствующей ныне эволюционной парадигмы (синтетической теории эволюции). Его часто объясняют влиянием внешних по отношению к биоте факторов – от климатических изменений до столкновений Земли с астероидами. По всей видимости, популяционно-генетическая модель (т.е. синтетическая теория эволюции) описывает некогерентную эволюцию, тогда как когерентность создается ограничениями, накладываемыми на эволюцию популяций сообществами, в которые они входят и влияние которых синтетической теорией не учитывается.

Когерентная эволюция характеризуется плавностью и постепенностью замещений, происходящих в основном на невысоком таксономическом уровне и имеющих конкурентный характер. Основное направление филогенезов – прогрессирующая специализация в рамках прежних адаптивных зон. Число конкурентно выигравших видов не может заметно отставать от числа проигравших, а обычно и превышает его, поскольку более широкая ниша часто замещается несколькими узкими. В результате превышения числа появляющихся таксонов над числом исчезающих растет таксономическое разнообразие.

Что касается сообществ, их общая структура и экологическое место определенных таксонов меняются мало, долго сохраняют свою роль одни и те же доминирующие группы, смена доминантов медленна и постепенна. Филоценогенетически преемственные сукцессионные системы сохраняют приуроченность к одним и тем же экологическим (прежде всего, климатическим) ситуациям, хотя некоторые могут расширять свой экологический диапазон и вытеснять другие. В ходе филоценогенеза структура сукцессионных систем становится более коадаптивной, а филогенез их членов соответственно более когерентным, так что описанные тенденции со временем делаются все отчетливее.

3.5.2. Модель филоценогенеза

Феноменология эволюционных кризисов. Изменения организации системы неизбежно сопровождаются потерей части ее целостности, адаптивных особенностей и структурных элементов. Переход от одной устойчивой организации к другой происходит через неустойчивое состояние - кризис. Как эмпирическое эволюционное правило это сформулировано в понятии прерывистого равновесия. Чем радикальнее преобразование, тем большего масштаба дестабилизации оно требует.

Кризис выражается в быстром вымирании и появлении большого числа таксонов, в том числе высокого ранга, крупных экологических новациях и смене экологических доминантов. Картина изменений весьма пестра. Одни таксоны высокого

ранга замещаются другими, филогенетически преемственными; другие вымирают, не оставляя филогенетических потомков. Происхождение некоторых новых групп выглядит загадочным, их вероятные предки не представлены в палеонтологической летописи накануне кризиса. Многие появляющиеся таксоны оказываются недолговечными и вскоре исчезают. Регулярно встречаются таксоны, редкие в палеонтологической летописи как до, так и после кризиса; другие, напротив, временно становятся редкими или даже выпадают из летописи. Существенно преобразуется экологическая структура биоты.

На фоне стабилизации биоты, наступающей после кризиса, наблюдаются повторные кризисы меньшего масштаба, охватывающие лишь некоторые типы сообществ или их отдельные блоки и становящиеся все более географически локальными. Фаза успокоения (посткризис) характеризуется замедлением появлений и особенно вымираний при отчетливо положительном балансе таксономического разнообразия. В относительно короткое время окончательно складывается основа новой биоты, отличной от докризисной, устанавливается новый устойчивый набор жизненных форм и состав доминантов. Сообщества докризисного типа могут локально сохраняться, постепенно сокращаясь пространственно и уступая место посткризисным. По мере отступления докризисных сообществ некоторые их члены переходят в экотоны, но в формировании новых сообществ они практически не участвуют. Когерентность эволюции восстанавливается. Усиливается биогеографическая дифференциация региональных биот.

Интерпретировать картину кризиса можно как с филогенетических, так и с филоценогенетических позиций, но чтобы понять суть процесса, оба подхода необходимо совместить.

Модель эволюционного кризиса

Подготовительная фаза (Предкризис). На ранних стадиях филоценогенеза любая ценоценозическая система (от блоков или их совокупностей до сукцессионных систем) состоит из относительно небольшого числа генерализованных (слабо специализированных) сильно перекрывающихся ниш (рис. 3.4).

Иначе говоря, исходное сообщество формируют эксплерентные виды. Элементы системы слабо или совсем не коадаптированы. Биотические взаимодействия стохастичны. Отсутствие устоявшихся взаимодействий между видами внутри группировки обуславливает незначительное отличие формирующегося сообщества от окружающих его экотонов. Такое сообщество экологически неустойчиво. Оно недостаточно демпфирует (сглаживает) последствия колебаний условий. При изменениях биотопа наблюдаются заметные подвижки в составе видов и изменения структуры сообществ. В силу того, что члены сообщества обладают значительным филогенетическим потенциалом приобретения адаптаций в различных направлениях, у них начинается процесс специализации.

Постоянное присутствие определенных видов заставляет другие популяции адаптироваться к ним так же, как к прочим характеристикам местообитания; процесс адаптации обоюден, и совокупность эволюционирует от группировки к сообществу. Популяции, фундаментальные характеристики которых изменились первыми, превращаются в адаптированных к местной среде виолентов, оттесняющих менее конкурентоспособные популяции из зоны своих оптимумов. Судьба оставшихся эксплерентов двояка. С одной стороны, из их состава вокруг каждого виолента формируется своего рода свита пациентов, оттесненных виолентами в экологически маргинальные условия. С другой стороны, оставшиеся виды отбираются не только по ширине толерантности, но и по скорости заселения временно свободных участков, становясь специализированными эксплерентами.

Первые же шаги по пути специализации предопределяют высокую вероятность ее дальнейшего совершенствования. Это задается (определяется)

1) организацией эволюционирующего вида (поддержание и развитие имеющихся генных и онтогенетических механизмов более вероятно, чем приобретение новых),

2) отбором, поддерживающим возникшую адаптацию (попытки отказаться от нее и заменить ее иными чаще будут повышать, а не снижать смертность и не смогут распространиться в популяции),

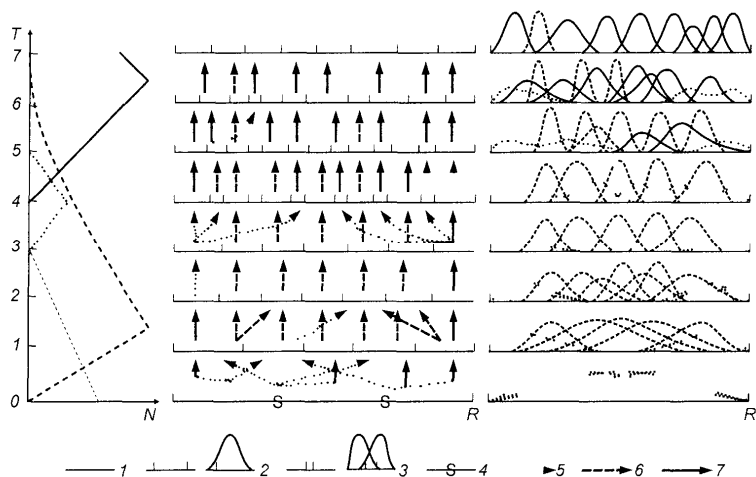


Рис. 3.4. Схема филогенеза (Жерихин, 2003). Последовательность фаз показана тремя различными способами: как динамика таксономического разнообразия (слева), как разделение лицензионного пространства и характер преемственности (по центру) и как плотность упаковки ниш (справа). Обозначения: 1 – лицензионное пространство, 2 – обособившиеся лицензии, 3 – экологические лакуны, 4 – нечетко выраженные границы адаптивных зон видов, 5 – слабо специализированные таксоны (эксплеренты), 6 – специализированные формы первой формации, 7 – специализированные формы второй формации, N – меры таксономического разнообразия, T – геологическое время

3) ценотическими взаимодействиями. Например, в ответ на появление защитных адаптаций жертвы эволюция хищника совершенствует механизмы поиска или преодоления механизмов защиты добычи, усиливая давление отбора на жертву в прежнем направлении и увеличивая риск при смене специализации.

Организационные и ценотические ограничения на этом этапе все более совпадают по направлению. Благодаря своему совпадению, филогенетические и филогенетические

тенденции поддерживают и усиливают друг друга, а потому поведение всего сообщества в эволюционном времени становится все более устойчивым и предсказуемым. Генеральный тренд филогенеза членов сообщества – сужение фундаментальных ниш вследствие вытеснения менее специализированных форм все более специализированными. Филоценогенетически это означает, что число ниш, плотность их упаковки и уровень коадаптации растут, объем ниш и степень их перекрывания уменьшаются, а контраст сообщества с экотонами усиливается. Плотная упаковка ниш и высокая специализация их носителей делают ценотическую систему более устойчивой в экологическом масштабе времени, способной демпфировать все более широкий круг флуктуаций условий, с которыми она сталкивается в ходе эволюции.

При сужении ниш эффективность использования ресурса данным видом растет, но объем ресурса, используемого каждым специалистом, уменьшается. При этом появляются недоиспользуемые ресурсы. По границам ниш в пространстве лицензий сохраняются экологические лакуны – области, в которых ресурс недоступен или малодоступен. Например, если специализация происходит по содержанию воды в пище, то некоторая средняя область оказывается малопригодной для специализированных потребителей как сухого, так и сочного корма.

Согласованность филоценогенетических и филогенетических тенденций на этом этапе нарушается: филоценогенез все менее поощряет дальнейшую филогенетическую специализацию, но не в силах ее остановить, ибо организация специалистов ей по-прежнему благоприятствует. Филогенетический автоматизм специализации все менее поддается регуляции и согласованию в масштабе ценотической системы.

Первоначально лакуны заполняются новыми специалистами, но по мере уплотнения упаковки ниш объем каждой лакуны становится все меньше и вероятность ее специализированного освоения снижается. Число лакун растет с ростом числа ниш, так что суммарный недоиспользуемый объем лицензии остается значительным. Такой процесс имеет два

негативных последствия. Во-первых, специализация видов становится столь узкой, что популяции вымирают даже при небольших флуктуациях обстановки. Во-вторых, вымирание специалистов (т.е. освобождение дополнительного экологического пространства) поощряет инвазию генералистов из экотонных, повышая их конкурентоспособность в сообществе. Впрямую вытеснить имеющихся специалистов вселенцы не могут, так как в пределах своих ниш специалисты конкурентоспособнее. Однако из-за менее жестких филогенетических ограничений они легче занимают участки лицензий, освобождаясь при учащающихся элизиях специалистов.

В расширившейся за счет элизий лакуне вновь становится высоковероятной специализация, поощряемая и филогенетически, и филоценогенетически. Поэтому после достижения нишевого перенасыщения в сообществе делается все заметнее новая формация специалистов, возникающая на основе исходно генерализованных вселенцев. Со временем их специализация в свою очередь превышает оптимальный уровень, и процесс повторяется, порождая всякий раз очередную формацию специалистов с постепенным исчезновением реликтов предыдущих формаций. Эта схема подтверждается палеонтологически. Так, в изолированных друг от друга северо- и южноамериканских фаунах млекопитающих в мелу и кайнозое параллельно прослеживаются появление специалистов первой формации, вытеснение ими генералистов, новое повышение роли генералистов и возникновение на их основе второй формации специалистов.

Последствия инвазий экотонных ценофобов противоречивы. Благодаря высоким филогенетическим потенциям они смягчают эффект нишевого перенасыщения, заполняя лакуны и восполняя элизии. Поэтому недостаток ценофобов в окружении сообщества может снизить его филоценогенетическую устойчивость и способствовать развитию кризиса. С другой стороны, сами инвазии исторически не связанных с сообществом ценофобов также могут отрицательно сказаться на устойчивости сообщества.

Например, среднемеловой кризис биоты был связан с внедрением цветковых (эксплерентов) в имевшиеся сообщества. Согласно Жерихину, в мезофитных сукцессионных системах мелового периода уже существовали специализированные связи между антофильными насекомыми и энтомофильными голосеменными (беннеттитам и, вероятно, некоторыми другими), но насекомопыление не было основным направлением специализации энтомофильных голосеменных и оставалось низкоэффективным. Редкие и дисперсно распределенные популяции ценофобных цветковых не могли сформировать свою гильдию антофилов, но их адаптация к антофилам из соседних сообществ была высоковероятной (насекомоопыление при дисперсном распределении крайне выгодно). Через такую адаптацию и шло «втягивание» цветковых в ценотическую структуру. Благодаря высокой филогенетической пластичности, они приобрели более эффективные механизмы насекомопыления, чем ценофильные голосеменные, и одновременно оптимизировали другие адаптации к нарушенным местообитаниям, постепенно вытесняя прежних раннесукцессионных ценофилов. Из-за их чуждых прежним системам свойств (в частности, почвообразовательных) замена пионерных сообществ вызвала коллапс сукцессионных систем, сделав невозможным поддержание сукцессий. Площади прежних сообществ постоянно сокращались из-за невозможности восстановления после нарушений. Прежние климаксы сохранялись на водоразделах, где природные нарушения редки, а в более динамичных местообитаниях складывались новые сукцессионные системы.

Из модели следует, что в ходе филоценогенеза устойчивость сообществ закономерно меняется, причем изменения экологической и филоценогенетической устойчивости не совпадают. Первоначально сообщество менее экологически стабильно, но филоценогенетические тенденции более устойчивы. Позднее плотная упаковка ниш и высокая специализация их носителей повышают экологическую стабильность системы, т.е. увеличивается специализация не только членов сообщества, но и его самого. Это означает

ужесточение требований к постоянству среды и снижает порог филоценогенетической устойчивости к ее изменениям и одновременно к эндогенным (преимущественно специогенетическим и элизионным) возмущениям, частота которых увеличивается. Эффективность демпфирования предсказуемых экологических колебаний оплачивается ценой снижения способности избегать существенных эволюционных реорганизаций при непредсказуемых переменах.

На этапе инвазии генералистов экологическая устойчивость снижается, а филоценогенетическая устойчивость флуктуирует. По мере роста числа специалистов второй формации вновь наступает экологически устойчивое состояние, характерное для перенасыщенной нишевой структуры. Суть предкризиса заключается в снижении филоценогенетической устойчивости. Абиотические события скорее провоцируют развитие кризисов, подготовленных состоянием сообществ, чем являются их истинной причиной.

Кризис. Закономерности собственно кризиса во многом объясняет качественная модель деструкции как утраты коадаптивности ниш. Сукцессионные системы, конкретные сообщества и блоки внутри них состоят из реализованных ниш, связанных исторически сложившимися коадаптациями и образующих частью соподчиненные (иерархические), частью взаимопересекающиеся (ретикулярные) подсистемы. Близко контактирующие в рамках одного структурного блока (консорции) популяции наиболее коадаптированы и наиболее взаимозависимы; поэтому поддержание гомеостаза каждой из них поддерживает и гомеостаз всего блока.

Разные блоки ретикулярно согласованы через общие элементы, как бы «сшивающие» друг с другом иерархии консорций и сукцессионную систему. Поэтому гомеостаз элементов поддерживает гомеостаз не только каждой иерархии, но в конечном счете – всей системы. Необходимое условие его сохранения – точность воспроизведения реализованных ниш, обеспечивающая воспроизведение межнишевых связей. Точность воспроизведения каждой реализованной ниши зависит от точности воспроизведения остальных и тем выше, чем коадаптивнее совокупность. Коадаптации же, являясь продуктом

одновременно филогенеза и филоценогенеза, поддерживаются постоянством ценотической среды. При ее изменении реализованные ниши немедленно меняются.

Усиление роли филогенетической детерминанты в развитии реализованной ниши означает рассогласование, индивидуализацию ниш внутри ценоза. Индивидуализация ниш разрушает прежнюю сеть их взаимосвязей. При этом, поскольку параметры ниш меняются несогласованно, сохранение одних связей требует утраты других. Филогенетический выбор в пользу сохранения некоторых связей, совершаемый популяцией, филоценогенетически означает выбор в пользу гомеостаза одного из блоков. В результате блок суверенизируется (обособляется от других). Относительная роль иерархического компонента организации растёт, а ретикулярного – уменьшается вследствие распада связей, «сшивавших» иерархии друг с другом.

Разрыв ретикулярных связей с суверенизирующимся блоком меняет конфигурацию связей в других блоках, где начинаются аналогичные процессы. Тенденция блоков к поддержанию своего гомеостаза уже не сохраняет гомеостаз системы в целом, а, напротив, разрывает ее на оппортунистически взаимодействующие друг с другом суверенизирующиеся группы ниш.

Ход процесса осложняется тем, что в нем участвуют члены не только данного блока и даже не только данной системы. Через любое сообщество постоянно проходит поток мигрантов из других сообществ той же сукцессионной системы, из экотонов и из других сукцессионных систем. В устойчивом сообществе их шансы прижиться и основать устойчивую популяцию минимальны, так как коадаптивные связи членов сообщества много более устойчивы, чем оппортунистические связи, могущие возникнуть с ними у мигрантов. Сопrotивляемость сообществ инвазиям очень велика: из множества интродуцентов лишь единицы проникают в местные сообщества, а большинство вливается в состав экотонных группировок. Разрушение коадаптаций снижает сопротивляемость сообществ, что повышает вероятность инвазий и субституций. В результате возникает положительная

обратная связь, поддерживающая деструкционный вектор процесса.

При существенном изменении средовых параметров ниши, в том числе задаваемых биотическим окружением (через ресурсы, конкуренцию и потребителей) в числе наиболее уязвимых оказываются виолентные популяции, у которых реализованные параметры ниш близки к фундаментальным и не могут заметно измениться без изменения последних. Но именно виоленты определяют общую структуру устойчивого сообщества, являясь наиболее конкурентно мощными, наиболее предсказуемыми и наиболее средообразующими (ключевыми или эдификаторными) его компонентами. Их порог устойчивости определяет порог устойчивости сообщества в целом. Выпадение виолентов снижает адаптированность пациентов. Последние либо специогенетически меняются, либо исчезают из сообщества, тогда как эксплеренты в среднем оказываются менее уязвимыми и получают преимущество. Судьба таксонов во время кризиса больше зависит от их предшествующей филогенетической истории, чем от филоценогенетической истории данного сообщества. Баланс разнонаправленных векторов крайне сложен и подвижен, что делает исход процесса слабо предсказуемым.

Среди видов, осваивающих область понизившейся коадаптивности, могут оказаться ценофилы из других блоков того же сообщества или других сообществ той же сукцессионной системы. Аналогичным образом процесс изменений может быть перенесен в другую сукцессионную систему.

Таким образом, картина деструкции весьма сложна и зависит от множества факторов, но причина, вызвавшая исходное разрушение коадаптивности, влияет на нее мало. Чем бы не была инициирована деструкция, она превращает сообщество в группировку суверенизирующихся блоков (реликтов прежней организации) и их бесструктурного эксплерентного окружения. Дальнейшее поведение такой системы определяется в первую очередь собственными филогенетическими и филоценогенетическими потенциями ее компонентов.

Распад структурного блока нарушает точность воспроизведения более высоких уровней организации, и деструкция распространяется «вверх» (по иерархии) и «вбок» (по ретикулярной составляющей структуры). Сами суверенизирующиеся блоки также не гарантированы от дальнейшего распада, поскольку устойчивость их структуры оказывается под угрозой из-за непредсказуемости окружения. Таким образом, деструкция распространяется и по организации системы «вниз». В пределе деструкция превращает сообщество в группировку полностью индивидуализированных ниш.

Реально деструкции протекают не в чистом виде, как в представленной модели, а сочетаются с конструкциями. По мере разрушения сообщества ценотические ограничения ослабевают, когерентность филогенеза уменьшается, и специогенезы становятся все более быстрыми и менее канализованными. Именно поэтому деструкции обычно быстро уравниваются конструкциями, и филоценогенез в целом протекает по трансформационному типу.

Посткризис. На этом этапе происходит стабилизация и оптимизация новой структуры, которая начала складываться на драматической фазе кризиса. Роль деструкций все более уменьшается, а конструкции становятся все более упорядоченными и согласованными. Основные закономерности этого этапа соответствуют описанным ранее для предкризисной фазы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 432 с.

Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. Красноярск, 2000. 180 с.

Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2003. 542 с.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч. 1. Пролегамены к построению филемы. СПб.: Наука, 1994. 272с.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч. 2. Prokaryota, Eukaryota: Microsporobiontes, Archemonadobiontes, Euglenobiontes, Muxobiontes, Rhodobiontes. СПб.: Наука. 1997. 381 с.

Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Динамика растительности: история и современное состояние теории // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119, № 1. С. 15–29.

Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: КомКнига, 2005. 520 с.

Номоконов Л.И. Общая биогеоценология. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1989.

Одум Ю. Экология: в 2 т. М.: Мир, 1986.

Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: Изд-во КМК, 2005. 391 с.

Разумовский С.М. Избранные труды. М.: КМК Sci. Press, 1999.

Старобогатов Я.И. Проблемы видообразования // Итоги науки и техники. Сер. Общая геология. Т. 2. М.: Изд-во ВИНТИ, 1985.

Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филогенез. М.: Наука, 1984. С. 5–23.

Оглавление

Введение	3
1. Основные идеи современной систематики и таксономии	5
1.1. Зарождение кладистики	5
1.1.1. Численная фенетика	6
1.1.2. Хеннигова кладистика	9
1.2. Современная кладистика	12
1.3. История становления мегасистематики	19
1.4. Система высоких таксономических единиц	24
1.4.1. Империи Noncellulata - неклеточные	26
1.4.2. Империи Cellulata - клеточные	27
2. Теория эволюции	33
2.1. Понятие «эволюция» в естествознании и биологии	33
2.2. Затруднения СТЭ, вызванные многообразием форм жизни	36
2.3. Критика положений СТЭ	45
2.4. Альтернативные теории эволюции	55
2.4.1. Номогенез	56
2.4.2. Эволюция при участии чужеродной ДНК	66
2.4.3. Нейтральная эволюция	71
2.4.4. Концепции симгенезиса	77
2.4.5. Эпигенетическая концепция	85
3. Биогеоценология и концепция филоценогенеза	95
3.1. Специфика биогеоценологического покрова. Две методологии исследования сообществ	96
3.2. Проблемы развития учения о биогеоценозе	100
3.3. Концепции экологической ниши и экологической лицензии	112
3.4. Синдинамика	117
3.4.1. Достижения периода «динамического бума»	119
3.4.2. Демутации и сукцессионный ландшафт	124
3.5. Концепция филоценогенеза	128
3.5.1. Описательная филоценогенетика	129
3.5.2. Модель филоценогенеза	135
Список литературы	146