

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

И.Д. Арнаутовский, Ж.М. Карёгина, В.А. Гоголов

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Учебное пособие

Рекомендовано

*Учебно-методическим объединением высших учебных заведений
Российской Федерации по образованию в области зоотехнии и ветеринарии
в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлению
подготовки 36.03.02 Зоотехния (квалификация (степень) «бакалавр»
(Протокол № 63-110 от 11.07.2014 г.)*

Благовещенск
Издательство ДальГАУ
2014

УДК 043.86(075.8)

Арнаутовский, И.Д. Теория эволюции: учебное пособие /И.Д. Арнаутовский, Ж.М. Карёгина, В.А. Гоголов. – Благовещенск: ДальГАУ, 2014. – 224 с.

В учебном пособии рассмотрены история становления эволюционных представлений в биологии, положения основных теорий, раскрывающих сущность эволюционного процесса. Раскрыта роль генетических факторов в эволюции популяций, видов и видообразовании. Изложены современные представления о роли микро- и макроэволюционных процессов в появлении адаптаций и целесообразности в морфофизиологическом прогрессе.

Показано влияние деятельности человека на окружающую среду и факторов окружающей среды на генетическую структуру организмов, в том числе человека.

Предназначено в качестве основной литературы для студентов очной и заочной форм обучения направления подготовки 36.03.02 «Зоотехния», в качестве дополнительной литературы может быть рекомендовано студентам направлений подготовки 06.03.01 «Биология»; 19.03.02 «Продукты питания животного происхождения»; 35.03.06 «Агроинженерия».

Рецензенты:

А.Д. Чертов

доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой биологии
Амурской государственной медицинской академии

Н.С. Кухаренко

доктор ветеринарных наук, профессор кафедры
«Патологии, морфологии и физиологии»

Дальневосточного государственного аграрного университета

В.А. Рябуха

доктор биологических наук, профессор, директор Дальневосточного
зонального научно-исследовательского ветеринарного института

Редактор А.И. Казимова

© Арнаутовский, И.Д.,
Карёгина Ж.М., Гоголов В.А., 2014

ISBN 978-59642-0264-6

© Издательство ДальГАУ, 2014

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебное пособие «Теория эволюции» содержит семь глав, объединенных идеями и темой.

Каждая тема в главе представляет собой обобщение и компиляцию с широким использованием ряда работ по биологии, теории эволюции, генетике, генетики популяций и селекции животных, представленных в списках используемой и рекомендуемой литературы после наименования каждой главы.

Цель настоящего труда - довести студентам в сжатой и доступной форме основные положения эволюционного учения - фундамента современной биологии. Показать, что эволюционное учение, теория эволюции - это важнейшая мировоззренческая наука о причинах, движущих силах, механизмах и общих закономерностях необратимого процесса исторического изменения всего живого на Земле. Это учение о развитии органического мира – целостной, материальной, саморазвивающейся системы. Показать, что эволюционное учение не система застывших догм, а развивающаяся система взглядов по мере увеличения глубины нашего познания.

Особенно важными для современной эволюционной теории являются положения диалектики, говорящие о необходимости рассмотрения всякого явления с разных сторон, осуществления стратегии научного поиска не вслепую, а сознательно и, стоя на материалистических позициях, используя во всяком исследовании законы диалектики.

Глава 1. ТЕОРИИ И КОНЦЕПЦИИ ЭВОЛЮЦИИ

1.1 Концепция эволюции.

Доказательство эволюции органического мира.

Представления об эволюции до Ч. Дарвина

1.1.1 Концепция эволюции

Человек всегда стремился познать окружающий мир и определить то место, которое он занимает в этом мире на маленькой Земле или в большой Вселенной (Опарин А.И., 1966).

Жизнь появилась около 4 млрд. лет тому назад, когда для ее возникновения создались благоприятные условия. В настоящее время она распространена повсюду: в пресной и соленой воде, в почве и на ней, в пустынях, степях, лесах, горах, на экваторе, среди льдов Арктики и Антарктики, на огромных глубинах океанов и морей. Она представлена растениями, животными, микробами, бактериофагами и вирусами, приспособившимися к разным условиям существования и характеризующимися огромным разнообразием по сложности строения, форме, размерам, способам размножения, добывания пищи и защиты от хищников и других организмов.

Многообразие видов растений и животных на Земле, а их идентифицировано около 2000000, включая виды которые вымерли, удивительная адаптированность живых существ к условиям существования всегда глубоко поражала и интересовала людей. С давних пор человека занимали вопросы: как возникли современные животные и растения? Что привело их к поразительному разнообразию? Каковы причины исчезновения фауны и флоры далёких от нас времён? Каковы дальнейшие пути развития жизни на Земле?

Это лишь несколько вопросов из того количества загадок, решение которых всегда волновало человечество. Так что же такое эволюция?

Жизнь на Земле – продукт длительного исторического развития, высшая форма движения вечно меняющейся и развивающейся материи. «Естествознание положительно утверждает, что Земля существовала в таком состоянии, когда ни человека, ни вообще какого бы то ни было живого существа на ней не было и быть не могло. Органическая материя есть явление позднейшее, плод продолжительного развития».

Биологическая эволюция - это процесс изменения и дивергенции биологических форм во времени (Инге-Вечтомов С. Г., 1989).

Биологическая эволюция, считает А.П. Пехов (2002) - это процесс зарождения и исторического развития живой природы, сопровождающийся формированием адаптаций, изменением, образованием и вымиранием видов живых существ, формированием экологических систем и биосферы Земли в целом.

Концепция эволюции - процесса, породившего фантастическое многообразие ныне живущих на Земле организмов - одна из основных концепций биологии. От одноклеточных агрегатов органических молекул, возникших в первичном океане более 3,5 миллиардов лет назад и до исключительно сложных многоклеточных организмов нашего времени, эволюция, (а точнее естественный отбор), по мнению Л. Меттлер и Т. Грегг (1972), всегда была созидательной формообразующей силой. Она оказала существенное влияние на атмосферу, которая изменилась от неокисляющей (восстановительного типа) в окисляющую.

(* В.И. Ленин Полное собрание сочинений. изд. 5-е, т.18. стр. 17)

Эволюционное учение составляет фундамент современной биологии и одновременно венчает собой всё её здание. Эволюционная идеология является связующим звеном между биологией и иными науками как предбиологического, так и социального циклов. Решение проблем возникновения жизни, ранних стадий формирования и развития биосферы, геологическая история Земли немыслимы вне представлений об эволюции. Вместе с тем, вопросы происхождения человека, эволюции общественного поведения и коммуникаций у животных лежат на стыке областей компетенции био-

логических и социальных наук и носят, несомненно, эволюционный характер (О. Солсбриг, 1982).

Термин «**эволюция**» (от лат. *evolutio* - развёртываю) был введён в науку в 1762 г. швейцарским натуралистом Ш. Бонне (1720 - 1793), для названия неотвратимого процесса исторического изменения живого (цит. по Пехову А.П., 2002).

Вначале эволюция проходила очень медленно. Первыми и единственными обитателями Земли в течение 3 миллиардов лет были микроорганизмы. Многоклеточные появились после 4/5 времени с начала существования Земли. Возраст Земли - около 4,5 - 5 млрд. лет. Эволюция человека заняла несколько последних миллионов лет (Пехов А.П., 2002).

Проблемы происхождения и эволюции жизни на Земле принадлежали и принадлежат к числу величайших проблем естествознания. Эти проблемы привлекали к себе внимание людей с незапамятных времён. В разные эпохи и на разных ступенях развития человеческого общества проблемы происхождения и эволюции жизни решались по-разному. Эволюция и генетика - краеугольные камни понимания человечеством своего происхождения и дальнейших путей развития жизни на Земле.

Вопрос о происхождении жизни во все времена, на протяжении всей истории человечества имел не только познавательный интерес, но и огромное значение для формирования мировоззрения людей.

«Часто утверждают, писал ещё в середине XIX века Ч. Дарвин, - что в настоящее время имеются все условия для возникновения примитивных живых существ, которые имелись когда-то. Но если бы сейчас в каком-либо тёплом маленьком водоёме, содержащем все необходимые соли аммония и фосфаты в доступных воздействию света, тепла, электричества и тому подобное, химически образовался белок, способный к дальнейшим всё более сложным превращениям, то этот белок немедленно был бы разрушен или поглощён, что было невозможно в период до возникновения живых существ».

Многотысячелетняя история Homo Sapiens знала не одну гипотезу о путях возникновения жизни и о месте человека в системе живых существ.

В этом вопросе с древности существуют две противоположенные точки зрения, одна из которых утверждает возможность происхождения живого из неживого - теория *абиогенеза*, другая – теория *биогенеза* - отрицает самопроизвольное зарождение жизни. Последнее воззрение в дальнейшем приводит к выводу, что жизнь столь же стара, как и неживая материя.

Вокруг этих двух направлений в вопросе о возникновении жизни происходила борьба на всём протяжении истории науки.

Современные воззрения позволяют поставить этот спор на строго научную почву и тем самым обосновать правило абиогенеза. Они дают возможность выявить те факторы, которые привели к превращению неживой материи в живую, и те пути эволюции веществ, которые могли привести к возникновению живого.

Биологическая эволюция определяется изменчивостью, наследственностью и естественным отбором организмов (Дарвин Ч., 1937, 1951), происходящих на фоне перемен в экосистемах и свойствах геосистем различного иерархического уровня - от элементарных до глобальных, а для геосистем - и космических. В ходе эволюции организмы и экосистемы приспособляются к меняющимся абиотическим и биотическим условиям среды. Скорость и темпы эволюции тем скорее, чем выше организация видов всего органического мира и проще устройство экосистем (в сложных тропических экосистемах она ниже, чем на обеднённых видами островах в тропиках и более бедных видами ландшафтных зонах, например, в тундре). Периоды постепенной эволюции в истории Земли сменялись эволюционными катастрофами как общими, так и захватывающими отдельные группы организмов. Такие «скачки» длились относительно короткий (в геологических масштабах) ряд лет и потому переходных форм в палеонтологической летописи иногда не обнаруживается. Поэтому, создаётся впечатление взрыва - негативного при исчезновении видов или позитивного – при внезапном

интенсивном формообразовании. Эти взрывы нарушают правило ускорения эволюции с повышением организации живой материи.

1.1.2 Доказательства эволюции органического мира

Доказательства эволюции получены в разных науках. Классические доказательства получены, прежде всего, в *палеонтологии* в результате изучения ископаемых организмов, живших в прошлые эпохи. Предполагается, что в ходе эволюции вымерло около 200000 видов животных. В глубоких слоях Земли обнаруживаются останки более древних форм жизни, в поверхностных - более поздних форм. А.П. Пехов (2002) подметил, что история жизни на земле написана на языке ископаемых останков. Палеонтологический материал даёт основание судить о темпах и направлениях эволюции.

Хотя в палеонтологической летописи существуют многие пробелы, тем не менее, она полностью раскрывает происхождение многих существующих в настоящее время видов животных и растений. Хорошо изучено происхождение лошадей, слонов, парнокопытных и хищников. Наиболее полно, по мнению А.П. Лисицина (1977), прослежена эволюция лошадей русским ученым палеонтологом В.О. Ковалевским (1842-1883 гг.), работу которого высоко оценил Чарльз Дарвин. Ковалевский показал, что современная однопалая лошадь произошла от мелких пятипалых предков размером с кошку, имевших зубы всеядных животных. Они питались насекомыми, мелкими зверьками, листьями деревьев и плодами и обитали в болотистых лесах и кустарниках, где и спасались от хищников. Позднее на смену им пришли другие формы высотой около 30 см с четырьмя пальцами на передних лапах и тремя пальцами на задних. Строение зубов свидетельствует о том, что эти животные питались семенами, листьями и плодами некоторых растений, то есть были уже растительноядными. В более поздних земных отложениях были найдены предки лошадей размером с собаку, ещё позднее – формы величиной с овцу, опиравшиеся при ходьбе на три пальца, из которых средний был

развит сильнее. Затем был обнаружен предок размером с пони; при ходьбе он опирался только на средний палец, а два боковых уже не касались поверхности земли. Эти предки лошади покинули болотистые леса, в которых обитали, и перешли в степь, то есть в новые условия существования. Они были травоядными животными и спастись от хищников на открытом пространстве могли только бегством. В результате выживали наиболее быстроногие особи. Соответственно изменяется и форма зубов, которая становится складчатыми. А так как стирание их при питании животных жесткой степной растительностью и твердыми зёрнами усиливается, зубы приобретают способность расти всю жизнь. В последующих отложениях обнаружены остатки форм почти такого же размера, как современные лошади. Они опираются только на средний палец, а боковые пальцы исчезают (от них остаются так называемые грифельные косточки).

Строение ископаемых предков лошади соответствует условиям их существования. При обитании в болотистых местах они имели многопалую конечность, которая увеличивала площадь опоры. С переходом из болот в степи у них развивается один палец, а остальные исчезают, что является приспособлением к быстрому бегу. Изменяется в связи со сменой характера питания и форма зубов. Таким образом, в процессе эволюции лошади происходило превращение пятипалой конечности в однопалую, увеличивались размеры тела, изменялась форма зубов и костей черепа. Все неприспособленные к условиям жизни предки лошадей вымирали (промежуточные формы) и сменялись более совершенными, более приспособленными к новой среде.

Важнейшее палеонтологическое доказательство эволюции – существование *филогенетических рядов* – это ряды ископаемых переходных форм организмов, связанных друг с другом в процессе эволюции (рис.1).

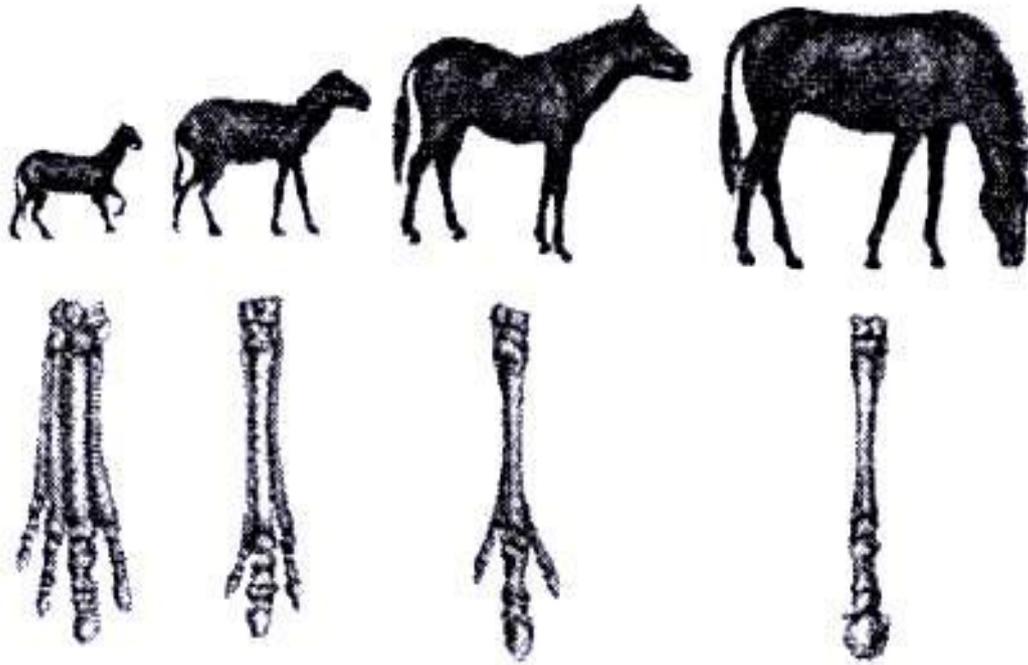


Рис. 1. Филогенетический ряд лошади

Существенные доказательства эволюции получены при разработке *систематики живых существ*. Оказалось, что все живые существа можно расположить в иерархическую систему таксономических единиц – виды, роды, семейства, отряды, классы и типы. Это означает, что все организмы в пределах указанных таксономических групп связаны между собой филогенетически в результате существующих между ними эволюционных взаимоотношений. Будучи генетически различными, виды представляют собой независимо эволюционирующие и репродуктивно изолированные единицы. Можно предположить, что у генетически сходных видов общий предок существовал в менее отдаленном прошлом по сравнению с генетически различными видами. Степень генетических различий является мерой, на основе которой составлено и совершенствуется филогенетическое дерево. Степень генетических различий между видами в настоящее время определяют путем определения изменений последовательности нуклеотидов в гене, либо в РНК или

определения последовательности аминокислот в белках. Это позволяет судить о близости видов и скорости эволюции.

Эволюцию на уровне крупных таксонов называют *макроэволюцией*. основополагающие представления о макроэволюции в целом сводятся к тому, что все современные живые существа являются измененными потомками одной из нескольких форм, существовавших ранее. Более молодые по происхождению формы животных и растений произошли от предков, менее отличающихся друг от друга, а те, в свою очередь, развились от общего единого источника (рис. 2) (Пехов А.П., 2002).

Филогенез – историческое развитие отдельных групп организмов, их типов, классов, отрядов, семейств, родов, видов.

На основе данных о филогенетике отдельных белков строят филогенетическое дерево, которое совпадает с филогенетическим деревом, построенном по ископаемым останкам.

Эволюция подтверждается и данными *сравнительной морфологии, эмбриологии, физиологии, биохимии и генетики* (Айала Ф., 1984 и др.).

В пользу эволюции свидетельствует повторение физиологического пути развития животных и птиц в эмбриональный период онтогенеза.

Известно, что у полуторамесячного эмбриона лошади конечность трёхпалая. В дальнейшем средний палец интенсивно растёт, а боковые не развиваются. Поэтому у взрослой лошади они представлены очень маленькими косточками (грифельными), что подтверждает правильность данных палеонтологии.

Об общности происхождения высших животных свидетельствует их сходство на ранних стадиях бластулы и гаструлы.

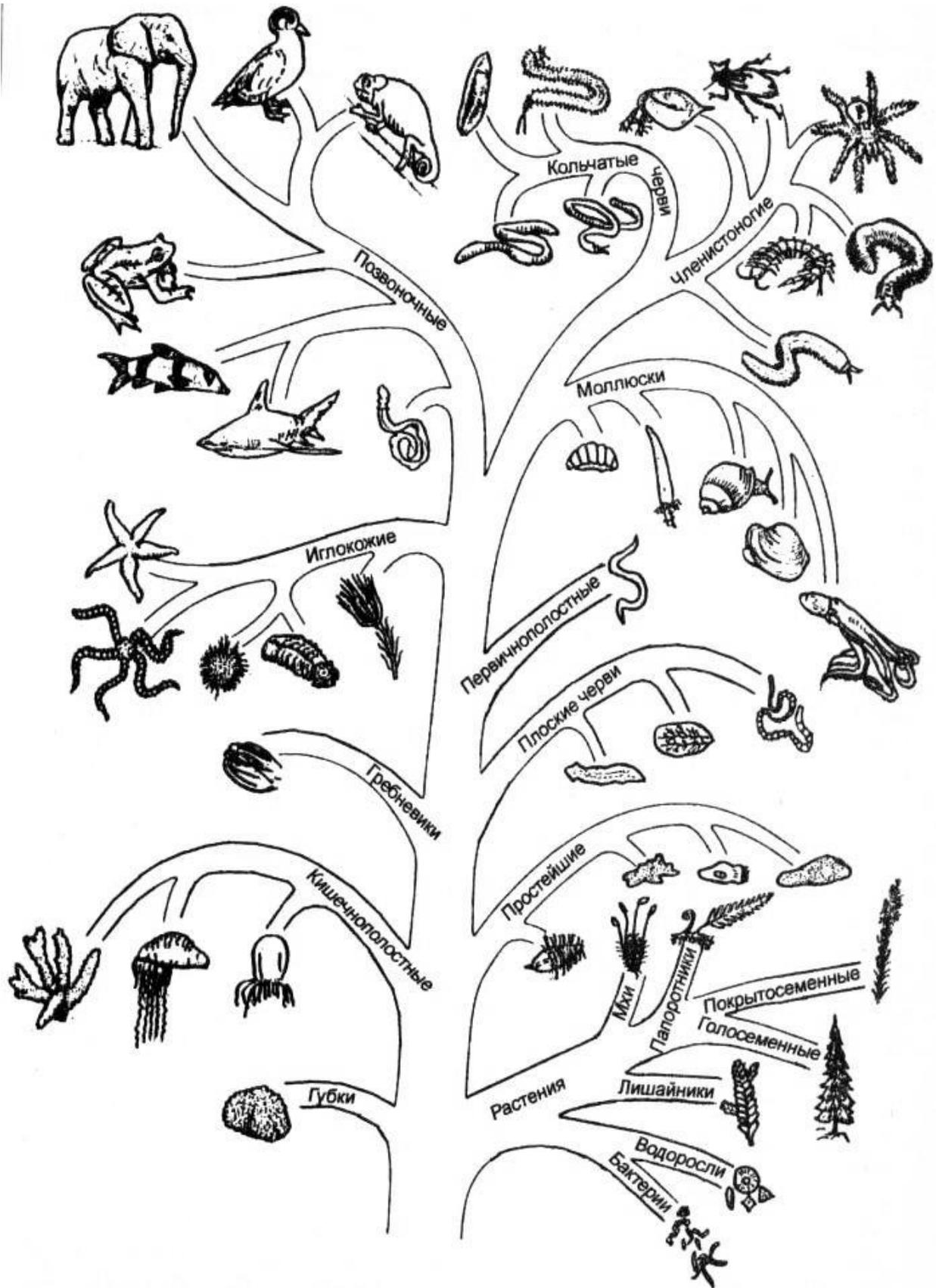


Рис. 2. Филогенетическое древо животного мира по ископаемым останкам (по Пехову А.П., 2002)



Карл Бэр
(1792 – 1876)

Основоположник современной эмбриологии, русский академик К. Бэр (1792-1876 гг.), изучая ранние стадии развития зародышей у животных разных видов, установил их сходство. На основании этого в 1826 г. он сформулировал закон зародышевого сходства, согласно которому «...чем более ранние стадии развития мы исследуем, тем больше сходства находим мы между

различными животными».

В самом начале развития зародыша появляются признаки и особенности, характерные для крупной группы животных (признаки, характеризующие тип, класс). Позднее – признаки, присущие более мелким таксономическим группам (признаки отряда, семейств, рода). Затем – признаки, характерные для данного вида. В последнюю очередь развиваются признаки, характеризующие данную особь, то есть индивидуальные.

Так, у куриного зародыша вначале появляются признаки, свойственные классу птиц (формируются крылья, клюв, зачатки воздушных мешков и т.п.), затем признаки наземной птицы и лишь в конце – признаки курицы.

При сравнении между собой на ранних стадиях развития зародышей рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, включая человека, можно заметить, что они очень похожи друг на друга; позднее же это сходство уменьшается, и взрослые формы совершенно не похожи друг на друга. Сходство всех позвоночных животных на ранних стадиях эмбрионального развития свидетельствует об их родстве и происхождении от одного общего предка (рис.3).

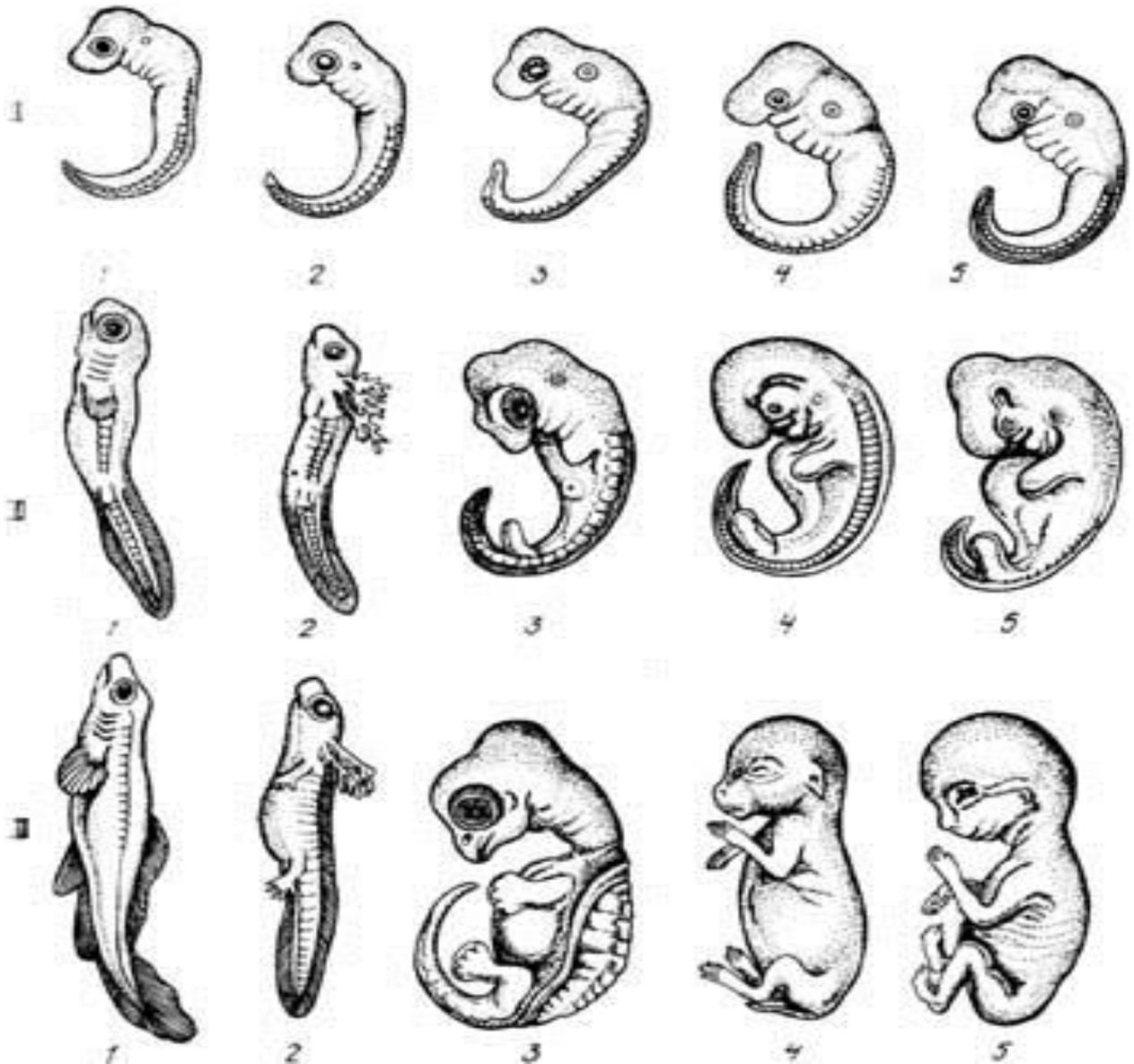


Рис. 3. Зародышевое сходство позвоночных

Три стадии развития: рыбы (1), саламандры (2), черепахи (3), крысы (4) и человека (5)

Во второй половине XIX столетия два русских ученых – А.О.Ковалевский (брат палеонтолога В.О. Ковалевского) и И.И. Мечников доказали единство происхождения беспозвоночных и позвоночных животных, установив, что стадии образования зародышевых листков протекают сходно у всех многоклеточных животных, начиная от кишечнополостных и заканчивая позвоночными.

Безусловно, объективным доказательством эволюции является сходство морфологии и физиологических процессов - дыхания, пищеварения, кровообращения, выделения, реакции на раздражения у организмов многих систематических групп. Так, изучение строения скелета рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих свидетельствует о едином плане его строения у всех этих организмов, что связано с происхождением их от единого предка (родоначальника).

Такие органы, как рука человека, передняя конечность лошади и коровы, ласт моржа, крыло летучей мыши и птицы, передняя лапа кошки, крота и лягушки, состоят из одноименных костей, расположенных у особей этих видов в одном и том же порядке. Развиваются перечисленные органы у зародышей указанных видов из сходных зачатков, что объясняется единством их происхождения.

Органы, отличающиеся единым планом строения, обусловленным общностью их происхождения (хотя часто они выполняют разные функции), называются *гомологичными* (от греч. *homologia* – согласие, соответствие, сходство) (рис.4).

В некоторых случаях органы почти утрачиваются, от них сохраняются лишь остатки (зачатки). Такие органы называются *рудиментарными* (зачаточными) (рис.5).

К рудиментам следует также отнести: «грифельные» косточки у лошадей (остатки пальцев); остатки задних конечностей в области таза у китообразных и змей, остатки крыльев у страусов и т.п. Это свидетельствует об их происхождении от предков, передвигающихся на ногах и летающих.

Общее строение у млекопитающих отмечается в системе кровообращения (сердце, большой и малый круг и т.п.), выделительной (почки, мочеточники и т.п.), дыхательной и пищеварительной системах, скелете, мускулатуре и др.

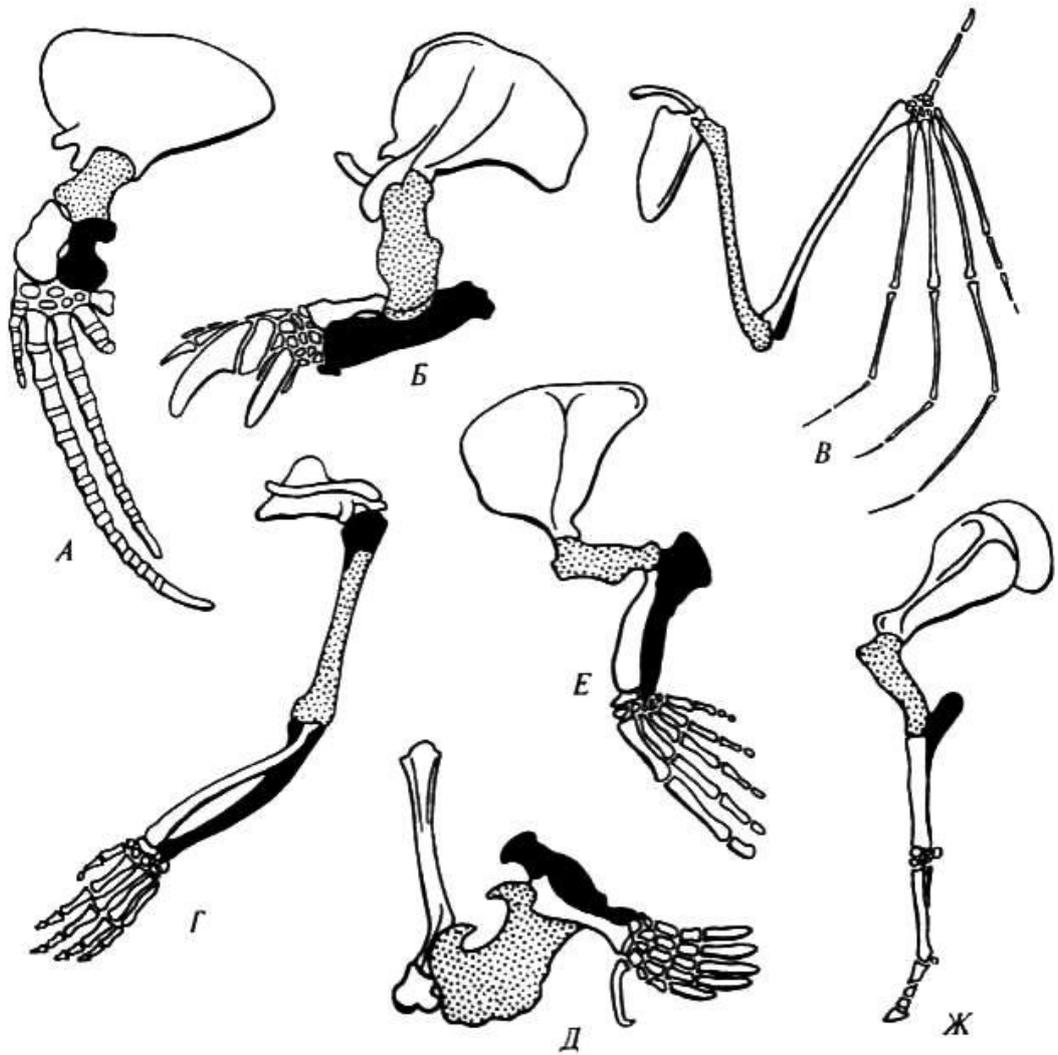


Рис. 4. Гомологичные органы
(по Яблокову А.В., Юсуфову А.Т., 2006):

Схема строения скелета передней конечности представителей разных отрядов млекопитающих: А — финвала (*Balaenopteryx*); Б — гигантского броненосца (*Priodontes giganteus*); В — рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*); Г — гориллы (*Gorilla gorilla*); Д — крота (*Talpa europaea*); Е — сивуча (*Eumetopias jubatus*), Ж — лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*)

Позвоночные животные характеризуются двусторонней симметрией (правильное расположение одноименных частей тела и органов по отношению к оси симметрии – позвоночному столбу); наличием полостей тела, мозга и т.д.

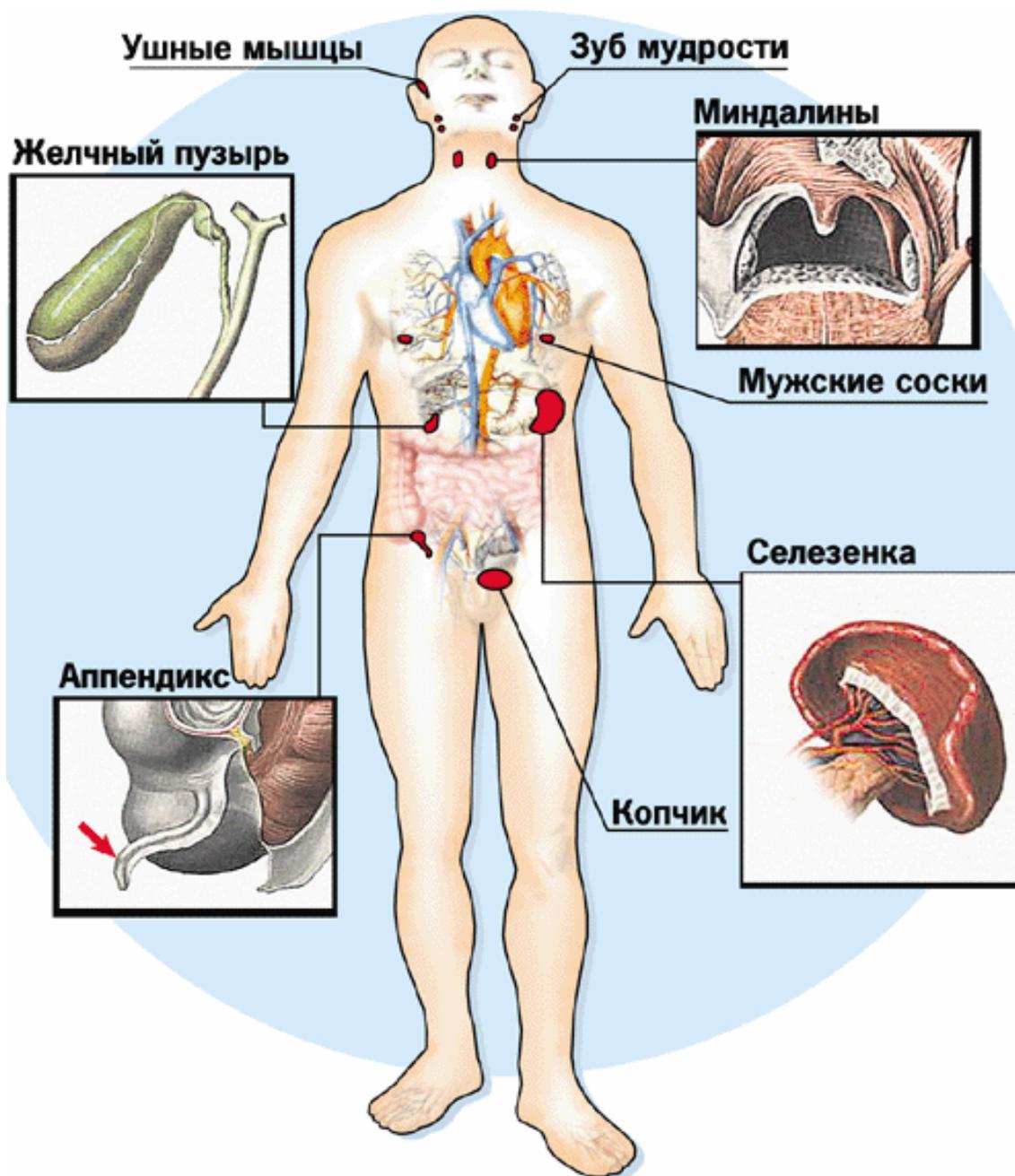


Рис. 5. Рудименты человека

Физиологи установили, что гормоны (активные вещества, вырабатываемые железами внутренней секреции, участвующие в регуляции обмена веществ) у всех позвоночных животных сходны.

По данным *биохимии* химический состав всех живых существ является сходным. У всех живых существ на Земле в элементарном составе преобладают четыре элемента - С, О, Н и N. Это указывает на естественное их родство. Все организмы построены из 20 аминокислот. Существует принципиальное сходство между ге-

моглобином позвоночных, гианоцианином беспозвоночных и хлорофиллом растений. В пользу единства происхождения всего живого на Земле и эволюции свидетельствует *универсальность генетического кода* (ядерного, митохондриального и хлоропластного) и принципиальное *сходство системы реализации* этого кода (Гиляров М.С., 2003).

Доказательства эволюции получены и в *биогеографии*. **Биогеография**- это наука о распространении растений и животных. В биогеографии различают шесть биогеографических областей (рис. 6).



Рис. 6. Биогеографические области

Каждая из этих областей характеризуется специфическими обитателями (растениями и животными)- эндемиками. **Эндемиками** называют организмы видов, родов и таксонов, ограниченных в своём распространении определёнными территориями. Каждый вид

растений и животных возникал только однажды и только в одном месте (центре происхождения, по Н.И. Вавилову, 1894-1943гг.), откуда он расселялся до тех пор, пока не встречал какую-либо преграду, например, географическую, климатическую или пищевую. Географические ареалы близких видов, как правило, не совпадают, но они не очень отдалены друг от друга. Особенности географического распространения животных и растений являются отражением специфики эволюции каждого вида (Пехов А.П., 2002).

В пользу эволюции свидетельствует *практика сельского хозяйства*, на что неоднократно указывал сам Чарльз Дарвин, приводя множественные примеры происхождения культурных растений и домашних животных от диких предков. Например, все сорта белокочанной, листовой, цветной и брюссельской капусты, а также кольраби и брокколи происходят от одного вида дикой капусты, а кукуруза берет начало от травянистого растения (теосинта), произрастающего в Андах и Мексике. Можно сказать, что среди культивируемых растений нет ни одного вида, который не был бы в «диком» состоянии. Это же заключение о предках относится и к домашним животным. Все существующие ныне породы крупных и мелких домашних животных также происходят от диких предков (Руттен М., 1973).

1.1.3 Представления об эволюции до Ч. Дарвина

Эволюция протекает на всех уровнях организации живой материи и на каждом уровне характеризуется новообразованием структур и появлением новых функций. Это сопровождается переходом живых систем на более высокий эволюционный уровень.

Проблемы происхождения и эволюции жизни на Земле принадлежали и принадлежат к числу величайших проблем естествознания. Эти проблемы привлекали к себе внимание человеческого ума с незапамятных времен. Они являлись предметом интересов всех философских и религиозных систем. Однако в разные эпохи и

на разных ступенях человеческой культуры проблемы происхождения и эволюции жизни решались по-разному.

В основе современной теории эволюции лежит теория Ч.Дарвина, но эволюционные воззрения существовали и до него. Поэтому, чтобы лучше понимать современную теорию эволюции, важно знать о взглядах на мир до Ч.Дарвина, о том, как развивались идеи эволюционизма.

Самыми древними взглядами на природу, были *мистические*, по которым жизнь связывали с силами природы. Но уже у истоков культуры Древней Греции на смену мистическим истолкованиям природы приходят начала других представлений. В этот период возникла и стала развиваться доктрина *абиогенеза* и *спонтанного самозарождения*, в соответствии с которой признавалось, что живые организмы возникают спонтанно из неживого материала. Тогда же появились и эволюционные идеи! Так, Эмпедокл (490-430 гг. до н.э.) считал, что первые живые существа возникли из четырех элементов живой материи: огня, воздуха, воды и земли. Он полагал, что для развития природы характерно выживание тех организмов, которые наиболее гармонично (целесообразно) устроены. Эти мысли были очень важными для идеи о естественном происхождении живых существ (Пехов А.П., 2002).

Представления о возникновении разнообразия живых существ в результате саморазвития природы уходят в глубину веков (табл. 1).

Фридрих Энгельс (1925) назвал мысли древних философов (Эмпедокла, Демокрита, Аристотеля и др.) о единстве происхождения и развития живой природы, живых организмов «гениальными догадками». Эти догадки явились плодами размышлений, они не опирались на данные систематических научных наблюдений и экспериментов. В таблице названы имена лишь некоторых ученых, внесших вклад в развитие эволюционных идей.

Для Средневековья и последующих лет характерно представление об абсолютной неизменности природы. Причину целесообразности и приспособленности растений и животных к среде обитания тогда видели в сотворении мира высшим существом - Твор-

цом. Это учение получило название *креационизма*, божественного объяснения органической целесообразности.

Таблица 1

История развития эволюционных идей

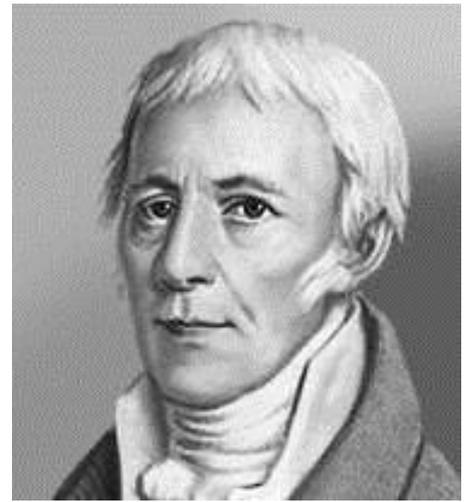
Автор	Сущность идеи
Гераклит (V век до н. э.)	Идея всеобщей изменчивости мира и превращение одних существ в другие
Демокрит (около 460 - 370 гг. до н. э.)	Живое возникает из неживого: живые организмы возникли путём случайного самозарождения, из ила в результате действия механических сил самой природы
Эмпедокл (490 - 430 гг. до н. э.)	Идея выживания наиболее приспособленных в борьбе за жизнь. Живые организмы возникли путём самозарождения из четырех элементов мировой материи (огонь, воздух, вода, земля)
Аристотель (384 - 322 гг. до н. э.)	Развитие живой природы из неживой: всё в природе взаимосвязано. Пришел к заключению о лестнице природы. Однако, признавая развитие, не допускал мысли о развитии организмов от низших к высшим
К. Линней (1707-1778 гг.)	Виды созданы Богом, постоянны и неизменны. Создал классификацию растений. Поместил человека в один отряд с обезьяной. Создал бинарную номенклатуру. Ввел понятие
Ж.Б. Ламарк (1744-1829 гг.)	Создал классификацию животных. Сформулировал первую теорию эволюции. Факторами эволюции являются упражнения и неупражнения органов, стремление к самосовершенствованию. Утверждал, что наследуются только полезные признаки
Ч. Дарвин (1809-1882 гг.)	Сформулировал научную теорию эволюции. Факторы эволюции - наследственная изменчивость, борьба за существование и естественный отбор

В это же время был накоплен и изучен материал из области ботаники, зоологии, анатомии. В XVI веке выпущены многие подробные описания растений и животных, развивалась анатомия. Р. Гук и М. Мальпиги открывают новое направление в изучении био-

логических культур - микроскопическое исследование, позволившее установить клеточное строение живых организмов.

Материалистические (в основе своей телеологические) идеи о развитии органической природы были высказаны в сочинениях Д. Дидро, Ж. Бюффона, П. Кабаниса, деда Ч. Дарвина - Эразма Дарвина. Материалистические воззрения на развитие органической природы высказывал и наш великий русский ученый М.В. Ломоносов (цитируется по Яблокову А.В. и др., 1989, Слюсареву А.А., 1982).

Наиболее чётко свои эволюционные воззрения сформировал в 1809 году Жан Батист Ламарк в знаменитой книге «Философия зоологии». Ламарк твёрдо придерживался взгляда, что виды постепенно изменяются, порождая новые, то есть эволюционируют. Он постулировал два основных принципа эволюции - принцип градаций (врождённое, независимое от внешних факторов стремление живых существ к повышению организации) и принцип «прямого



Жан Батист Ламарк
(1744 – 1829)

приспособления к условиям среды путём упражнения органов и наследования приобретённых свойств». Учение Ламарка тоже телеологично, так как основывается на изначальной целесообразности реакций организмов на изменения внешней среды. По Ламарку, организмы приспособлены к среде обитания потому, что приспособливаются к ней. Теорема, требующая доказательства, объявляется аксиомой. Такое объяснение целесообразности, приспособленности никого не удовлетворило (Медников Б.М., 1975).

Значительный вклад Ламарка в развитие биологии состоял в том, что он привёл убедительные (для своего времени) аргументы в поддержку теории эволюции. Он выступил противником теории независимого и неизменного развития видов, утверждавшей, что с течением времени наблюдаются слабые отклонения от нормальных форм, но, в конце концов, эти уклонившиеся формы возвращаются к прежнему состоянию, что не может привести к возникновению

новых видов. Заслуга Ламарка состояла в том, что он строго придерживался эволюционной теории в то время, когда многие его коллеги твёрдо верили в создание определенных видов путём отдельных актов творения (божественного).

Ламарк предполагал, что живые существа обладают способностью постепенно в течение многих поколений изменяться от простой структуры или организации (от простейших) к более сложной и совершенной (вплоть до человека). Он подметил, часто используемые органы, как правило, имеют тенденцию увеличиваться в размере и выглядят более развитыми по сравнению с теми, которые менее упражняются. Ламарк ошибочно предположил, что эти изменения, приобретённые организмом в течение жизни, могут в определённой степени наследоваться потомством. Следуя этой теории Ламарка, накачанная у бодибилдеров и штангистов мускулатура в результате использования системы физических упражнений на специальных тренажерах, а также с тяжелоатлетическими снарядами (гирями, штангой и т.п.) должна наследоваться их детьми, внуками и правнуками. Однако этого, к сожалению, не происходит. Удивительно тонкую и сложную структуру органов, обеспечивающих приспособленность к выполнению специфических функций, он, заблуждаясь, объяснил изменениями, накапливаемыми в поколениях, в результате наследования благоприобретенных (полезных) приобретённых в онтогенезе признаков.

Теория Ламарка о наследовании приобретённых признаков, казалась весьма привлекательной для объяснения высокой приспособленности многих растений и животных к внешней среде. Однако с развитием генетических знаний она оказалась неприемлемой, так как стало ясно, что приобретённые в онтогенезе признаки не могут передаваться по наследству. Такие признаки присущи только соматическим клеткам, тогда как информация о наследственных признаках передаётся через гаметы - яйцеклетки и сперматозоиды (К. Вили, В. Детье, 1975г.).

1.2 Чарльз Дарвин и его теория эволюции. Антидарвиновские концепции эволюции

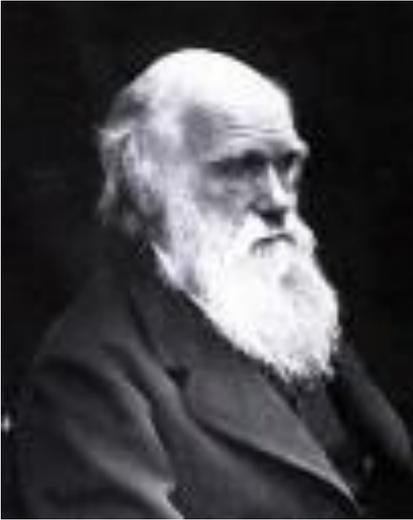
1.2.1 Возникновение дарвинизма

Возникновению дарвинизма предшествовали концепции ряда ученых, провозгласивших изменчивость видов (трансформизм), но не сумевших вскрыть причины и механизм эволюции. Из трансформистов лишь Ж.Б.Ламарк разработал логически последовательную систему взглядов, которая, однако, давала в целом идеалистическое объяснение эволюционного процесса. Работая над своей теорией, Ч. Дарвин продолжал собирать и анализировать новые факты. Он опирался на данные палеонтологии, сравнительной анатомии, эмбриологии, систематики, биогеографии и геологии, широко использовал достижения селекции и практики сельского хозяйства. Важную роль в формировании эволюционных взглядов Дарвина сыграло учение К. Линнея о геологической эволюции Земли, в частности выдвинутой Дж. Теттоном и Ч. Лейелем принцип актуализма, согласно которому на Земле в прошлом действовали те же факторы, что и в наше время. Основные положения теории Дарвина изложил в 1859 году в книге «Происхождение видов путём естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь», развил в последующих трудах - «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1868) и «Происхождение человека и половой отбор». К близким выводам независимо пришёл А.Уоллес(1858).

Название «*Дарвинизм*» предложил Т. Гексли (1860) (М.С. Гиляров, 2003).

1.2.2 Дарвин и его теория эволюции

Теория эволюции стала подлинно научной только после работ великого английского ученого Чарльза Дарвина (1809 - 1882).



Чарльз Дарвин
(1809 – 1882)

Именно он установил механизмы, которые лежат в основе видообразования, адаптаций и прогрессивного развития живой природы (Петухов В.Л., Эрнст Л.К., Гудилин И.И., 1989 и др.).

Дарвинизм - самостоятельная область знаний о механизмах и закономерностях эволюционного процесса, в основе которого лежит взаимодействие изменчивости, наследственности и естественного отбора.

Существо дарвиновской концепции эволюции сводится к ряду логичных положений, проверенных в эксперименте и подтвержденных огромным количеством фактических данных. По мнению Л. Меттлер и Т. Грегга (1972), К. Вилли (1975), В.Л.Петухова, Л.К. Эрнста (1989) и ряда других зарубежных и отечественных ученых, приведенных в списке использованной и рекомендуемой литературы, к числу этих положений относится:

1) в пределах каждого вида живых организмов существует огромный размах *индивидуальной изменчивости* по морфологическим, физиологическим, поведенческим и любым другим признакам. Число и разнообразие наследственных изменений в строении как ничтожных, так и очень важных в физиологическом отношении бесконечно. Эта изменчивость может иметь непрерывный количественный или прерывистый качественный характер, но она существует всегда. Невозможно обнаружить двух особей совершенно идентичных по совокупности признаков;

2) индивидуальная изменчивость случайна и не направлена;

3) индивидуальные уклонения наследуются. Потомки измененной особи, как правило, отличаются от средней популяционной нормы в том же направлении, что и она. Следует считать наследование каждого признака за правило, а не наследование его - за исключение;

4) все живые организмы обладают способностью к быстрому увеличению численности. Не существует ни одного исключения из правила, согласно которому, любое органическое существо естественно размножается в такой прогрессии, что если бы оно не подвергалось истреблению, потомство одной пары покрыло бы всю Землю.

Жизненные ресурсы для любого вида живых организмов ограничены, и поэтому при большом воспроизводстве особей должна возникать *борьба за существование* либо между особями одного вида, либо между особями разных видов, либо с природными условиями.

В понятие «борьба за существование» Дарвин включил не только собственно борьбу особи за жизнь, но и борьбу за успех в обеспечении себя потомством;

5) в условиях напряженной борьбы за существование выживают и дают потомство наиболее приспособленные особи, имеющие те отклонения, которые *случайно* оказались адаптивными к данным условиям среды. Это принципиально важный момент в аргументации Дарвина. Отклонения возникают *не направленно* - в ответ на действие среды, а *случайно*. *И случайно же оказываются полезными* в конкретных условиях. Вероятно, что потомки выжившей особи унаследуют полезное отклонение, позволившее выжить их предку, и будут несколько более приспособлены к данной среде, чем другие представители популяции;

б) выживание и преимущественное размножение приспособленных особей Дарвин назвал *естественным отбором*. Как селекционер, просматривая тысячи особей, отбирает и размножает немногих лучших производителей, обладающих интересующими его признаками, так и естественный отбор ежедневно и ежечасно отыскивает по всему свету особей с мельчайшими изменениями, отбрасывая с дурными, сохраняя и слагая с хорошими, работая неслышно и невидимо, где бы и когда бы не представился тому случай, над совершенствованием каждого органического существа в связи с условиями его жизни, органическими и неорганическими;

7) естественный отбор отдельных изолированных разновидностей в разных условиях существования постепенно ведет к расхождению (*дивергенции*) признаков этих разновидностей и, в конечном счете, к видообразованию.

На этих постулатах, безупречных с точки зрения логики, проверяемых экспериментально и подкрепленных огромным количеством фактов, была создана современная теория эволюции.

Дарвин не открыл эволюцию, но главная его заслуга в том, что он *установил механизм эволюции*, объясняющий как многообразие живых существ, так и их изумительную целесообразность, приспособленность к условиям существования. Этот механизм не содержит никаких допущений о неопознанных или неопознаваемых факторах эволюции, вроде стремления к совершенству, имманентной целесообразности или мудрости Творца. Этот механизм - *постепенный естественный отбор случайных ненаправленных наследственных изменений*.

Таким образом, *изменчивость* служит основой возникновения новых признаков, *наследственность* закрепляет эти признаки у потомков, а *естественный отбор* осуществляет селекцию, в результате которой устраняются *организмы, неприспособленные* к существующим условиям среды жизни. Благодаря такому взаимодействию в процессе эволюции накапливаются *приспособительные признаки*, что в конечном итоге ведёт к образованию новых видов.

Идея эволюции высказывалась с глубокой древности, однако впервые в истории биологии Чарльз Дарвин предложил естественную теорию происхождения и изменения видов. Он обобщил накопленный к середине XIX века фактический материал по происхождению пород домашних животных и культурных растений, данные палеонтологии, географической изменчивости и распространения животных и растений. Дарвин впервые представил систематическое изложение доказательств эволюции и убедительно показал её движущие силы. По Дарвину, движущей силой эволюции являются взаимодействия таких природных факторов, как *изменчивость, наследственность, борьба за существование, естественный отбор, постепенное расхождение признаков и свойств у*

растений и животных. Следовательно, согласно Дарвину, основным движущим фактором эволюции является естественный отбор. Чарльз Дарвин осуществил переворот в развитии эволюционной теории: он предложил принципиально новую концепцию эволюции. Дарвинская концепция эволюции, признавая существование групповой изменчивости, которая приобретаетс организмами под действием определённых факторов, утверждает, что только случайные индивидуальные изменения, оказавшиеся полезными для существования и воспроизводства потомства, могут передаваться по наследству и, тем самым, влиять на процесс дальнейшей эволюции.

В обоснование своей гипотезы естественного отбора Ч. Дарвин писал: «Можно ли сомневаться, учитывая борьбу каждой особи за существование, что любое малое изменение в стремлении, привычках или инстинктах, способствующее лучшей приспособленности организма к новым условиям, скажется на его силе и благополучии. В борьбе за существование оно даёт больше шансов выжить, и те потомки, которые унаследовали это изменение, пусть даже очень малое, имеют больше преимуществ. Ежегодно появляется больше потомков, чем их может выжить. В течение жизни поколения самый малый выигрыш в балансе укажет, кто должен погибнуть и кто выживет. Такое действие отбора с одной стороны, и гибель особей с другой, будет продолжаться в течение тысячи поколений».

Дарвин отнюдь не был первым и единственным выдвинувшим теорию эволюции. Соавтором его гениального открытия был Альфред Уоллес. Это они (Ч.Дарвин и А.Уоллес) в 1857 году в совместном докладе изложили Лондонскому Королевскому Обществу сущность эволюционной теории. Уместно здесь привести слова А.Уоллеса блестяще схватывающие сущность этого открытия и замечательные не только в отношении научной аргументации, но и в отношении образности описания процесса эволюции: «Жирафа приобрела свою длинную шею не потому, что желая достать листву самых верхних веток, она постоянно вытягивала шею, а потому, что из всех разновидностей ее прототипа та, у которой шея была длиннее, чем обычная, сразу расширяла площадь своего пастбища

на том же пространстве, где паслись ее товарищи с короткими шеями, и поэтому при первой же нехватке количества кормов могла легче выжить».

Дарвин впервые разграничил изменчивость на *наследственную* и *ненаследственную* и установил, что в эволюции ведущую роль играет случайное ненаправленное, неопределённое изменение признака или свойства. Случайный характер первичной изменчивости, наследование этих случайных изменений сами по себе не создают целесообразности и приспособленности растений и животных к среде обитания. Ненаправленная неопределённая изменчивость неприспособительна. Однако, условия внешней среды производят жесточайшую браковку в потомстве, оставляя наиболее приспособленных особей. Отсюда ясно, почему организмы построены целесообразно. Все прочие уничтожатся в борьбе за существование. Отбор создаёт приспособленность, но не непосредственную, а через уничтожение неприспособленных особей. Таким образом, целесообразность строения и приспособленность особей к среде обитания создаются естественным отбором и борьбой за существование. Важность отбора для эволюции - в его способности накапливать едва заметные наследственные изменения.

По Дарвину, *борьба за существование* - это зависимость организма от растений и животных того же вида, особей других видов, родов и более далёких систематических групп, а также от условий окружающей среды. Под *естественным отбором* он понимал выживание и преимущественное размножение приспособленных, сохранение особей с полезными индивидуальными отличиями или гибель, уничтожение с вредными изменениями.

Одним из важнейших аспектов теории Дарвина было выделение, отграничение *полового отбора* от других форм отбора. Дарвин отмечал, что у животных, имеющих два пола, существуют признаки, которые не способствуют выживанию особи и могут быть даже вредными для неё. В особенности это относится к самцам. Если самец имеет такое строение или поведение, способствующее спариванию с ним самки в присутствии конкурента, то этот признак даёт ему преимущество перед конкурентом оставить больше потомства.

Данный признак, по мнению Дарвина, будет развиваться и совершенствоваться с течением времени, так как любые вариации, усиливающие его, дадут обладателю новое преимущество, и он оставит больше потомства, чем его менее удачливый соперник. В дальнейшем развитие признака прекращается лишь тогда, когда его половые преимущества точно уравновешиваются механическими, физиологическими и другими недостатками, или, по словам самого Дарвина, когда половой отбор уравновешивается равным ему и противоположным по направлению естественным отбором. Таким образом, Дарвин объяснил развитие многих вторичных половых признаков, таких, как красивые перья у райских птиц и хвостовые перья у павлина, наличие которых объяснить иначе невозможно. На основе своих исследований Дарвин разработал основные положения своей эволюционной теории.

Первое из них постулирует о том, что изменчивость является неотъемлемой частью всего живого. В природе не существуют два совершенно одинаковых, тождественных организма. Ученые всё тщательнее и глубже изучают природу и убеждаются во всеобщем, универсальном характере изменчивости. Например, на первый взгляд может показаться, что все деревья в сосновом бору одинаковые, но более внимательное изучение может выявить некоторые различия между ними. Одна из сосен даёт более крупные семена, другая - в состоянии лучше переносить засуху, у третьей - повышенное содержание хлорофилла в иголках и т.д.

Изменчивость организмов бывает двух форм: *определенная* и *неопределенная*.

«*Определённая*» или «*групповая*» изменчивость возникает в той группе организмов, которые оказываются под воздействием определённого, конкретного фактора внешней среды. Определённая изменчивость организма *эволюционного значения не имеет*.

Согласно второму положению теории Дарвина, в развитии живой природы *существует внутреннее противоречие*. С одной стороны все виды организмов имеют *тенденцию к размножению в геометрической прогрессии*, а с другой - *выживает и достигает зрелости лишь небольшая часть потомства*.

Чарльз Дарвин характеризует этот принцип как «борьбу за существование». Под этим термином Дарвин подразумевает различные отношения между организмами, начиная от сотрудничества внутри вида против неблагоприятных условий окружающей среды, заканчивая конкуренцией между организмами.

Третьим положением, играющим фундаментальную роль в его эволюционной теории, является естественный отбор. Чарльз Дарвин писал: «Выражаясь метафорически, можно сказать, что естественный отбор ежедневно и ежемесячно расследует по всему свету мельчайшие изменения, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно и невидимо, где бы и когда бы ни представился к тому случай, над усовершенствованием каждого органического существа в связи с условиями его жизни, органическими и неорганическими».

Слабым местом в теории Дарвина были его представления о наследственности. Неясным оставался тот факт, каким образом изменения, связанные со случайным появлением полезных изменений могут сохраняться в потомстве и передаваться следующему поколению. Таким образом, теория Дарвина нуждалась в доработке и обосновании с учётом других биологических дисциплин, а в частности – генетики (Медников Б., 1975).

Только представление о дискретных наследственных факторах (генах) и элементарных признаках (фенах), развитое менделистами, объяснило какой материал, и какой механизм лежит в основе естественного отбора. Мутационная теория обосновала пути и механизмы возникновения новых наследственных вариантов живых существ.

1.2.3 Антидарвиновские концепции эволюции

Теория естественного отбора, выдвинутая Дарвином, была не только разумна, но и так хорошо обоснована, что большинство биологов быстро признали её. Тем не менее, с самого начала теория

эволюции оказалась ареной острой борьбы идей (Медников Б.М., 1975; Пехов А.П., 2002).

Антидарвинизм - это совокупность различных концепций, отрицающих ведущую роль естественного отбора в эволюции органического мира.

На протяжении всего времени разработки теории эволюции Ч. Дарвина преследовал печально известный «кошмар Дженкина». Критика инженером (не биологом) Дженкиным эволюционной теории Дарвина заключалась в том, что, по его мнению, новые наследственные изменения, должны утрачиваться в результате «растворения», «засасывания», «усреднения» при скрещивании обладающих ими особей с другими особями, не имеющими этих изменений.

Классический труд Чарльза Дарвина «Происхождение видов путём естественного отбора или сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь» вышел в 1859 г., то есть ещё за 6 лет до появления работы Грегора Менделя «Опыты над растительными гибридами». Труд Г. Менделя остался неизвестным Ч. Дарвину, и поэтому им не могла быть решена главная проблема, мучавшая его: каким образом наследственные вариации сохраняются в природе.

Попытки Дарвина и его последователей сформулировать законы наследственности помимо Менделя и Менделизма остались бесплодными. Переоткрытие законов Г. Менделя в 1900 году Г. де Фризом, К. Корнесом, Э.Чермаком, работы В. Иогансена казалось бы, освободили дарвинизм от «кошмара Дженкина». Более того, результаты изучения В. Иогансеном наследования признаков в популяциях и чистых линиях убеждали в невозможности допущения в наследовании приобретённых признаков, поскольку свидетельствовали о том, что отбор эффективен только в генетически гетерогенных популяциях. Тем не менее, даже некоторые генетики на первых этапах её развития встали в оппозицию по отношению к теории естественного отбора. Первоначально это противопоставление данных генетики учению Дарвина привело к формированию *генетического антидарвинизма, мутационизма*, а так же к модернизации некоторых ранее сформулированных концепций (*аристогенез, номогенез* и др.). Так, Гуго де Фриз утверждал, что виды возникают в

результате мутаций, что действие отбора при этом не требуется. Уильям Бэтсон выдвинул свою теорию эволюции как процесса утраты генов и признаков вследствие мутаций. Ян Лотси отрицал возможность возникновения полезных мутаций, тем самым, не признавал роли мутационного процесса в эволюции. Те или иные концепции антидарвинизма претендовали на роль «новой теории эволюции», призванной опровергнуть и заменить дарвинизм (Медников Б.М., 1975).

Сторонники «*ортодоксального дарвинизма*» и примкнувший к ним А.Уоллес не принимали учение В. Иогансена о чистых линиях и скептически относились к законам Менделя.

Дарвинизму с самого начала стали противопоставлять *неоламаркизм*, либо подменять его социал-дарвинизмом (Медников Б.М., 1975; Жученко А.А. и др., 2003).

Социал-дарвинизм, основателем которого был Эрнст Геккель, много сделавший для защиты и пропаганды дарвинизма, возник в конце XIX и перешёл в XX век. В трактовке эволюции Э. Геккель и другие социал-дарвинисты отступили к Ламарку, признавая на равных условиях отбор и прямые приспособления на основе якобы унаследования приобретенных в онтогенезе полезных признаков. Они стремились использовать биологические закономерности для обычных закономерностей развития общества. Борьбу за существование они считали главным двигателем общественного развития. Разделение общества на классы они объясняли действием естественного отбора, а классовую борьбу одной из форм борьбы за существование.

Ряд антидарвинистов в конце XIX - начале XX века предприняли попытки возродить учение Ламарка, дополнив им учение Дарвина, которое, якобы, не в состоянии объяснить ход эволюции. Искажение учение Ламарка вылилось в два течения неоламаркизма, получивших название *механоламаркизма* и *психоламаркизма*. Основоположником механоламаркизма были немецкие ботаник Карл Негели (1817-1891) и зоолог Теодор Эймер (1843 - 1893). По Негели эволюционный процесс обусловлен «принципом совершенствования», то есть все морфологические признаки, которыми обладает

организм, появились в результате того, что протоплазма (идиоплазма) прогрессивно изменяется и совершенствуется адекватно требованиям среды (Гиляров М.С., 2003; Тимофеев - Ресовский Н.В., 1969).

Эймер считал, что длительное воздействие внешних факторов вызывает изменчивость организмов в определённом направлении (Медников Б.М., 1975).

К механоламаркизму примыкал Трофим Денисович Лысенко и его последователи. В его учении красной нитью было прописано о наследовании обязательной адекватной изменчивости организмов. В практической деятельности Т.Д. Лысенко дело доходило до абсурда. Он пытался вывести жирномолочную породу скота, скормившая сливки молодняку при выращивании.

Механоламаркисты из-за своих представлений не могли и не могут материалистически объяснить, почему организмы наследуют адекватную изменчивость.

Психоламаркисты в качестве главного фактора эволюции называли психику. По их представлению эволюцию определяет выработка привычек к новым действиям, постепенное превращение сознательных актов в автоматизм. Психоламаркисты отрицали естественный отбор и считали, что наследственность - это память, которая запечатлеват все воздействия внешней среды, воспроизводящаяся в следующих поколениях в адекватной форме. Причём такой памятью, они считают, обладают и животные и растительные организмы.

С самого начала своего возникновения дарвинизм вызвал неприязнь католической церкви. Однако под напором фактических материалов в последнее время она была вынуждена изменить своё отрицательное отношение к теории эволюции. В октябре 1996 года папа римский Иоанн Павел II заявил, что сейчас в пользу теории эволюции так много данных, что нельзя их больше игнорировать, и, что теория эволюции есть «...более чем только теория».

Признание эволюции, отмечает А.П. Пехов (2002), есть одна из выдающихся основ формирования научного мировоззрения людей, в формировании представлений о научной картине мира.

1.3 Современная (синтетическая) теория эволюции. Основные законы эволюции

1.3.1 Современная (синтетическая) теория эволюции

В последний период, основным содержанием которого стал анализ механизмов и закономерностей эволюции, в разработку эволюционной теории внесли вклад такие ученые как: В.О. Ковалевский, А. Вейсман, Т. Морган, А.Н. Северцов, А.А Шмальгаузен, Н.И. Вавилов, Ф. Добржанский, С.С.Четвериков, Р. Фишер, Дж.Б.С. Симпсон, и многие другие. Благодаря их трудам, теория эволюции Ч. Дарвина обогатилась данными современных наук - цитологии, биохимии, молекулярной биологии, генетики, экологии и др. На современном историческом этапе эволюционное учение оформилось в *синтетическую теорию эволюции*, которая развила основное положение дарвинизма о «творческой роли отбора и распространила действие эволюционных факторов на популяционные системы». Эволюционисты и генетики стали говорить на одном языке, языке популяционной, или эволюционной генетики. Статистический подход позволил снять противоречие между законами классической менделевской генетики и наследованием количественных признаков. Синтез генетики и эволюционного учения был качественным скачком в развитии, как генетики, так и эволюционной теории. Он означал создание качественно новой системы биологического познания, свидетельствовал о переходе биологии с классического на современный, неоклассический уровень развития, начале формирования методологических установок неоклассической биологии.

Непосредственными предпосылками для синтеза генетики и теории эволюции выступали: хромосомная теория наследственности Т. Моргана; биометрические и математические подходы к анализу эволюции; закон Харди-Вайнберга для идеальной популяции (гласящий, что такая популяция стремится сохранить равновесие концентрации генов при отсутствии факторов, изменяющих его); результаты эмпирического исследования изменчивости в природ-

ных популяциях и др. К настоящему времени стало общепризнанной реальностью: эволюция и генетика - науки взаимосвязанные.

Принципиальные положения синтетической теории эволюции были заложены работами Ф. Гальтона, К. Пирсона, В. Иогансена, С.С. Четверикова, Р. Фишера, С. Райта, Дж. Холдейна, Н.В. Тимофеева-Ресовского и др., которые инициировали бурное развитие статистических методов при изучении явлений наследственности и изменчивости. Математический аппарат, особенно популяционной генетики, оказывает неоценимую помощь в понимании механизмов действия важнейших эволюционных факторов – мутаций, дрейфа генов, потока генов (миграции), естественного отбора. Крупный вклад в формирование современной синтетической теории эволюции внесли систематики Дж. Хаксли (1963) и Э. Майгер (1974). Теория естественного отбора была развита И.И. Шмальгаузенем, А.С. Северцовым, Дж. Хаксли и др.

Важную роль в объединении генетики и дарвинизма, разработке генетики популяций, сыграл Николай Петрович Дубинин (1948, 1967, 1976), который сравнивает соотношение генотипа и фенотипа с соотношением «сущности и явления», подчеркивая большую устойчивость генотипа и подвижность, текучесть фенотипа.

В 40-50 годы XX века И.И. Шмальгаузен (1884-1963), опираясь на достижения генетики, конкретизируя учение о естественном отборе, выделил две формы: стабилизирующий отбор и дивергентный отбор. Выясняя соотношение эволюционного учения и генетики, необходимо четко уяснить, что речь идет о двух различных уровнях организации живой природы: видового и молекулярно-генетического. В сущности, эта проблема сводится к выяснению действия механизмов естественного отбора на видовом и молекулярно-генетическом уровнях. *Эволюция* - это процесс историческо-



**Николай Петрович
Дубинин**
(1906/1907 – 1998)

го развития живого мира. В ходе этого процесса виды возникают, изменяются, а иногда и вымирают.

В основе синтетической теории эволюции лежит представление о том, что элементарной «клеточкой» эволюции является не организм и не вид, а *популяция* (Меттлер Т., Грегг Т., 1972; Тимофеев-Ресовский Н.В. и др., 1969; Солбриг О.и др., 1982). Именно популяция выступает той реальной целостной системой взаимосвязи организмов, которая обладает всеми условиями для саморазвития, прежде всего способностью наследственного изменения в смене биологических поколений. *Элементарной единицей наследственности* выступает *ген* (участок молекулы ДНК, отвечающий за развитие определенного признака организма). Наследственное изменение популяции в каком-либо определенном направлении осуществляется под воздействием главных факторов, которые изменяют генотипический состав популяции:

- *мутационный процесс* (поставляющий элементарный эволюционный материал);

- *популяционные волны* (колебания численности популяции в ту или иную сторону от средней численности, входящих в нее особей);

- *изоляция* (закрепляющая различия в наборе генотипов и способствующая делению исходной популяции на несколько самостоятельных);

- *естественный отбор* как «процесс, определяющий вероятность достижения определенными индивидами репродукционного возраста».

По современным представлениям естественный отбор, является ведущим фактором, направляющим эволюционный процесс. Совокупность указанных факторов необходима и достаточна для эволюционного процесса. Отбор непосредственно воздействует на фенотипы организмов; в результате отбираются не отдельные признаки и аллели, а целые генотипы, обладающие определенной нормой реакции. Элементарными единицами эволюции являются *популяции*. В генетическом отношении *эволюция сводится к направленным изменениям генофондов популяции (микроэволюция)*. В зави-

симости от характера изменений внешних условий на популяцию могут действовать разные формы отбора - движущий, дизруптивный и стабилизирующий. Отбор действует на всех стадиях онтогенеза особей данного вида. Филогенез представляет собой генетический ряд онтогенезов (Северцов А.Н., 1934). **Макроэволюция** - результат *интеграции микроэволюционных* процессов в широкой исторической перспективе. В макроэволюции проявляются общие закономерности и направления филогенеза. Направления эволюционных преобразований конкретных групп организмов определяются помимо естественного отбора, также системами эволюционных ограничений данного вида (его генетические системы, онтогенез и фенотип).

Весь описанный комплекс, представлений о макро- и микроэволюции, сложившийся в XX веке и получил название **синтетическая теория эволюции**.

Формирование синтетической теории эволюции ознаменовало собой переход к популяционному стилю мышления, который пришёл на смену *организмоцентрическому*.

Современное эволюционное учение (как наука об эволюции) включает разделы, связанные с историей развития эволюционных взглядов и различные новые эволюционные гипотезы и концепции (в том числе и не признающие естественные отбор в качестве главного эволюционного фактора). Ныне эволюционное учение находится на пороге нового этапа своего развития, главная задача которого - познание механизмов эволюционных процессов, что позволит предсказать конкретные возможности эволюционных преобразований организмов и на этой основе управлять эволюционным процессом.

Найдя принципиальную основу для объединения генетики и теории эволюции, идей организации и истории органического мира, синтетическая теория эволюции, тем самым, кладет начало качественно новому этапу в развитии биологии - переходу к созданию единой системы биологического знания, воспроизводящей законы развития и функционирования органического мира как целого,

начало всеобъемлющего синтеза эволюционной биологии и наук, изучающих структурно-инвариантный аспект живого.

Такой синтез нацеливает на изучение жизни как единого целостного многоуровневого процесса, выявление того, как сущность живого проявляет себя в его конкретных органических формах и уровнях.

Эволюционные процессы наблюдаются в настоящее время, как в естественных, так и в лабораторных условиях. Группе ученых из университета Штата Мичиган под руководством Ричарда Ленски удалось смоделировать в лаборатории процесс эволюции живых организмов на примере бактерии кишечной палочки (*Escherichia coli*). В опытах Г. Шапошникова в конце 50-х и начале 60-х годов прошлого столетия, в эксперименте по смене кормовых растений у тлей впервые наблюдалась репродуктивная изоляция особей от исходной популяции, что свидетельствует об образовании нового вида. Развитие и распространение устойчивости к антибиотикам и сульфаниламидам у бактерий, и устойчивости к пестицидам у растений и насекомых является доказательством эволюции видов в наши дни. Появление малярийных комаров устойчивых к ДДТ и развитие у австралийской популяции кроликов устойчивости к миксоматозу также демонстрирует действие эволюции в наше время в условиях естественного отбора при быстрой смене поколений.

Наблюдаемые сегодня изменения в популяциях и видах доказывают не только существование эволюции, но и существование механизмов необходимых для эволюционного процесса происхождения всех видов, в том числе и новых, от общего предка. Наиболее значимые из них являются разнообразные изменения (мутации) материальных носителей наследственной информации. Среди которых фиксируется дупликация генов, перемещение интронов, транспозиции генов, ретровирусные вставки (горизонтальный перенос генов), рекомбинации, замена, удаление и вставка отдельных нуклеотидов, а также хромосомные перестройки. К ним относятся: дупликации геномов (полиплоидия), неравномерный кроссинговер, хромосомные инверсии, транслокации, слияние, дупликация, и удаление хромосом.

Мутации обуславливают изменение строения организма и их функции, появление различных адаптаций, способность усваивать новый вид пищи. В результате мутаций возникают всевозможные промежуточные формы новых видов, что свидетельствует о продолжительном, постепенном характере видообразования.

Синтетическая теория эволюции включает следующие положения:

1. Наименьшая элементарная единица эволюции - популяция.
2. Материалом для эволюции служат мутации и комбинации генов.
3. Мутационная изменчивость носит случайный, ненаправленный характер.
4. Элементарное эволюционное явление - изменение генофонда популяции.
5. К элементарным факторам (движущим силам) эволюции относятся: мутационный процесс, изоляция, популяционные волны, дрейф генов.
6. Направляющий фактор эволюции - естественный отбор.
7. Образование новых видов в природе может происходить как постепенно, так и внезапно.

Из сказанного видно, что эволюционная теория за сто с лишним лет с момента её создания Чарльзом Дарвином значительно обогатилась. Однако развитие синтетической эволюционной теории происходит в русле тех идей, которые были заложены гениальным Дарвиным свыше 160 лет назад.

1.3.2 Основные законы эволюции

Важнейшими факторами эволюции являются наследственность, изменчивость, естественный отбор, изоляция, генетическая рекомбинация, гибридизация и величина размножающейся популяции. При этом следует помнить, что основой эволюции служат изменения в генах и хромосомах, что для зарождения нового вида необходима та или иная изоляция дивергирующих популяций и,

что естественный отбор обеспечивает сохранение некоторых, но не всех возникающих мутаций.

А.П. Дубинин (1976), О. Солбриг, Д. Солбриг (1982), А.В. Яблоков (1989) и другие выделяют пять основных законов эволюции, признаваемых почти всеми учеными:

1. Эволюция происходит с разной скоростью в разные периоды. В настоящее время она протекает быстро, и это отмечается появлением многих новых форм и вымиранием многих старых.

Эволюция организмов различных типов происходит с разной скоростью. На одном полюсе находятся крокодилы, акулы, плеченогие - некоторые виды этих животных совершенно не изменились за 500 млн. лет. Раковины ископаемых плеченогих, найденные в древних породах, совершенно идентичны раковинам современных видов.

Другой полюс занимает человек. За последние несколько сот тысяч лет появилось и вымерло несколько видов гоминид. Вообще эволюция протекает быстрее при первом появлении нового вида, а затем, по мере стабилизации группы, постепенно замедляется.

Скорость или темпы эволюции в среднем тем быстрее, чем выше организация видов органического мира и проще устройство экосистем (в сложных тропических экосистемах она ниже, чем на обеднённых видами островах в тропиках и более бедных видами ландшафтных зонах, например, в тундре).

2. Периоды постепенной эволюции в истории Земли сменяются эволюционными катастрофами (взрывами), как общими, так и захватывающими отдельные группы организмов.

Взрывы различают негативные, при исчезновении видов, и позитивные (при интенсивном формообразовании). Взрывы наблюдаются в относительно короткий (в геологических масштабах) ряд лет.

Взрывы нарушают правило постепенности эволюции с повышением организации живой природы.

3. Новые виды образуются не из наиболее высокоразвитых и специализированных форм, а, напротив, из относительно простых, неспециализированных форм. Так, например, млекопитаю-

щие развились не из крупных специализированных динозавров, а из группы мелких специализированных рептилий.

4. Эволюция не всегда идёт от простого к сложному. Существует много примеров «регрессивной» эволюции, когда сложная форма давала начало более простым. Большинство паразитов развились из свободноживущих предков, которые имели более сложную организацию, чем современные формы; такие бескрылые птицы, как казуары, пингвины произошли от птиц, которые были способны к полёту; многие бескрылые насекомые произошли от крылатых; безногие змеи - от рептилий, имевших конечности; кит, не имеющий задних конечностей - от четвероногих млекопитающих. Всё это связано со случайным характером мутаций и с тем, что они необязательно вызывают изменения от простого к сложному и от несовершенного к совершенному. Если какому-либо виду выгодно иметь более простое строение или вовсе лишиться какой-либо структуры, то любые мутации, происходящие в этом направлении, будут накапливаться естественным отбором.

5. Эволюция затрагивает популяции, а не отдельные особи и происходит в результате процессов мутирования, естественного отбора и дрейфа генов.

Вопрос, обратима ли эволюция, волнует ученых очень давно. Если обратима, то по законам термодинамики ее ход полностью предопределен внешними факторами, и она будет приводить к оптимальному результату. Если же необратима, то в гипотетических многократных экспериментах с одинаковыми начальными условиями при зарождении жизни на Земле процесс протекал бы с разным результатом. Нельзя сказать насколько, но с разным. И идеальным результат такого процесса не будет.

Один белок развенчал венец эволюции. Биохимики из университета Орегона всесторонне изучили один из рецепторов глюкокортикоидов, прошедший долгий эволюционный путь. Для своего исследования они взяли рецептор в надпочечниках, участвующий в реакции организма на стресс. Белок AncGR 2 появился у рыб, пытавшихся штурмовать сушу, а его предшественником был другой

белок - AncGR 1, работа которого была построена по другому химическому принципу.

Работа была проделана немалая. Во-первых, ученые предприняли попытку смоделировать древний рецептор исходя из останков. Во-вторых, установили пространственное строение обоих белков, что для органических молекул не так просто и потребовало длительных рентгеновских опытов и сложной компьютерной обработки. В-третьих, с помощью компьютерного моделирования были определены пути прохождения трансформации белка к его нынешнему состоянию.

После расчетов выяснилось, что за промежуток в сорок миллионов лет в рецепторе произошло 37 мутаций, которые предопределили выход животных на сушу. Затем ученые установили химические превращения, благодаря которым прошел этот процесс. И запустили все реакции в обратную сторону. Когда ретросинтез завершился, исследователей ждал неприятный сюрприз. Новый «старый» белок не функционировал – он просто имел другую пространственную структуру. То есть вся цепочка в обратном направлении давала другой продукт, более химически выгодный.

Авторы исследований предполагают, что закономерности для других белков аналогичны.

Если это так, то можно с уверенностью говорить о том, что эволюционный процесс подчиняется более сложной логике, чем термодинамическая выгода. И самое главное, не всегда приводит к идеальному результату. Во всем виноваты слабые физико-химические взаимодействия в биомолекулах, каждый раз задающие уникальные направления развития, как самой системы, так и организма в целом.

Из этого следует, что биологическая эволюция необратима, что нашло отражение в *законе необратимости эволюции*, сформулированном бельгийским ученым-палеонтологом Луи Долло: организм (популяция, вид) не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществлённому в ряду его предков.

1.3.3 Главные направления эволюции

Главные направления эволюции были сформулированы А.Н.Северцовым, который впервые четко определил различия между прогрессивным и регрессивным развитием, обосновал понятия о морфофизиологическом и биологическом прогрессе, а также о морфофизиологическом и биологическом регрессе.



**Алексей Николаевич
Северцов**
(1866 – 1936)

Морфофизиологический прогресс - это изменения структуры и общей жизнедеятельности на пути эволюции от простых форм к сложным, от одноклеточных организмов к многоклеточным. Напротив, *морфофизиологический регресс* - это

упрощение организации и жизнедеятельности, выражающееся в редукации органов (например, хорды у оболочников) на пути эволюции.

Следствием морфофизиологического прогресса является *биологический прогресс*. *Биологический прогресс* характеризуется возрастанием приспособленности организмов к окружающей среде, вследствие чего: 1) увеличивается численность особей вида; 2) расширяется его ареал; 3) образуются новые популяции, подвиды, виды. К биологическому прогрессу могут вести как усложнение организации (например, классы позвоночных), так и ее упрощение (например, некоторые паразиты), то есть биологическое процветание может быть достигнуто разными путями.

В современную эпоху процветающими являются покрытосеменные растения, насекомые, костные рыбы, птицы, млекопитающие.

Значение биологического прогресса заключается в том, что он играет важную роль в эволюции и обеспечивает главные направления эволюции в виде *ароморфозов*, *идиоадаптаций* и *общей дегенерации*. *Ароморфоз* - это эволюционные изменения, ведущие к

усложнению строения и функций организма, повышающие общий уровень его организации и жизнеспособности. Это не просто приспособление к каким-либо специальным условиям среды, но усовершенствование, дающее возможность расширить использование условий внешней среды (новые источники пищи, места обитания). Ароморфозы обеспечивают переход от пассивного питания к активному (появление челюстей у позвоночных), повышают подвижность животных (появление скелета как места прикрепления мышц и замена пластов гладкой мускулатуры у червей на пучки поперечно-полосатой у членистоногих), дыхательную функцию (возникновение жабр и легких), снабжение тканей кислородом (появление сердца у рыб и разделение артериального и венозного кровотока у птиц и млекопитающих). Формирование ароморфозов – длительный процесс, происходящий на основе наследственной изменчивости и естественного отбора. Общая черта ароморфозов заключается в том, что они сохраняются при дальнейшей эволюции и приводят к возникновению новых крупных систематических групп - классов, типов.

Идиоадаптация - приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации. Идиоадаптации бывают специфическими признаками низших таксономических категорий (видов, родов, семейств). Примеры идиоадаптаций: разные клювы у птиц в связи с использованием различной пищи и способов ее добывания, покровительственная окраска, колючки растений.

Крайняя степень приспособления к ограниченным условиям существования называется **специализацией**. Примерами узкоспециализированных групп являются муравьеды, колибри, специализация которых обусловлена ограниченным видом пищи. Специализация, с одной стороны, снимает конкуренцию, а с другой - подавляет эволюционные возможности группы и при быстром изменении условий среды приводит к вымиранию (например, древние ящеры).

В результате ароморфозов организмы получают качественно новые возможности для освоения ресурсов внешней среды. Эти возможности реализуются в процессе развития идиоадаптаций.

Развитие ароморфозов и идиоадаптаций обусловлено одними и теми же эволюционными механизмами, они отличаются лишь по своему значению для организма в целом. Так, легкие для кистеперых рыб (предков наземных позвоночных) были идиоадаптацией, позволяющей им существовать в водоемах с пониженным содержанием кислорода. Для их потомков (наземных позвоночных) совершенствование легочного дыхания стало ароморфозом.

Общая дегенерация – упрощение организации, ведущее к исчезновению органов активной жизни, наблюдается у многих организмов в связи с переходом к сидячему или же паразитическому образу жизни.

Например, переход многих видов к паразитизму ведет к потере органов чувств, пищеварительной системы, у растительных форм - к утрате листа, преобразованию корней в присоски и т. п. В этих случаях организмы оказываются в новой, более простой среде с меньшим количеством взаимосвязей. Приспособившись к более простой среде обитания, такие виды вступают в конкурентные взаимоотношения с другими формами организмов и потому, несмотря на упрощенную организацию, успешно выживают, то есть также оказываются на пути биологического прогресса.

В эволюции ароморфоз происходит значительно реже, чем идиоадаптация. Новые более высокоорганизованные группы возникают путем ароморфоза, а затем эволюция продолжается путем идиоадаптации, реже дегенерацией (рис. 7).

Следствием морфофизиологического регресса является биологический регресс. **Биологический регресс** характеризуется снижением уровня приспособленности к условиям обитания, вследствие чего: 1) уменьшается численность особей вида; 2) сокращается его ареал; 3) уменьшается число и разнообразие его популяций.

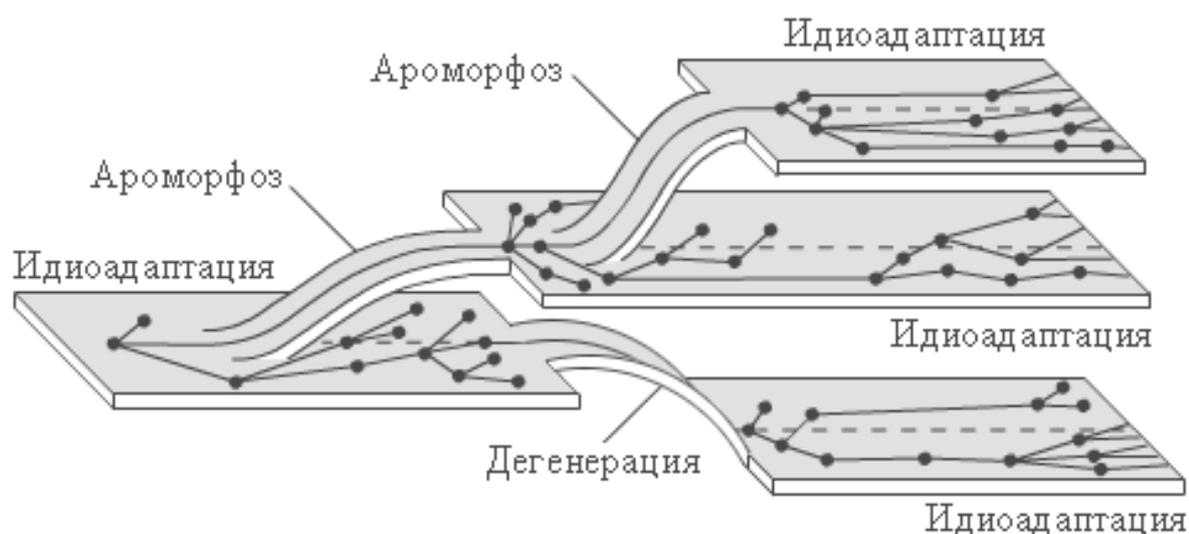


Рис. 7. Схема главных направлений биологического прогресса (по А.Н.Северцову):

Ароморфозы - подъем на более высокие уровни;

Идиоадаптация - отклонения на каждом из уровней;

Дегенерация как переход на нижеследующий уровень.

В итоге биологический регресс ведет к вымиранию вида: так исчезли большинство древних земноводных и пресмыкающихся, древовидные папоротники и др. Деятельность человека стала мощным фактором биологического прогресса одних видов (домашних животных и культурных растений) и регресса других. Регресс может быть вызван прямым истреблением (например, зубры, киты, уссурийские тигры, некоторые лекарственные растения) и сокращением ареалов и численности видов при освоении человеком новых территорий (многие хищные животные и птицы).

Учение А.Н. Северцова о главных направлениях эволюционного процесса было развито дальше в трудах И.И. Шмальгаузена, который рассматривал организм как целое в историческом и индивидуальном развитии (Пехов А.П., 1993).

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Что такое «биологическая эволюция»?
2. В чем заключается эволюционизм?
3. На чем основываются современные доводы в пользу эволюции?
4. Что является главным в учении Чарльза Дарвина?
5. Что означает термин «неопределенная изменчивость»?
6. Что вы понимаете под адекватной, направленной изменчивостью?
7. Почему современную теорию эволюции называют синтетической?
8. Назовите элементарные факторы эволюции?
9. Дайте определение популяции?
10. Почему популяция является элементарной единицей эволюции?
11. Что представляет собой естественный отбор?
12. Какие вы знаете формы естественного отбора?
13. Что вы знаете об отграничении полового отбора от других форм отбора?
14. Какие вы знаете антидарвиновские концепции эволюции? Их сущность.
15. В чем заключается общественное и мировоззренческое значение теории эволюции?
16. Обратима ли эволюция?
17. Какова роль эволюции в биологии и практической деятельности человека, связанной с растениями, дикими и сельскохозяйственными животными?
18. Что вы знаете о законах эволюции?
19. В чем ошибочность эволюционной теории Ж.Б. Ламарка?
20. Сущность эволюционной теории Ламарка?
21. Возможно ли в настоящее время самозарождение живых существ?
22. Каковы основные воззрения древних философов и ученых,

внесших вклад в развитие эволюционных идей?

23. Представления ученых Средневековья о происхождении и эволюции жизни на Земле.

24. Сущность механоламаркизма.

25. В чем сущность морфофизиологического и биологического прогрессов? Как связаны они между собой?

26. Приведите примеры видов, находящихся на пути биологического регресса. Какие основные причины биологического регресса?

27. Что такое ароморфоз? Приведите примеры.

28. Что такое идиоадаптация? Приведите примеры.

29. Что такое общая дегенерация? Приведите примеры.

30. Как связаны между собой ароморфоз, идиоадаптация и общая дегенерация? Какова их роль в эволюционном процессе?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 1

1. Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику /Ф.Айала. - М.: Мир, 1984. - 224 с.

2. Бернал, Д. Возникновение жизни / Д.Бернал. – М.: Мир, 1969. – 391с.

3. Вилли, К. Биология /К. Вилли - М.: Мир, 1998. - 807 с.

4. Вилли, К. Биология (Биологические процессы и законы) / К.Вилли, В.Детье. - М.: Мир, 1975. - 822с.

5. Генетика / А.А. Жученко [и др.] под ред. А.А. Жученко. - М.: Колос, 2003. - 490 с.

6. Генетические основы селекции / В.Л Петухов [и др.] / под ред. В.Л.Петухова, И.И. Гудилина. - М.: Агропромиздат, 1989. – 484 с.

7. Гиляров, М.С. Биология: большой энциклопедический словарь / М.С.Гиляров. - М.: БРЭ, 2003. - 864 с.

8. Дарвин, Ч. Происхождение видов / Ч. Дарвин. - М. - Л.: Сельхозгиз, 1937. - 608 с.

9. Дарвин, Ч. Изменение животных и растений / Ч. Дарвин. - М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1951. - 350 с.
10. Дубинин, Н.П. Генетика популяций и селекция / Н.П. Дубинин, Я.Н.Глембоцкий. - М.: Наука, 1967. 592 с.
11. Дубинин, Н.П. Экспериментальные исследования интеграции наследственных систем в процессе эволюции популяции /Н.П. Дубинин, 1948. – Вып. 3. - С: 203 - 204.
12. Дубинин, Н.П. Общая генетика / Н.П. Дубинин. – М.: Наука, 1976. – 590 с.
13. Иванова, О.А. Генетика / О.А. Иванова. - М.: Колос, 1974. – 431с.
14. Иогансен, В. О наследовании в популяциях и чистых линиях / В.Иогансен. – М.: Сельхозиздат, 1935. – 80 с.
15. Инге – Вечтомов, С.Г. Генетика с основами селекции / С.Г. Инге – Вечтомов. - М.: Высшая школа, 1989.-591 с.
16. Лисицин, А.П. Биологические основы разведения с.-х. животных. /А.П. Лисицин. - М.: Колос, 1977. – 368 с.
17. Майгер, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майгер. - М.: Мир, 1974. - 460 с.
18. Медников, Б. Дарвинизм в XX веке / Б. Медников - М.: Сов.Россия, 1975. - 224 с.
19. Меттлер, Л. Генетика популяций в эволюции / Л.Меттлер, Т. Грегг. - М.: Мир, 1972. - 323 с.
20. Опарин, А.Н. Возникновение и начальное развитие жизни /А.Н.Опарин. - М.: «Медицина», 1966.
21. Пехов, А.П. Биология и общая генетика / А.П. Пехов. - М.: Руды, 1993. - 439 с.
22. Пехов, А.П. Биология с основами экологии / А.П. Пехов. - СПб.: Изд - во Лань, 2002. – 672 с.
23. Руттен, М. Происхождение жизни. - М.: Мир, 1973. - 411 с.
24. Северцов, А.Н. Главные направления эволюционного процесса / А.Н.Северцов. - М.: Биомедгиз, 1934. - 150 с.
25. Слюсарев, А.А. Биология с общей генетикой / А.А. Слюсарев. - М.: Мир, 1982. – 488с.

26. Солсбриг, О. Популяционная биология и эволюция / О. Солсбриг, Д.Солсбриг, пер. с англ. - М.: Мир, 1982. – 488с.
27. Тимофеев–Ресовский, Н.В. Краткий очерк эволюции / Н.В.Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. - М.: Наука, 1969. -407 с.
28. Четвериков, С.С. Проблемы общей биологии и генетики /С.С.Четвериков. - Новосибирск, 1983. – 425 с.
29. Шмальгаузен, И.И. Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора / И.И. Шмальгаузен - 1968. – 587 с.
30. Яблоков, А.В. Актуальные проблемы эволюционной теории /А.В.Яблоков. - М.: Знание, 1966. – 432 с.
31. Яблоков, А.В. Эволюционное учение / А.В.Яблоков, А.Т. Юсуфов. - М.: Высшая школа, 2006. – 335с.
32. Huxley, J. Evolution. The modern synthesis / J. Huxley. – London, 1963.

Глава 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

2.1 Гипотезы о возникновении жизни на Земле

Происхождение жизни на Земле - одна из трех важнейших мировоззренческих проблем.

Попытки понять, как возникла и развивалась жизнь на Земле, предпринимались еще в глубокой древности. В античности сложились два противоположных подхода к решению этой проблемы. Религиозный (креационистский) подход состоял в том, что земная жизнь появилась в результате сотворения ее в прошлом сверхъестественным существом (Богом). Представления о Божественном сотворении мира придерживаются последователи почти всех наиболее распространенных религиозных течений (Вилли К., 1998; Найдым В.А., 2004).

Благодаря широкому и быстрому признанию дарвинизма, уже к середине 60 годов XIX века креационизм утратил свое значение в биологии и сохраняется главным образом в философских и религиозных доктринах. К настоящему времени креационизм претерпел определенные изменения. Сейчас креационистами предпринимаются попытки ассимилировать идею эволюции с теологической концепции о Боге как изначальной причине концепции цели органической эволюции. Современные сторонники креационизма утверждают, что теория эволюции - лишь одно из возможных объяснений существования органического мира, не имеющего фактического обоснования и поэтому сходна с религиозными концепциями.

Не исключено, конечно, что жизнь возникла вовсе не на Земле, а занесена с других планет. Согласно гипотезе вечной жизни, завоевавшей популярность в XX в., жизнь могла распространиться от одной галактики к другой в виде спор микроорганизмов или растений с метеоритами и космической пылью (теория *Панспермии*). Однако до сих пор нет достоверных фактов, подтверждающих вне-

земное происхождение микроорганизмов найденных в метеоритах. Высказывается мнение некоторыми учеными, что Земля и, возможно, другие первоначально лишённые жизни планеты могли быть намеренно наделены жизнью какими-то разумными существами - обитателями тех районов Вселенной, которые в своём развитии опередили нашу цивилизацию на миллиарды лет. Гипотезы эти в настоящее время нет возможности ни подтвердить, ни опровергнуть (Пехов А.П., 1993; Ярыгин В., 2003).

Таким образом, в основе материалистического подхода лежит представление о том, что живое может возникнуть из неживого на основе развития, движения материи под влиянием естественных факторов на любой планете Вселенной, где есть подходящие условия.

Отрицание факта самозарождения жизни в настоящее время на Земле не противоречит представлениям о принципиальной возможности развития жизни в прошлом из неорганической материи. На определенной стадии развития неорганической природы жизнь возникла как результат естественных процессов.

С глубокой древности и до наших дней людей волнует вопрос происхождения жизни на Земле. Общий уровень знаний в Древнем Мире был невысок, господствовавшие в то время представления отличались своей фантастичностью. Особенно это относится к такому явлению, как размножение (Вилли К., 1998). На протяжении тысячелетий люди верили в возможность самопроизвольного зарождения жизни, считая его обычным способом появления живых существ из неживой материи. Так, греческий философ Эмпедокл (V в. до н. э.) приписывал деревьям способность нести яйца. Незнание способов размножения многих животных и растений служило, по видимому, причиной того, что для них считалась возможной способность возникновения живых существ из мертвых остатков или из неорганических веществ. По мнению многих ученых Средневековья, рыбы могли зарождаться из ила, черви - из почвы, мыши - из тряпок, мухи - из гнилого мяса. Идея самопроизвольного зарождения господствовала в умах длительное время и направляла средневековых алхимиков на поиски рецепта искусственного превраще-

ния неживого вещества в живую материю. Сюда относятся рецепты приготовления мышей из пшеницы при помощи «фермента», исходящего от грязной рубашки; приготовление человека из гниющих жидкостей человеческого тела - мочи и крови, а также многие другие.

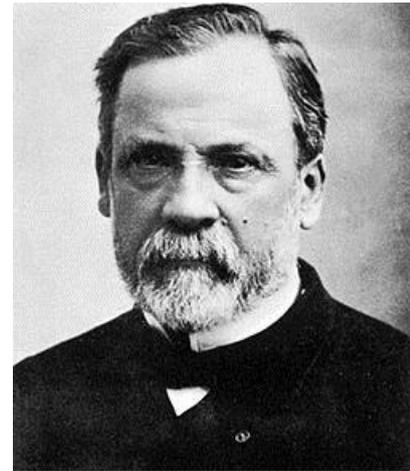
Оценивая взгляды выдающихся деятелей прошлого, заключает А.В.Яблоков (1989), доктрина самозарождения не подвергалась сомнению вплоть до середины XVII века.

В более позднее время открытие микроскопа расширило представления о строении организма и показало сложность строения таких существ, как, например, насекомые, которые до того причислялись к простейшим организмам. Согласно этому была взята под сомнение и сама возможность их зарождения из неживого (Руттен М., 1973).

В XVII веке итальянский ученый Франческо Реди (цитируется по Берналу Д., 1969) экспериментально показал невозможность самозарождения живого в современных условиях. В нескольких стеклянных сосудах он поместил кусочки мяса, часть из них он оставил открытыми, а часть прикрыл и показал, что при этом на мясе не появляется личинок мясной мухи, которая обычно откладывает оплодотворенные яйца на гниющем мясе. Личинки мух появились только в открытых сосудах, в закрытых их не было. Таким образом, и для этих насекомых оказался справедливым принцип «все живое - из живого». Чрезвычайно важны в этом отношении взгляды английского ученого В. Гарвея (XVI в.). Ему принадлежит большая работа по размножению, в которой он провозгласил принцип «все живое - из яйца». Правда, и Гарвей отдал дань представлениям своей эпохи, допуская возможность самозарождения для таких животных, как насекомые или черви (Руттен М., 1973).

Благодаря микроскопу было открыто существование огромного числа мельчайших живых организмов, организованных еще проще, чем насекомые, черви и другие из ранее известных животных. К этому списку следует добавить еще и микроорганизмы, в огромных количествах заселяющие органические растворы и вещества, которые тоже наделяли способностью к самозарождению.

Серьёзное поражение воззрениям о самозарождении в существующих условиях нанесли блестящие исследования французского микробиолога Луи Пастера, проведенные в семидесятых годах XIX столетия (Вилли К., 1998). Л. Пастер придал своим заключениям исключительную убедительность благодаря прекрасно задуманным и осуществленным им экспериментам. Он сумел не только доказать правильность положения о невозможности постоянного самозарождения живых организмов, но и выявить ошибки его противников и вскрыть причины отдельных неудач его предшественников.



Луи Пастер
(1822 – 1895)

Л. Пастер заполнял баллон питательной средой, а шейке колбы придал S-образную форму (рис.8). Кипячением из баллона выгонялся воздух, который при остывании жидкости возвращался обратно. Микроорганизмы из воздуха при этом оседали на изгибе шейки, и жидкость в баллоне оставалась стерильной неопределенно долго. Стоило только отрезать шейку колбы, как через несколько дней в жидкости появлялись бактерии. Появления их можно было также добиться, наклоняя баллон и смывая микроорганизмы, осевшие в изгибе трубки.

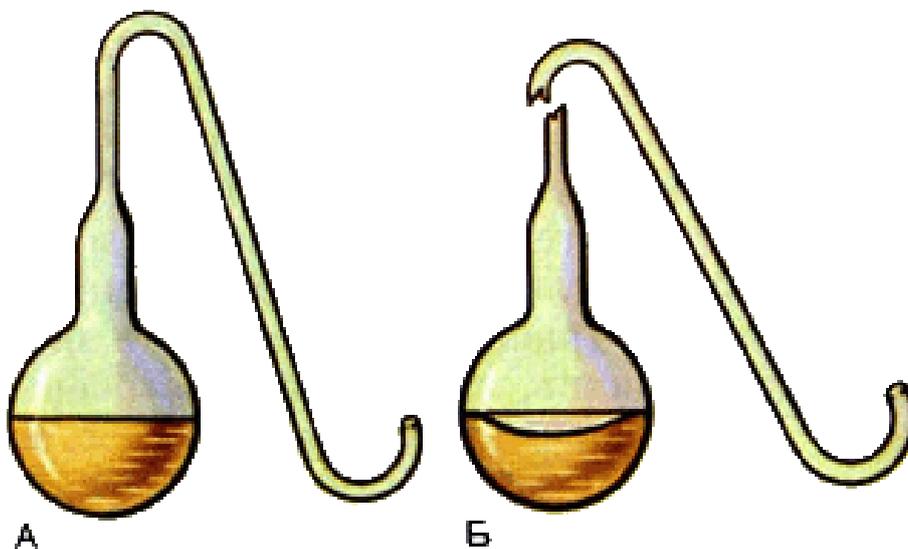


Рис. 8. Опыты Луи Пастера (1862 г.)

Вопрос о происхождении жизни, однако, не был решен опытами Пастера - он был только заново поставлен, но на этот раз вполне научно. Тому способствовали расширение и углубление представлений о жизни, особенно учение о клетке как основе жизни, и развитие физико-химических наук. После изящно проведенных опытов Л. Пастером, вопрос о самозарождении микроорганизмов и других наиболее просто устроенных существ в современных условиях, их развитие в более сложные организмы больше не возникает. Вопрос этот переносится на клетку с ее сложным химическим составом и строением. Проблема получает расширенную формулировку, ибо ставится вопрос не только о происхождении и о воспроизведении простейших клеток, но и о возможности ее искусственного создания из неорганических веществ. Работы Л. Пастера явились переломным моментом в истории учения о происхождении жизни. Вопрос о самозарождении в том виде, в каком он был поставлен, разрешился в отрицательном смысле, и принцип «все живое - из живого» для всех известных существ на Земле стал по праву считаться справедливым, не знающим ни одного исключения.

Однако отрицание факта самозарождения жизни в настоящее время не исключает принципиальной возможности развития жизни в прошлом из неорганической материи.

Не исключено, конечно, что жизнь возникла вовсе не на Земле, а занесена с других планет. Согласно гипотезе вечности жизни, завоевавшей популярность в XIX в., жизнь могла распространяться от одной галактики к другой в виде спор микроорганизмов, растений. Кроме того, по мнению некоторых ученых Земля и, возможно, другие первоначально лишенные жизни планеты могли быть намеренно наделены жизнью какими-то разумными существами - обитателями тех районов Вселенной, которые в своем развитии опередили нашу цивилизацию на миллиарды лет. Эти гипотезы в настоящее время нет возможности ни подтвердить, ни опровергнуть.

Гипотезы о самозарождении жизни на Земле в прошлом в результате естественных процессов развития неорганической природы развивали в своих трудах немецкий ученый Э. Флюгер (1875),

английские Дж. Эллин (1899), Дж.Холдейн (1920), О.Бернал (1901), русский учёный А.И. Опарин (1924) и другие.

2.2 Современные представления о возникновении жизни на Земле



**Александр Иванович
Опарин**
(1894 – 1980)

В 20-е годы XX в. русский ученый Александр Иванович Опарин и англичанин Джон Холдейн (цит. по А.П. Пехову, 1993) высказали аргументированные предположения о самопроизвольном зарождении жизни из неорганической материи.

Теория о происхождении жизни на Земле, впервые предложенная в 1924 г. А.И. Опариным (1894-1980 гг.) в его книге «Происхождение жизни», получила широкое признание в научных кругах. В дальнейшем эта теория подверглась неоднократным уточнениям со стороны её автора. Большой вклад в её развитие внесли и многие другие ученые. В соответствии с теорией А.И. Опарина (1966, 1977), жизнь является результатом исторического односторонне направленного развития в виде постепенного усложнения органических субъединиц и развития их в сложные системы, обладающие свойствами живого.

По мнению А.И. Опарина жизнь развивалась по схеме, представленной на рисунке 9.

По теории А.И. Опарина (1922-1929 г.) жизнь на Земле сформировалась в первичном океане. Водород под воздействием космических излучений образовал водородные соединения плюс азотистые соединения, в результате чего образовались простые белки, которые концентрировались в более сложные комплексы, которые называются коацерваты. Превращения пробиотических структур

(пробионтов) в примитивные организмы произошло с окончательным высыханием мелководий.

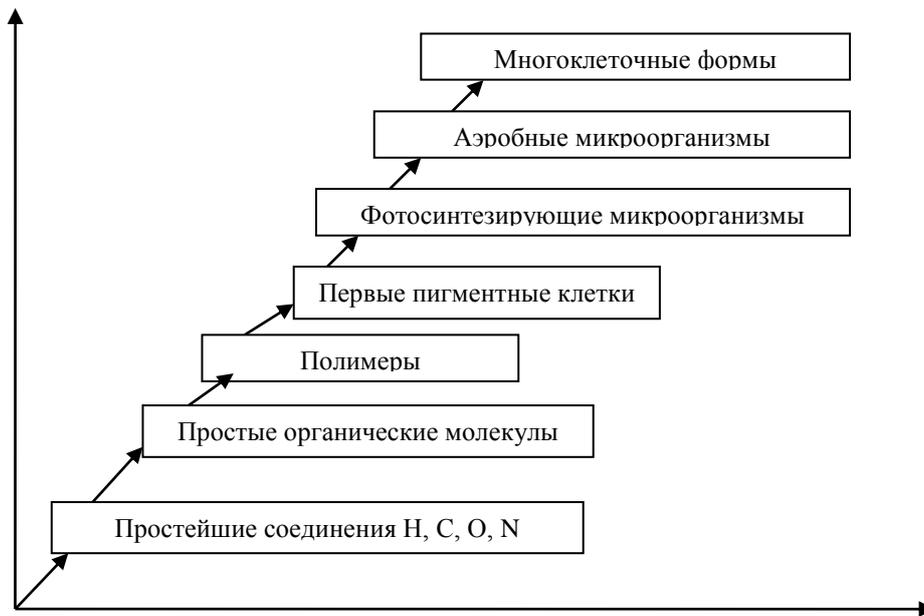


Рис. 9. Схема развития жизни на Земле

Близкие взгляды развивал также английский ученый Джон Бернал (1901-1971), который полагал, что неорганические ортофосфаты, аммиак, сероводород и что первичный синтез органических соединений заключается в образовании очень простых молекул (состоящих из трех-шести атомов) из воды, метана и аммиака. В последующем в результате полимеризации возникли более сложные структуры, связанные с клеточной организацией. По Д. Берналу (1969) возникновение жизни шло по схеме атом - молекула - мономер - полимер - организм. Но, в отличие от А.И. Опарина, он считал, что конденсация органических молекул происходила не путем образования коацерватов, а путем абсорбции первых полимеризованных структур на минеральных частицах, причем это происходило не в океане, а в илистых пластах под водой, в попеременно сухих и влажных пластах земли.

К настоящему времени учеными предложены более или менее вероятные объяснения, каким образом в первичных условиях Земли из неживой материи постепенно, шаг за шагом, развились разнооб-

разные формы жизни. Более того, достоверность этих гипотетических путей удалось в какой-то мере подтвердить экспериментально. Так, американский ученый Стенли Миллер в 1953 г., пропуская электрический разряд через нагретую смесь, состоящую из метана, водорода, аммиака и водяных паров, моделирующую древнюю атмосферу, а затем, охлаждая водяные пары (имитируя осадки), он получил абиогенным путем аминокислоты (глицин и аланин), альдегиды, молочную, уксусную и другие кислоты (рис. 10). Другие ученые, используя ионизирующее, ультрафиолетовое излучение и тепло, получили и доказали возможность абиогенного образования других аминокислот, азотистых оснований и полисахаридов.

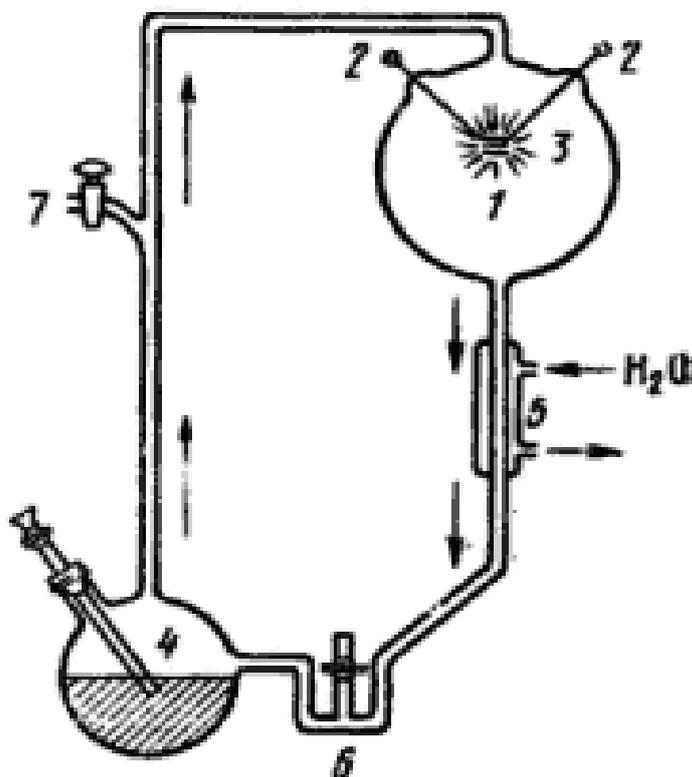


Рис. 10. Схема прибора С. Миллера:

1 - реакционная колба; 2 - вольфрамовые электроды; 3 - искровой разряд; 4 - колба с кипящей водой; 5 - холодильник; 6 - ловушка; 7 - кран, через который в аппарат попадает газовая смесь (по О. Солсбриг, 1982)

Считается, что Солнце и планеты солнечной системы образовались примерно 4,5 -5,0 млрд. лет назад из диффузного газопылевого облака, конденсировавшегося под действием сил гравитации. Первичная атмосфера Земли состояла, вероятно, главным образом из водяных паров, H_2 и CO_2 с небольшой примесью других газов (NH_3 , CH_2 , CH_4 , H_2S) при почти полном отсутствии O_2 (практически весь кислород, содержащийся в атмосфере в настоящее время, является продуктом фотосинтеза). Предполагают, что эта восстановительная атмосфера Земли стала местом абиогенного синтеза простейших органических соединений (мономеров), предшественников биологических макромолекул и живого вещества.

В отсутствии кислорода, который мог бы разрушить органические соединения, а также живых организмов, которые могли использовать их в качестве пищи, они накапливались в Мировом океане и быстро эволюционировали. По палеонтологическим данным история жизни на Земле началась около 4,0 млрд. лет назад. Следовательно, процесс образования примитивных живых существ по космическим масштабам шёл относительно быстро. Ускорению процесса, по мнению В.Н. Ярыгина с соавторами (2007), могло способствовать и то, что простейшие органические вещества были из нескольких источников: абиогенно образовавшиеся в первичной атмосфере и, в то же время, поступившие с космической и вулканической пылью осевшей на поверхность. Подсчитано, что Земля, проходя через пылевидное облако в течение 1 млрд. лет, могла получить с космической пылью 10 млрд. т органического материала. Это всего в 300 раз меньше суммарной биомассы современных наземных организмов (3×10^{12} т). Вулкан за одно извержение выбрасывает до 1000 т органических веществ.

Самой элементарной единицей организации материи, наделенной жизнью, является клетка. Другими словами, жизнь проявляется лишь по достижении особого уровня организации материи, возникающей в результате эволюции от неклеточного состояния (элементы, молекулы, надмолекулярные комплексы) до такой степени сложности, которой обладают клетки. Поэтому жизнь имеет

свою историю, начавшуюся по палеонтологическим данным 4,0 млрд. лет назад.

Имея ряд доказательств, теория А.И. Опарина в наше время оказалась фундаментальной основой в формировании дальнейших представлений о происхождении жизни. С ней не согласны лишь «научные» креационисты, которые считают, что Земля возникла 10000 лет назад и имеет сверхъестественное происхождение. Они считают также, что 10000 лет назад появились растения и животные в современном виде и что их происхождение является тоже сверхъестественным. Однако как и всякая другая научная теория, теория А.И. Опарина непрерывно подвергается совершенствованию. В частности, в последние годы стали появляться новые научные данные, на основе которых сложилось новое представление о том, что жизнь возникла не в океане и не в мелководье, как полагали А.И. Опарин и Дж. Холдейн, а в геотермальных источниках в раннем периоде (в архее) истории Земли и что первыми полимерами были молекулы РНК. Понимание РНК в качестве первого биологического полимера (по времени возникновения) означает совершенно новое представление, а именно: жизнь началась с РНК. Предполагают, что местами абиогенной поликонденсации азотистых оснований РНК (формирование цепей РНК) могли служить такие полимеры, как цеолиты, характеризующиеся трехмерной сетчатой структурой. Эти минералы могли быть катализаторами. Катализирующими свойствами обладала их поверхность, сходная с белками-ферментами, появившимися значительно позднее. Располагаясь в трещинах вулканических пород вблизи геотермальных источников, цеолиты «плавали» в горячих растворах (40°C) с высоким содержанием метана, аммиака, фосфатов и рН порядка 8,0 катализируя при этом сборку олигонуклеотидов в РНК. В последующем молекулы РНК развивались в самореплицирующиеся структуры, которые затем стали изолированными от цеолитов. Наконец, они объединились с липидами, что способствовало подготовке их к жизни в океане, где завершалось образование первичных жизненных форм.

Существуют взгляды на то, что жизнь началась с РНК, получивших название рибозимов. Они могут кодировать информацию в наследуемой форме и катализировать химические реакции в отсутствие белков. В частности, известны рибозимы, которые действуют как олигонуклеотидные лигазы, полинуклеотидные киназы и изомеразы, а также обладают способностью катализировать реакции алкилирования. Исходя из данных, в соответствии с которыми молекулы РНК обладают как информативными свойствами, так и способностью катализировать довольно широкий набор реакций, стали предполагать, что они обеспечили метаболизм еще до появления белкового синтеза, собирая себя самостоятельно в нуклеотидном бульоне. В пользу этого предположения свидетельствуют данные об образовании цитозина в результате реакции цианоацетальдегида в концентрированном растворе мочевины (условия испаряющихся лагун или высыхающих побережий на ранних этапах развития Земли).

Первичные молекулы РНК развивались затем в самореплицирующиеся структуры благодаря мутации и рекомбинации.

Следующим шагом было образование более крупных полимеров из малых органических мономеров, опять же без участия живых организмов. Американский ученый С.Фокс в результате нагревания смеси аминокислот получил полипептиды различной длины. Они были названы протеиноидами, то есть белковообразными веществами. Так же были получены полинуклеотиды при нагревании смеси нуклеотидов в присутствии фосфатов. Видимо, на первобытной Земле образование таких протеиноидов и полинуклеотидов со случайной последовательностью аминокислот или нуклеотидов могло происходить при испарении воды в водоемах, оставшихся после отлива. Если полимер образовался, он способен влиять на образование других полимеров. Некоторые протеиноиды способны, подобно ферментам, катализировать определенные химические реакции. Именно эта способность, вероятно, была главной чертой, определившей их последующую эволюцию.

Эксперименты показывают, что один полинуклеотид, возникший из смеси нуклеотидов, может служить матрицей для синтеза другого.

Многие ученые (Long J., 1995; Жученко А.А., 2003; Ярыгин В., и др., 2003), считают, что специфическое спаривание комплементарных нуклеотидов, вероятно, сыграло решающую роль в возникновении жизни.

В результате спаривания комплементарных нуклеотидов в цепи ДНК - подобного полинуклеотида молекула принимает определенную трехмерную конфигурацию в растворе. От нее зависят стабильность и способность к размножению.

Такие полинуклеотиды содержат определенную информацию в виде последовательности нуклеотидов и обладают пространственной структурой, обуславливающей их функции и реакцию на внешние условия. Возникшие саморегулирующие молекулы, обладающие информационными и функциональными свойствами, уже были подвержены действию естественного отбора. По мнению учёных-эволюционистов они считаются необходимой предпосылкой эволюционного процесса. Можно предположить, что РНК-подобные полинуклеотиды со временем приобрели способность направлять сборку белков, а белки, в свою очередь, стали катализировать синтез новых копий РНК с большей эффективностью. Полинуклеотиды, способствующие синтезу определенных полипептидов, должны были получать большее преимущество в эволюционном процессе. Возникновение белкового синтеза, контролируемого нуклеиновыми кислотами, несомненно, явилось наиболее важным этапом возникновения жизни на Земле.

Эволюционное развитие столь сложного механизма еще недостаточно выяснено, хотя отдельные элементы уже складываются в определенную картину. Между нуклеиновыми кислотами и белковыми соединениями постепенно сформировалась своеобразная специализация. Белки стали обеспечивать синтез новых нуклеиновых кислот, новых белков и других веществ, перераспределять энергию, необходимую для протекания биосинтетических реакций и прочее, то есть осуществлять фенотипическое выражение генетической

информации, а нуклеиновые кислоты обеспечивали этот процесс необходимой информацией. В дальнейшем роль первичного носителя генетической информации перешла с РНК на ДНК. Двухцепочечное строение ДНК обеспечивает большую стабильность генетической информацией, а также и функционированию механизма репарации. За РНК закрепилась роль «посредника»: она переносит информацию от ДНК к белку. Все ныне существующие живые организмы (вирусы, прокариоты) характеризуются именно таким направлением потока информации. Модели требующие, чтобы поток информации был направлен от примитивных белков к примитивным нуклеиновым кислотам, кажутся менее правдоподобными.

В экспериментах А.И. Опарина и С. Фокса было показано, что если смешать в водной среде различные виды полимеров, то они могут объединяться и образовывать более сложные агрегаты из разных молекул. Подобные комплексы органических полимеров в определенной степени обладают главными свойствами современных клеток. В ряде случаев липиды образуют на поверхности клеток оболочки, они способны избирательно поглощать вещества из окружающей среды и катализировать различные химические реакции, стабилизировать внутренние полимеры, а при достижении слишком больших размеров - распадаться на более мелкие фрагменты. Эксперименты Опарина и Фокса показывают, в какой мере поведение, напоминающее жизненные процессы, обусловлено физико-химическими особенностями. Разумеется, в этих экспериментах мы находим лишь аналогию живого.

В течение эволюции преимуществом должны были обладать комплексы молекул, в которых связи между нуклеиновыми кислотами и белками проявлялись более отчетливо.

Взаимодействие различных по особенностям агрегатов молекул со средой, различающейся содержанием в ней свободных молекул, могло создать необходимые условия для естественного отбора. Под его действием системы, оказавшиеся более удачными по своим свойствам, а также способные к более совершенному размножению, стали преобладать над другими. Для отбора молекул нуклеиновых кислот, по особенностям кодируемых ими белков необходи-

мо, чтобы их комплекс находился в ограниченном белковом отсеке, обеспечивающем преимущественное использование этих белков для внутренних нужд. Поэтому, возникновение контролируемого нуклеиновыми кислотами белкового образования в наружной мембране следует считать важным событием в эволюции жизни. Полагают, что формирование первых клеток произошло тогда, когда молекулы липидов в водной среде случайно образовали мембранные структуры, заключавшие в себе смесь самовоспроизводящихся молекул нуклеиновых кислот и белков.

Жизнь возникла не тогда, когда образовались пусть даже очень сложные органические соединения (молекулы ДНК, АТФ, сложные белки, липиды и др.), а тогда, когда начал действовать механизм матричного синтеза и *самовоспроизведения*, а также по достижении особого уровня организации материи с возникновением мембран и перехода от неклеточного состояния химически сложных протобионтов к формированию такой степени сложности структур, которыми обладают примитивные клетки. Самой существенной элементарной единицей организации материи является клетка. Именно поэтому завершение процесса биогенеза связано с возникновением у более стойких коацерватов способности к самовоспроизведению составных частей, генетического кода, с переходом к матричному синтезу белка, характерному для живых организмов. В ходе предбиологического отбора наибольшие шансы на сохранение имели те коацерваты, у которых способность к обмену веществ сочеталась со способностью к самовоспроизведению и образованию оболочки, отграничивающей её от абиогенной среды.

Переход к матричному синтезу белков был величайшим качественным скачком в эволюции материи. Однако механизм перехода пока не ясен. Основная трудность здесь состоит в том, что для удвоения нуклеиновых кислот нужны ферментные белки, а для создания белков - нуклеиновые кислоты.

В дальнейшем предбиологический отбор коацерватов, по-видимому, происходил в нескольких направлениях. Во-первых, в направлении выработки способности накапливать белковоподобные полимеры, ответственные за ускорение химических реакций. В

результате строения нуклеиновых кислот изменялось в направлении преимущественного «размножения» систем, в которых удвоение нуклеиновых кислот осуществлялось с участием ферментов.

Во-вторых, в системе коацерватов происходил и отбор самих нуклеиновых кислот по наиболее удачному сочетанию последовательности нуклеотидов. На этом пути формировались гены. Самовоспроизводящиеся системы со сложившейся стабильной последовательностью нуклеотидов в нуклеиновой кислоте уже могут быть названы живыми.

Знания условий, которые способствовали возникновению жизни на Земле, позволяют понять, почему в наше время невозможно появление живых существ из неорганических систем. В современную эпоху отсутствуют условия для синтеза и усложнения органических веществ. Возникшая на Земле жизнь преобразовала условия, которые сделали невозможным ее появление. Теперь новые живые существа появляются только вследствие размножения.

2.3 Основные факторы эволюции

2.3.1 Молекулярно-генетические и физиологические основы эволюции

Представление о развитии жизни на Земле отражены в теории эволюции. *Биологическая эволюция*, по выражению С.Г. Инге-Вечтомову (1989) – это процесс изменения и дивергенции биологических форм во времени. Это наука о причинах, движущих силах, механизмах и общих закономерностях необратимого процесса исторического изменения живого.

Термин «эволюция» может означать как сам процесс, так и его результат.

В задачи современной эволюционной теории входят:

- установить факт изменения форм жизни во времени (факт эволюции в прошлом);

- установить механизмы эволюционных изменений (мутации, рекомбинации, поток генов и пр.);
- показать эволюцию в действии, эволюционные процессы происходящие в настоящее время.

Следует отметить, что эволюционное учение не догма. Оно находится в постоянном развитии. В современных научных дискуссиях обсуждается не сам факт существования эволюции, а то, каким путем она происходит.

Современная теория эволюции представляет собой синтез достижений биологии, морфологии, дарвинизма, генетики, биохимии, физиологии, экологии, биоценологии, систематики и других наук. В настоящее время революционизирующее влияние на эволюционное учение оказывает бурный рост знаний об организации и функционировании геномов организмов на молекулярном, хромосомном и надхромосомном уровнях.

Эволюционные процессы, в зависимости от их масштаба, подразделяют на микро- и макроэволюционные. *Микроэволюционные процессы* представляют собой начальные, пусковые этапы эволюционных преобразований и разыгрываются на уровне популяций и вида. *Макроэволюционные изменения* наступают как результат микроэволюционных процессов. Они проявляются на уровне межвидовых различий и на более высоких таксономических уровнях (Кайданов Л.З., 1996).

С позиции современного эволюционного учения главными факторами эволюции являются ненаправленные мутации и естественный отбор. Совокупность этих факторов необходима и достаточна для осуществления эволюционного процесса. Открытия в молекулярной генетике привели ученых к мысли о том, что естественный отбор действует на молекулярно-генетическом уровне.

Из многочисленных *мутаций* - элементарного эволюционного материала - естественный отбор поддерживает и формирует такие комбинации генов, признаков и свойств у организмов, которые ведут к возникновению адаптаций (приспособлений) к условиям внешней среды.

Таким образом, в результате воздействия факторов среды на

организмы (фенотипы) отбираются не отдельные признаки и аллели, а целые генотипы, обладающие определенной нормой реакции. Первичные эволюционные изменения проявляются на уровне свободно размножающихся групп организмов – популяций. Эволюционируют не особи, а группы особей, составляющие популяцию. Популяции являются *элементарными структурными единицами* эволюции. В генетическом отношении эволюция сводится к направленным изменениям генофондов популяций (микроэволюция). В рамках синтетической теории эволюции *элементарным эволюционным событием* (явлением), с которого начинается видообразование, является *изменение частот аллелей и генов*, то есть изменение генетического состава популяции. Совокупность единиц наследственности (генов) во всех аллельных формах в гаметах организмов, составляющих популяцию, представляют *пул генов*, а совокупность всех генотипов в популяции называют их *генофондом*. Событие и процессы, приводящие к изменению генофондов популяции, называют *элементарными эволюционными факторами*.

В зависимости от характера изменений условий среды на популяцию могут действовать разные формы отбора – движущий, дизруптивный (разрывающий) и стабилизирующий. Отбор действует на всех стадиях онтогенеза особей данного вида. *Филогенез представляет собой генетический ряд онтогенезов*. Макроэволюция – результат интеграции микроэволюционных процессов в исторической перспективе. Успехи популяционной генетики имеют принципиальное значение для построения современной эволюционной теории. По мнению Н.П. Дубинина (1976) идею о ведущей роли генетических процессов в популяциях в эволюции видов заложили С.С. Четвериков, Р. Фишер, С.Райт, Дж. Холдейн и другие. Непосредственная заслуга в объединении представлений гене-



**Сергей Сергеевич
Четвериков**
(1880 – 1959)

тиков и эволюционистов дарвинской школы принадлежит по праву С.С. Четверикову (Кайданов Л.З., 1996).

Сергей Сергеевич Четвериков в 1926 г. выступил со статьей, в которой утверждалось, что источником наследственной изменчивости являются мутации, которые могут затрагивать любые признаки и свойства организма без всяких исключений и, что уже в самом механизме свободного скрещивания заложены предпосылки закономерного распределения в популяции частот встречаемости генотипических классов, которые подчиняются, так называемому правилу Харди, выведенному С. Харди в 1908г. Популяция как губка впитывает все новые и новые наследственные изменения, поэтому под покровом доминантности на фоне общего фенотипического единообразия должно идти накопление в высоких концентрациях разнообразных рецессивных мутаций. Фенотипическое выражение каждой мутации зависит от генотипической среды популяции, которая развивается исторически и складывается под контролем отбора, определяя взаимодействия генов и эффекты плейотропии – множественного действия отдельных генов.

Популяции испытывают постоянное движение в генетической структуре. Использование формулы Харди-Вайнберга позволяет рассчитать генетический состав популяций в данный момент и определить тенденции его изменений в ряде поколений.

В процессах эволюции и селекции происходит преобразование наследственности видов, пород и сортов. Эти процессы совершаются через изменение генетических структур популяций. К настоящему времени установлено, что изменение генетических структур популяции зависит от многих факторов (Дубинин Н.П., 1967).

2.3.2 Основные факторы эволюции

Частота какого-либо гена, а точнее аллеля, зависит от двух групп различных факторов (рис. 11).

Рассмотрим значение основных факторов в эволюционном процессе.

Такие факторы, как мутационный процесс, рекомбинация, по-

ток генов и нарушения расщепления, повышают изменчивость популяции. Другие факторы – отбор и дрейф генов – снижают изменчивость. Взаимодействие между этими факторами может привести к тому, что в новом поколении генные частоты будут другими.

Мутационный процесс. *Мутация* – это изменение, затрагивающие последовательность нуклеотидов или их число в молекуле ДНК и создающие, тем самым, новые аллели. Мутации могут изменять отдельные гены, целые хромосомы, или их число.



Рис. 11. Факторы эволюции (по Солсбриг О. и Солсбриг Д., 1982)

Мутационный процесс – основа возникновения на гетерозиготности популяций, который играет важную роль в эволюции, так как в его процессе создается исходный материал для естественного отбора. Мутации присущи всем живым организмам. Мутации вызывают чрезвычайно разнообразные изменения признаков. Большинство из мутаций вредны для организма, так как часто мутационный ген может обусловить наследственные заболевания, уродство и даже гибель развивающегося организма. Очень редко возникают полезные мутации, улучшающие те или иные свойства. Такие мутации дают материал для естественного и искусственного отбора, являясь необходимым условием адаптивной эволюции. Изменения наследственного материала половых клеток в виде генных, хромосомных и геномных мутаций происходят постоянно. Особое место принадлежит *генным мутациям*. Они приводят к возникновению серий аллелей и, таким образом, к разнообразию содержания биологической информации.

Вклад мутационного процесса в видообразование носит двойной характер. Изменяя частоту одного аллеля по отношению к другому, он оказывает на генофонд популяции прямое действие. Еще большее значение имеет формирование за счет мутантных аллелей резерва наследственной изменчивости. Это создает условия для варьирования аллельного состава генотипов организмов в последовательных поколениях путем комбинативной изменчивости. Благодаря мутационному процессу поддерживается высокий уровень наследственного разнообразия природных популяций. Совокупность аллелей, возникающих в результате мутаций, составляет исходный *элементарный эволюционный материал*. В процессе видообразования он используется как основа действия других элементарных эволюционных факторов.

Хотя отдельная мутация – событие редкое, общее число мутаций значительно. Допустим, что некая мутация возникает с частотой 1 на 100 000 гамет, количество локусов в геноме составляет 10

000, численность особей в одном поколении равна 10 000, а каждая особь производит 1000 гамет. При таких условиях по всем локусам за поколение в генофонде произойдет 10^{10} мутаций. (Ярыгин В.Н. и др., 2007).

В результате мутаций в абсолютном большинстве локусов возникают рецессивные гены. Благодаря тому, что рецессивные мутантные аллели в генофонде популяции сохраняются в гетерозиготах по соответствующему локусу, достигается тройственный положительный результат:

1) исключается непосредственное отрицательное влияние мутантного аллеля на фенотипическое выражение признака, контролируемого данным геном;

2) сохраняются нейтральные мутации, не имеющие приспособительной ценности в настоящих условиях существования, но которые смогут приобрести такую ценность в будущем;

3) накапливаются некоторые неблагоприятные мутации которые в гетерозиготном состоянии нередко повышают относительную жизнеспособность организмов (эффект гетерозиса).

Таким образом, создается резерв наследственной изменчивости популяции (Ярыгин В.Н. и др., 2007).

Доля полезных мутаций мала, однако их абсолютное количество в пересчете на поколение или период существования вида может быть большим. Допустим, что одна полезная мутация приходится на 1 млн. вредных. Тогда в рассматриваемом выше примере среди 10^4 будет полезной. За время существования вида его генофонд обогатится 10^4 полезными мутациями.

Мутационный процесс, выполняя роль элементарного фактора, происходит постоянно на протяжении всего периода существования жизни, а отдельные мутации возникают многократно у разных организмов. Генофонды популяций испытывают непрерывное *давление мутационного процесса*. Это обеспечивает накопление мутаций, несмотря на высокую вероятность потери в ряду поколений единичной мутации.

Популяционные волны. *Популяционными волнами* или *волнами жизни* (С.С. Четвериков) называют периодические или апе-

риодические колебания численности организмов в природных популяциях. Это явление распространяется на все виды животных и растений, а также на микроорганизмы. Причины колебаний часто имеют экологическую природу. Так, размеры популяций «жертвы» (зайца) растут при снижении давления на них со стороны популяций «хищника» (рыси, лисицы, волка). Отмечаемое в этом числе увеличение кормовых ресурсов способствует росту численности хищников, что в свою очередь, интенсифицирует истребление жертвы.

Вспышки численности организмов некоторых видов, наблюдавшиеся в ряде регионов мира, были обусловлены деятельностью человека. В XIX-XXвв. это относится к популяциям кроликов в Австралии, домовых воробьев в Северной Америке, канадской элодеи в Евразии, сибирской косули в Амурской области.

Масштабы колебаний численности организмов разных видов варьируют в широких пределах.

Изменение генофондов популяций происходит как на подъеме, так и на спаде популяционной волны. При росте численности организмов наблюдается *слияние ранее разобщенных популяций и объединение их генофондов*. В результате такого слияния возникают новые генофонды с измененными по сравнению с исходными частотами аллелей. В условиях возросшей численности *интенсифицируются межпопуляционные миграции особей*, что также способствует перераспределению аллелей. Рост количества организмов обычно сопровождается расширением занимаемой территории.

На гребне популяционной волны некоторые группы *переселяются за пределы ареала вида и оказываются в необычных условиях существования*. В таком случае они испытывают действие новых факторов естественного отбора. Повышение концентрации особей в связи с ростом их численности *усиливает внутривидовую борьбу за существование*.

При спаде численности наблюдается распад крупных популяций. Возникающие малочисленные популяции характеризуются измененными генофондами. В условиях массовой гибели организмов редкие мутантные аллели могут быть генофондом потеряны.

При сохранении редкого аллеля его концентрация в генофонде малочисленной популяции автоматически возрастает. На спаде волны жизни часть популяций, как правило, небольших по размерам, остается за пределами обычного ареала вида. Чаще они, испытывая действие необычных условий жизни, вымирают. Реже, при благоприятном генетическом составе, такие популяции переживают период спада численности. Будучи изолированными от основной массы вида, существуя в необычной среде, они нередко являются родоначальниками новых видов.

Популяционные волны – это эффективный фактор преодоления генетической инертности природных популяций. Вместе с тем, их действие на генофонды не является направленным. В силу этого они, так же как и мутационный процесс, подготавливают эволюционный материал к действию других элементарных эволюционных факторов. (В.Н.Ярыгин и др., 2007)

Естественный отбор. *Естественный отбор*, или дифференциальное размножение и выживание фенотипов, представляет главный способ изменения генных частот и адаптационной изменчивости организмов. Действие естественного отбора проявляется в пределах популяции, но объектами приложения естественного отбора являются отдельные мутантные особи, которые являются элементарным материалом, на котором работает естественный отбор. Отбор осуществляется исключительно по фенотипу.

Специфика действия естественного отбора определяется тем, что организмы, которым благоприятствует отбор, характеризуются большей эффективностью размножения и, следовательно, большей приспособленностью. *Приспособленность* – это интегральная функция отклика

$$W(x) = f(Q, F, X, Y, Z, \dots, t),$$

где f – интегральная функция; Q – выживаемость; F – потенциальная или фактическая плодовитость (рождаемость); X, Y, Z, \dots – прочие факторы, например, успех в размножении (половой отбор) и неслучайное образование брачных пар, наличие заботы о потомстве и внутривидового альтруизма (родственный отбор), зависимость

приспособленности от частоты генотипа (частотно-зависимый отбор); t – влияние фактора времени.

Все перечисленные факторы сложным образом взаимодействуют между собой.

Естественный отбор – это направленный фактор эволюционного процесса, движущая сила эволюции.

Скорость, с которой снижается частота организмов – обладателей тех или иных генотипов, называют *коэффициентом отбора*. Отбор может действовать как против рецессивного, так и доминантного аллеля, в пользу или против гетерозигот.

Отбор в пользу гетерозигот часто называют *сверхдоминированием*, поскольку гетерозиготы превосходят по выживанию гомозигот. Обычно он завершается созданием устойчивого полиморфного равновесия в популяции.

Естественный отбор проходит в двух формах – *внутривидовой* и *межвидовой*. Внутривидовая борьба за существование является наиболее упорной, так как организмы одного и того же вида конкурируют за исходные условия существования (за свет, воду, места выпаса и охоты, самку и т.д.). Межвидовая борьба приобретает остроту у видов, обитающих в сходных экологических условиях.

Различают три основные формы естественного отбора:

1) *стабилизирующий*, способствующий сохранению среднего значения признака (теория стабилизирующего отбора разработана И.И.Шмальгаузенем).

Действие стабилизирующего отбора можно пояснить на некоторых примерах. Так, после снегопада и сильных ветров в Северной Америке было найдено 136 полуживых домовых воробьев (*Passer domesticus*): 72 из них выжили, а 64 погибли. У погибших птиц были очень длинные или очень короткие крылья. Особи со средними – «нормальными» - крыльями оказались более выносливыми.

Другой пример - размеры ушей у зайцев, являющихся важным органом регуляции теплоотдачи (рис. 12). От их размеров зависит количество теплового излучения. Большее количество зайцев име-

ют уши средних размеров, короткоухие погибают от перегревания, длинноухие - от переохлаждения.

Одним из результатов действия стабилизирующего отбора, по мнению А.В. Яблокова и А.Г. Юсуфова (2006), является – биохимическое единство («*биохимическая универсальность*») жизни на Земле. Так, аминокислотный состав низших позвоночных и человека почти один и тот же, почти одинаков состав ферментов у разных растений и т.д. Биохимические основы жизни, возникшие на заре биологической эволюции, оказались надежными для воспроизведения организмов независимо от уровня их организации. Об эволюции химического состава живых организмов нередко говорят как о «теме с небольшими вариациями», что порой даже используется для доказательства отсутствия отбора вообще. На самом деле в этом проявляется действие стабилизирующего отбора.

Стабилизирующая форма отбора в течение сотен тысяч и миллионов поколений оберегает виды от существенных изменений. Она действует до тех пор, пока условия жизни, при которых данный признак или свойство выработано, существенно не меняются. Стабилизирующая форма отбора оберегает норму от разрушающего влияния мутационного процесса. Без него не было бы устойчивости в живой природе. В этом состоит важная *консервативная роль естественного отбора*, необходимая также для сохранения и усиления результатов движущей формы отбора.

2) ***направленный***, или ***движущий***, способствующий непрерывному изменению признака в определенном направлении. Классическим примером движущей формы естественного отбора является так называемый индустриальный меланизм (темная окраска) у бабочки березовой пяденицы. Светлая ее форма мало заметна на деревьях вдали от города (на березах, покрытых лишайниками), где эта форма и преобладает. После того как около промышленных центров Англии исчезли лишайники на березах и сами стволы стали более темными, здесь стали преобладать темноокрашенные особи.

В каких случаях возникает движущий отбор?

1. При изменении условий внешней среды. Например, при использовании новых ядохимикатов возникает у растений и насекомых к ним устойчивость. Появление в сообществах новых видов без изменения границ популяционных ареалов – *insitu* («на старом месте»).

2. При транслокации популяций – выходе ее за пределы естественного ареала и попадания организма в новые условия – *exsitu* («на новом месте»).

3. При появлении новых признаков: за счет мутаций и рекомбинаций, либо при инвазии элементов чужеродных генофондов (в том числе, при ауткроссинге).

Почему мы редко наблюдаем движущий отбор?

1, Из миллионов популяций мы изучаем те, которые имеют важное значение для человека.

2. Мы изучаем признаки, которые имеют значение не для самих организмов, а для человека.

3. Мы изучаем признаки, которые легко выявляются.

4. Из многих тысяч признаков движущий отбор действует по немногим – лимитирующим – признакам.

5. Скорость эволюции (изменение частоты аллеля за поколение) максимальна при частотах аллелей близких к 0,5 (примерно 0,3 - 0,7). На ранних и поздних этапах эволюции скорость изменения генетической структуры популяции мала, а малые изменения частоты аллеля уловить трудно.

6. В популяциях с ограниченной численностью возникает дрейф генов, что затрудняет определение направления отбора.

В настоящее время практически все популяции живых организмов испытывают воздействие антропогенных агентов, и это воздействие зачастую бывает сильнее, чем воздействие естественных факторов. Следовательно, отбор, протекавший в течение сотен миллионов лет под воздействием естественных факторов, маскируется отбором под воздействием антропогенных агентов.

3) *дизруптивный*, или *рассекающий*, способствующий стабилизации крайних значений признака. Ч. Дарвин наблюдал эту форму отбора на океанических островах, на которых появились

бескрылые насекомые и насекомые с очень длинными крыльями. Насекомые со средними крыльями ветром сносились в море и погибали. Мадагаскарские тараканы, в отличие от американских блаберусов, совершенно не имеют крыльев, но цепкие лапки позволяют им подниматься даже по стеклянной вертикальной плоскости.

Другим примером дизруптивного отбора является создание на базе исходного шортгорнского скота двух пород: шортгорнов мясного направления продуктивности и молочных шортгорнов.

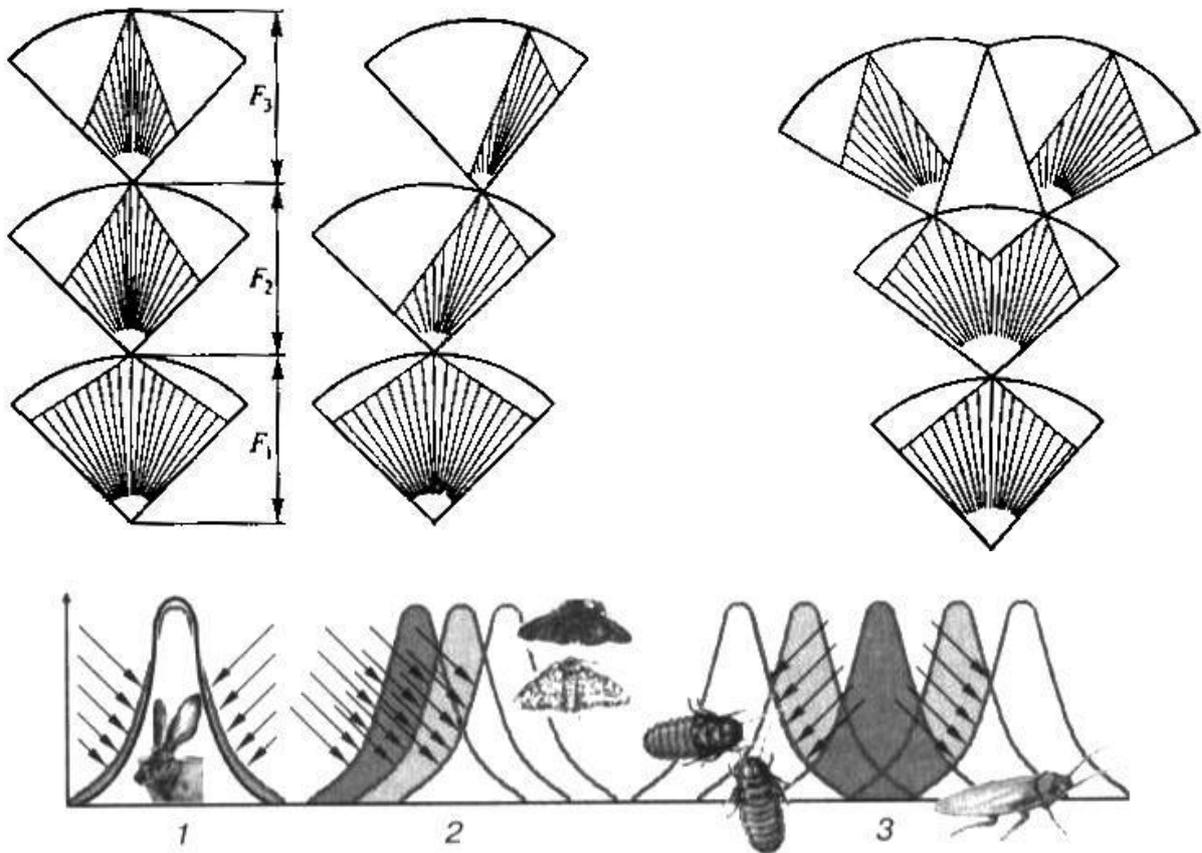


Рис. 12. Формы естественного отбора:

1 – стабилизирующая (размеры ушей у зайцев); 2 – движущая (окраска бабочки березовая пяденица); 3 – разрывающая (отсутствие крыльев или очень длинные крылья насекомых океанических островов)

Д.К. Беляев (1979) ввел также понятие «*дестабилизирующий отбор*». Этим термином он обозначил повышение разнообразия в популяции при резком изменении направления отбора, в частности,

в популяциях животных при их одомашнивании.

По современным представлениям естественный отбор является ведущим фактором, направляющим эволюционный процесс. Отбор непосредственно воздействует на фенотипы организмов, в результате отбираются не отдельные признаки и аллели, а целые генотипы, обладающие определенной нормой реакции. Отбор действует на всех стадиях онтогенеза особей данного вида. Филогенез представляет собой ряд онтогенезов. Макроэволюция – это результат интеграции микроэволюционных процессов в широкой исторической перспективе. В макроэволюции проявляются общие закономерности и направления филогенеза.

Изоляция. Ограничение свободы скрещивания (панмиксии) организмов называют *изоляцией*. Внутривидовая изоляция популяций друг от друга означает прекращение потока генов. Если популяции остаются изолированными на протяжении ряда поколений, то они могут дивергировать или дифференцироваться по генотипической структуре, особенно если отбор в них действует в разных направлениях. Дифференциация таких популяций может дать начало новым видам. В зависимости от природы факторов ограничения панмиксии различают *географическую, биологическую и генетическую* изоляцию.

Географическая изоляция заключается в пространственном разобщении популяций благодаря особенностям ландшафта в пределах ареала вида – наличию водных преград для «сухопутных» организмов, участков суши для видов-гидробионтов, чередованию возвышенных участков и равнин. Ей способствует малоподвижный (у улиток) или неподвижный (у растений) образ жизни.

Пространственная изоляция может происходить и в отсутствие видимых географических барьеров при ограниченных «радиусах индивидуальной активности». В отличие от *разделения барьерами* эту разновидность географической изоляции обозначают как *разделение расстоянием*.

Биологическая изоляция возникает вследствие внутривидовых различий организмов и имеет несколько форм. К *экологической изоляции* приводят особенности окраски покровов или состава пи-

щи, размножение в разные сезоны, у паразитов – использование в качестве хозяина организмов разных видов.

Биологические факторы изоляции в конечном итоге основаны на генетических факторах. Даже поведенческие, или этологические факторы изоляции базируются на генетических различиях особей. В то же время следует выделить и собственно **генетические факторы изоляции**, такие, как: 1) полиплоидия, 2) хромосомные перестройки, 3) ядерно-цитоплазматическая несовместимость, 4) несовместимость экспрессии отдельных генов, вследствие их мутационных изменений.

Генетические, так же как и другие факторы изоляции, увеличивают вероятность скрещивания между родственными особями и, тем самым, повышают степень инбридинга в популяциях.

Те или иные формы изоляции лежат в основе видообразования и приводят к различной экологической специализации биологических форм, к освоению ими новых *экологических ниш*.

Поток генов. Частота генов может изменяться в результате эмиграции или иммиграции особей. Это популяционное явление и получило название **поток генов**. Строго говоря, этот термин относится к перемещению аллелей из одной популяции в другую в результате скрещивания между членами этих двух популяций. Случайное внесение новых аллелей в популяцию-реципиента и удаление их из популяции-донора изменяет частоту аллелей в обеих популяциях и ведет к повышению генетической изменчивости. Несмотря на то, что поток генов вносит в популяции генетическую изменчивость, в смысле эволюционного изменения его действие оказывается консервативным. Распространяя мутантные аллели по всем популяциям, поток генов приводит к тому, что все популяции данного вида приобретают общий генофонд, то есть различия между популяциями представляют собой одну из предпосылок образования нового вида.

Интенсивность обмена генами между двумя популяциями зависит от их пространственной близости и от легкости, с которой организмы или гаметы могут переходить из одной популяции в другую. Например, две популяции могут находиться так близко

друг к другу, что скрещивание между ними происходит непрерывно, и тогда в генетическом смысле их можно считать одной популяцией, поскольку они обладают общим генофондом; пример – две популяции улиток, обитающие в соседних садах, разделенных живой изгородью (Солсбриг О., Солсбриг С., 1982).

Летающим животным и пыльцевым зернам легко активно или пассивно распространяться в новые места. Здесь они могут скрещиваться между собой или с местной популяцией, внося в нее при этом генетическую изменчивость.

Рекомбинационный процесс. *Рекомбинацией* называют процесс возникновения в генотипах новых сочетаний аллельных генов из числа, имеющих в генофонде популяций в результате скрещивания разнополых особей, а также процесса конъюгации и трансдукции у бактерий. Хотя рекомбинация сама по себе не влечет изменения генных частот в данной популяции, она оказывает влияние на действие естественного отбора и её, поэтому следует рассматривать как важный фактор эволюции.

Рекомбинационный процесс связан с полиморфизмом популяций (Р) и генетической гетерозиготностью (Н) популяций. Полиморфность популяции (Р) оценивается долей полиморфных локусов из всех исследованных. Так, из 15 локусов, контролирующих эритроцитарные антигены систем крови, белки и ферменты у 11 коров черно-пестрой породы обнаружены аллельные варианты, а у четырех они не зарегистрированы. Следовательно, $P = 11/15 = 0,73$. У симменталок коэффициент полиморфизма $P = 12/15 = 0,80$; а у коров голштинской породы $13/15 = 0,87$. Тогда средний полиморфизм в популяции амурского скота будет оцениваться как:

$$P_{\text{ср.}} = \frac{0,73 + 0,80 + 0,87}{3} = 0,80.$$

Уровень полиморфизма по разным локусам может быть не одинаков. Поэтому необходимо дополнительно сравнивать частоту гетерозиготности (Н) в популяциях по разным локусам.

Гетерозиготность (Н) по данному локусу определяется как от-

ношение гетерозигот к общему числу исследованных особей популяции. Так, частота гетерозигот по трансферриновому (Tf) локусу в популяции симментальского скота Амурской области составляла 0,53; а симменталов Хабаровского края – 0,68. При наличии трех аллелей гомозигот Tf -локуса с частотами $Tf^A = f_1 = 0,55$; $Tf^D = f_2 = 0,41$ и $Tf^E = f_3 = 0,04$ частота их гомозигот ожидается как f_1^2, f_2^2, f_3^2 , а ожидаемая гетерозиготность популяции будет составлять:

$$H_{ex} = 1 - (f_1^2 + f_2^2 + f_3^2) = 1 - (0,302 + 0,168 + 0,0016) = 1 - 0,472 = 0,528,$$

$$H_{ex} = 0,528 \times 100 = 52,8\%.$$

Генетическая гетерозиготность широко распространенная в природных популяциях, составляет основу эффективности дарвиновского естественного отбора. Прямую корреляцию между степенью гетерогенности популяции и скоростью эволюционного изменения вследствие естественного отбора математически обосновал Р.А. Фишер (1930) в своей *основной теореме естественного отбора*: скорость увеличения приспособленности какой-либо популяции в любой отрезок времени равна ее генетической изменчивости по приспособленности в это же время. В этом случае под приспособленностью понимают относительную скорость воспроизводства.

Эта теорема строго приложима только к варьированию за счет аллелей одного локуса и только при определенных условиях среды. Тем не менее, понятно, что чем больше изменчивых генов и чем больше аллелей каждого гена, тем больше существует шансов для изменения частоты одних аллелей за счет других при отборе.

Естественный отбор действует на разные группы организмов в популяции в зависимости от их приспособленности (W). Сравнивая приспособленность нескольких групп особей, наибольшую принимают за единицу, а приспособленность остальных групп выражают в долях от единицы. Например, если приспособленность для гомозигот AA и гетерозигот Aa равна единице, а для гомозигот aa – 0,9, то интенсивность естественного отбора, или *коэффициент отбора* (S) вычисляется как $S = W_{AA} - W_{aa} = 1 - 0,9 = 0,1$.

Тогда в популяции диплоидных организмов при условии полного доминирования можно рассчитать частоты аллелей в следующем поколении после начала действия отбора. Распределение гено-

типов будет соответствовать представленному в таблице.

Изменение частот генотипов в течение одного поколения при коэффициенте отбора, равном S

Генотипы		AA	Aa	aa	Сумма
Соотношение	до отбора	p^2_0	$2p_0q_0$	q^2_0	1
	в F_1 после отбора	p^2_0	$2p_0q_0$	$q^2_0(1 - S)$	$1 - Sq^2_0$

Примечание. p_0 и q_0 – частоты аллелей A и a до отбора. Отбор действует против рецессивных гомозигот.

Частота аллели A в F_1 после отбора будет:

$$p_1 = \frac{p^2_0 + p_0q_0}{1 - Sq^2_0} \cdot$$

Изменение частоты аллели A за поколение составит:

$$\Delta p = p_1 - p_0 = \frac{p^2_0 + p_0q_0}{1 - Sq^2_0} - p_0 = \frac{Sp_0q^2_0}{1 - Sq^2_0} \cdot$$

При малых значениях Sq^2

$$\Delta p = Spq^2.$$

Например, если $p_0 = 0,9$, а $q_0 = 0,1$, то при $S = 0,1$

$$\Delta p = 0,1 \cdot 0,9 \cdot 0,1^2 = 0,0009;$$

$$p_1 = 0,9009.$$

При крайних значениях частот аллелей отбор действует наименее эффективно. Наиболее эффективен отбор при средних значениях p и q .

Генетический дрейф генов. **Дрейф генов** – это генетико-автоматический процесс изменения частоты генов в популяции в ряду поколений под действием стохастических факторов, приводящих, как правило, к снижению наследственной изменчивости в популяции при резком сокращении ее численности в результате стихийных бедствий (лесной пожар, наводнение, эпизоотии и пр.). При постоянных условиях дрейф имеет решающее значение в очень ма-

леньких популяциях, численность которых не превышает 100 особей. Вследствие дрейфа генов популяция становится гомозиготной по многим генам, и ее генетическая изменчивость уменьшается. Нарастание гомозиготности и уменьшение изменчивости генетической структуры в ограниченной по численности популяции связано с увеличением частоты близкородственных скрещиваний. В результате заметных случайных колебаний частот происходит закрепление одних аллелей при одновременной утрате других.

Вследствие дрейфа в популяции могут закрепиться вредные аллельные гены, обуславливающие снижение каких-то жизненных функций, ухудшение адаптивных качеств, в результате чего такая популяция может погибнуть и не внести свой вклад в эволюцию вида. И напротив, некоторые из гомозиготных форм в новых условиях среды могут оказаться приспособительно ценными. Они будут подхвачены отбором и с увеличением численности особей получат широкое распространение и могут оказать существенное влияние на эволюцию популяции (Меттлер Г., Грегг Т., 1972).

Важным источником дрейфа генов являются популяционные волны (волны жизни) – периодические или непериодические колебания численности популяций и видов, по разным причинам. В период спада волн одни гены и генотипы могут исчезнуть полностью, причем случайно и независимо от их биологической ценности. А другие случайно останутся и при новом нарастании численности популяции резко повысят свою концентрацию. Роль популяционных волн в эволюции была установлена С.С. Четверяковым. Он показал, что изменение численности особей в популяции влияет на эффективность естественного отбора. Например, в популяции при спаде ее численности сохранились особи с такими генотипами: 80% гетерозигот Aa , 15% AA гомозигот доминантных и 5% aa гомозигот рецессивных. Самые многочисленные генотипы Aa будут определять генный состав популяции и ее приспособленность (адаптивность и целесообразность) в данных условиях среды.

Теория дрейфа генов разработана в середине прошлого столе-

тия биологом С.Райтом и, не зависимо от него, Д.Д. Ромашовым и Н.П.Дубининым, которые случайные колебания частот генов назвали *автоматическими процессами*. Теория генетического дрейфа многократно подвергалось экспериментальным проверкам при исследовании природных и искусственных популяций. Обнаружение большого полиморфизма по белкам дало основание ряду авторов снова утверждать, что на скорость генетических преобразований в популяции преимущественно влияют случайные факторы, а не естественный отбор. Однако вопрос о роли генетического дрейфа как фактора генетической динамики популяции еще не может считаться решенным и требует дальнейшего изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 2

1. Бернал, Д. Возникновение жизни / Д. Бернал. - М.: Мир, 1969. - 391с.
2. Вилли, К. Биология / К. Вилли. – М.: Мир, 1998. - 807 с.
3. Генетика / А.А. Жученко [и др.] под ред. А.А. Жученко. - М.: Колос, 2003. - 490 с.
4. Дубинин, Н.П. Общая генетика / Н.П. Дубинин. - М.: Наука, 1967. - 590с.
5. Иванова, О.А. Генетика / О.А. Иванова. - М.: Колос, 1974. - 431с.
6. Инге-Вечтом, С.Т. Генетика с основами селекции / С.Т.Инге-Вечтом. - М.: Высшая школа, 1989. - 591 с.
7. Кэрролл, Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. В 3-х т. / Р.Кэрролл. – М.: Мир, 1992. – 230 с.
8. Опарин, А.И. Возникновение и начальное развитие жизни / А.И.Опарин. - М.: Агропромиздат, 1966. – 75 с.
9. Опарин, А.В. Материал, жизнь, интеллект / А.В. Опарин. - М.: Наука, 1977. - 204с.
10. Пехов, А.П. Биология и научно-технический прогресс / А.П.Пехов. - М.: Знание, 1984. - 64 с.

11. Пехов А.П. Биология и общая генетика. Учебник / А.П. Пехов. - М.: Руды, 1993. - 439 с.
12. Руттен, М. Происхождение жизни /М. Руттен. - М.: Мир, 1973. – 411 с.
13. Рич, П.В. Каменная книга. Летопись доисторической жизни /П.В. Рич, Т.Х Рич., М.Н. Фентон. – М.: Наука, 1997. – 385 с.
14. Яблоков, А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г.Юсуфов - М.: Высшая школа, 1989. - 335 с.
15. Ярыгин, В.Н. Биология в 2-х книгах / В.Н.Ярыгин, В.И.Васильева, И.Н.Волкова / под ред. В.Н.Ярыгина. - М.: Высшая школа. – Кн. 1, 2003. – 432 с.; Кн. 2, 2003. – 334 с.
16. Karsher, S.J. Molecular Biology / S.J. Karsher - Acad/ Press, 1995. -273 p.
17. Long, J. The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution / J. Long - The Jolens Hopkins University Press, 1995. – 233 p.
18. Murphy, M.P. What is Life? The Next Fifty Years / M.P. Murphy, L.A.O'Neill. - Cambridge University Press, 1995. - 203 p.

Глава 3. ВИДЫ В ПРИРОДЕ. КРИТЕРИИ, КОНЦЕПЦИИ И СТРУКТУРА ВИДА

3.1 Критерии и концепции вида

3.1.1 Определение и критерии вида

Вид основная структурная единица в системе живых организмов; качественный этап их эволюции; основная таксономическая категория в систематике. *Вид* - совокупность особей, сходных по основным морфологическим и функциональным признакам, кариотипу, поведенческим реакциям организмов, имеющих общее происхождение, заселяющих определенную территорию (ареал), скрещивающихся в природных условиях между собой и, при этом, производящих плодовитое потомство.

В природе виды живых организмов отличаются от других совокупностью признаков, именуемых *критериями вида*. Видовая принадлежность особи определяется по соответствию её следующим критериям: морфологическому, физиологическому, цитологическому, этологическому, экологическому и др. Наиболее важный признак вида – *полная репродуктивная генетическая изоляция*, заключающаяся в нескрещиваемости особей данного вида с представителями других видов, практически полным отсутствием гибридных форм (Э. Майер, 1974; В.Н.Ярыгин и др., 2007).

Сущность каждого критерия заключается в следующем:

- *морфологический критерий* определяет сходство экстерьерных (внешних) и интерьерных (внутренних) особенностей строения особей одного вида;

- *генетический критерий* - одинаковый, типичный для вида (по количеству и морфологии) набор хромосом; видовая специфичность нуклеотидного состава ДНК; возможность особей скрещи-

ваться и давать плодовитое потомство;

- **физиологический критерий** - сходство жизненных процессов;

- **биохимический критерий** – способность образовывать специфические структурные белки, ферменты и другие органические вещества;

- **экологический критерий** - приспособленность к определенным условиям среды;

- **этологический критерий** – внутривидовые и межвидовые особенности поведения и взаимоотношения особей;

- **географический критерий** - распространение в природе в определенном ареале.

Ни один из названных критериев в отдельности не может служить для безошибочного определения вида. Охарактеризовать вид можно, только учитывая совокупность всех критериев.

Со времён Карла Линнея вид служит основной единицей систематики. Особое положение вида среди других систематических единиц (таксонов) обуславливается тем, что в этой группировке отдельные особи существуют реально. В составе вида в природных условиях особь рождается, достигает половой зрелости и выполняет свою главную биологическую функцию – участие в репродукции, в обеспечении продолжения рода. В отличие от вида таксоны надвидового ранга, такие как род, отряд, семейство, класс, тип не являются ареной жизни организмов (Ярыгин В.Н. и др., 2007).

Важнейшим фактором объединения организмов в виды служит половой процесс. Представители одного вида, скрещиваясь друг с другом, обмениваются наследственным материалом, что ведет в каждом новом поколении к перекомбинации генов (аллелей), составляющих генотипы отдельных особей. В результате осуществляется нивелировка различий между организмами внутри вида и длительное сохранение основных морфологических, интерьерных и функциональных признаков, отличающих один вид от другого. Благодаря половому процессу происходит также объединение

генов (аллелей), распределенных по генотипам разных особей, в общий генофонд вида. Этот генофонд включает в себе весь объём наследственной информации, которым располагает вид на определённом этапе своего существования (Майер Э., 1974).

3.1.2 Концепции вида

Вид, как таксон является базовой структурной единицей любой системы органического мира, от определения границ которого зависит структура всей таксономической иерархии. При этом проблема вида, ввиду наличия у этого таксона ряда уникальных свойств, может рассматриваться как самостоятельная область биологической науки.

В современной науке пока нет единого понимания биологической сущности вида. Наиболее распространены семь концепций:

1. Типологическая.
2. Номиналистическая.
3. Биологическая.
4. Хеннигова.
5. Эволюционная.
6. Филогенетическая концепция Б. Мишлера — Э. Териота.
7. Филогенетическая концепция К. Вилера — Н. Плетника.

В основе *типологической концепции вида* лежит эссенциалистский подход к классификации, то есть приписывание «виду» некоторого неизменного набора качеств и свойств. Описание вида, согласно данной концепции, необходимо производить на основании конкретного образца (например, гербарного). Описанный образец, таким образом, становится эталоном (стандартом, образцом) вида, а особи, показывающие сходство с этим эталоном, могут быть отнесены к данному виду.

Типологическое определение вида. Вид – это группа особей, идентичных особи-эталону по диагностическим признакам. Недостатком типологической концепции является то, что признаки, по которым описывается эталон, могут сильно варьировать в пределах вида в зависимости от пола, возраста, сезона, генетической измен-

чивости и др. На практике особи в одной популяции могут различаться между собой сильнее, чем представители двух общепризнанных видов. Другая проблема - виды-двойники, то есть виды практически неразличимые, но при совместном существовании не скрещивающиеся и сохраняющие целостность своего генофонда. Указанные случаи затруднительно описать с точки зрения типологической концепции.

Номиналистская концепция вида отражает номиналистский взгляд на таксономию. Она отрицает дискретность вида, так как организмы в ходе эволюции постоянно изменяются. А сам вид рассматривается только как умозрительное понятие. Номиналистское определение вида: *вид* – это признаваемая формальной классификацией группа особей, составляющих определенный этап развития данной эволюционной ветви.

Биологическая концепция вида предложена Эрнстом Майром. Вид признается дискретным только в данный момент, с течением же времени вид непрерывно подвергается эволюционным изменениям. В описании вида используются как традиционные признаки, так и эколого-биологические параметры, а именно популяционная структура вида, способность особей скрещиваться и давать плодовитое потомство. Таким образом, особое значение приобретают генетические связи внутри вида, а видовой статус является свойством популяции, а не отдельного индивидуума. Биологическое определение вида: *вид* – это группа особей, сходных по морфолого-анатомическим, физиологическим, экологическим, биохимическим и генетическим признакам, занимающих естественный ареал, способных свободно скрещиваться между собой и давать плодовитое потомство.

Или обобщенно: *вид* - это репродуктивно связанная совокупность популяций.

Хеннигова концепция вида предложена Р. Мейером (Meier) и Р.Виллманном (Willmann), исходит из взглядов основателя кладистики Вилли Хеннига. Основным критерий вида, с точки зрения данной концепции, не потенциальная способность скрещиваться и давать плодовитое потомство (что характерно и для таксонов более

низкого ранга, например популяций), а наличие репродуктивной изоляции между особями разных видов, таким образом, именно репродуктивный барьер определяет видовой статус. Процесс же видообразования сводится к формированию репродуктивного разрыва между сестринскими группами. Сторонники хенниговой концепции вида отвергают биологическую концепцию на том основании, что та рассматривает изоляцию вида не только от сестринского вида, а от любых других видов в целом.

Определение вида по Р. Мейеру и Р. Виллманну: *виды* - это репродуктивно изолированные естественные популяции или группы популяций. Они возникают в результате распада стволового (предкового) вида в ходе видообразования и прекращают существовать в результате вымирания или нового акта видообразования.

Хеннигова и биологическая концепции вида основаны на выявлении репродуктивных связей и барьеров между организмами. Но на практике исследователю затруднительно выявить аспекты скрещиваемости особей. Другая проблема обеих концепций это наличие групп организмов не способных к осуществлению полового процесса (вирусы, бактерии, несовершенные грибы). В отношении этих групп критерий скрещиваемости не может быть применен по определению.

Филогенетическая концепция Б. Мишлера (Mishler) и Э. Териота (Theriot). С точки зрения этой концепции, организмы группируются в виды на основании происхождения от общего предка (доказательство монофилии). Репродуктивные связи вида отходят на второй план. В качестве «предка» рассматривается не предковый вид (как в хенниговой концепции вида), а таксон с более низким таксономическим статусом: популяцию, дем.

Принятие решения о видовом статусе исследуемой группы организмов зависит от методов кладистики, а также от биологических критериев. Это решение в определенной степени искусственно, так как исследователь ограничен линнеевской системой рангов.

Филогенетическое определение вида по Б. Мишлеру и Э. Териоту: *вид* - это наименьшая монофилетическая группа, которая заслуживает формального признания.

Филогенетическая концепция К. Вилера (Wheeler) и Н. Плетника (Platnick), в отличие от концепции Мишлера и Териота, отрицает применимость к виду филогенетических критериев. Так как внутри вида отсутствуют репродуктивные барьеры, генеалогические связи между особями являются сетчатыми, и описание видообразования в качестве монофилетического процесса нечеткое, не вполне адекватное. Описание вида ограничивается наиболее общими параметрами.

Филогенетическое определение вида по К. Вилеру и Н. Плетнику: вид - это наименьшая совокупность популяций, где происходит половое размножение или бесполовых линий, которые характеризуются уникальной комбинацией состояний признаков.

Эволюционная концепция предложена Э.О. Вили (Wiley) и Р.Мейденом (Mayden) на основе взглядов систематики Дж. Симпсона. Вид рассматривается как своеобразный индивидуум. Он переживает рождение, существование и гибель. Предковый вид рассматривается как «родитель» и сохраняет свой видовой статус после видообразования. Индивидуальность вида сохраняется благодаря генетическим связям между поколениями.

Эволюционное определение вида по Э.О. Вили и Р. Мейдену: вид - это биологический объект, состоящий из организмов, сохраняющих свою индивидуальность во времени и пространстве, и имеющий свою собственную эволюционную судьбу и исторические тенденции.

3.2 Популяция как основная структура вида и элементарная единица эволюционного процесса

3.2.1 Популяционная структура вида

Важнейшим фактором объединения организмов в виды служит половой процесс. Представители одного вида, скрещиваясь друг с другом, обмениваются наследственным материалом, что ведет в каждом новом поколении к рекомбинации генов (аллелей), составляющих генотипы отдельных особей. В результате осу-

ществляется нивелировка различий между организмами внутри вида и длительное сохранение основных морфологических признаков, отличающих один вид от другого. Благодаря половому процессу происходит также объединение генов (аллелей), распределенных по генотипам разных особей, в общий генофонд вида. Этот генофонд включает в себе весь объём наследственной информации, которым располагает вид на определённом этапе своего существования (Майер Э., 1974).

В природных условиях организмы одного вида заселяют ареал неравномерно. Имеет место чередование участков повышенной и пониженной концентрации особей. В результате вид распадается на группировки и популяции, соответствующие зонам более плотного заселения, отсюда следует, что распределение популяций также неравномерно и радиусы индивидуальной активности отдельных особей ограничены.

Равномерность распределения может выражаться в двух главных формах:

- «островной», где в промежутках между территориями, занимаемыми отдельными популяциями, особи данного вида отсутствуют;

- «сгущенной», где весь ареал населён организмами данного вида.

Радиус ограничения обуславливается тем, что, например, виноградная улитка способна преодолеть расстояние в несколько десятков метров, ондатра – в несколько сот метров, песец – в несколько сот километров. Благодаря этому, размножение в основном приурочено к территориям с повышенной плотностью организмов. Вероятность случайных скрещиваний, обуславливающих из поколения в поколение эффективную рекомбинацию генов внутри сгущений, оказывается выше, чем в зонах между ними и в среднем для вида. Таким образом, в репродуктивном процессе генофонд вида представлен генофондами популяций.

В самом широком смысле термин «*популяция*» означает совокупность биологических объектов, групп особей одного вида.

В эволюционной и генетической трактовке *популяция* – это

совокупность особей одного вида, длительно населяющих определённое пространство, размножающихся путём свободного скрещивания и, в той или иной степени, изолированных от других групп данного вида.

Такое определение применимо только к разнополым видам, размножающимся половым путём.

Таким образом, в генетическом смысле *популяция* – пространственно-временная группа скрещивающихся между собой особей одного вида. Связи родителей с потомками обеспечивают непрерывность популяции во времени, а скрещивание особей из разных частей популяции обеспечивают ей пространственное единство. Численность популяции может меняться в результате изменения условий среды обитания, колебаний смертности и рождаемости, а также притока или оттока особей из других популяций. Наконец, популяции могут: объединяться или разделяться, возникать и вымирать. Важно при этом, что популяции постоянно изменяются и эти изменения представляют собой *элементарные эволюционные процессы* (Меттлер Л., Грегг Т., 1972; Майер Э., 1974; Солбриг О., Солбриг С., 1982).

Популяции различаются по возрастному и половому составу. Две популяции, имеющие равную численность, могут сильно отличаться по составу. Например, в одной популяции может быть много молодых особей, а в другой – взрослых, также могут существовать отличия в соотношении особей мужского и женского пола у двуполовых видов.

При описании элементарной эволюционной единицы - популяции было отмечено, что население любого вида распадается на относительно изолированные группы особей. Внутри популяции можно всегда выделить недолговечные группы особей, объединённых более тесным генетическим родством. У животных такие группы часто называют *демами*, у растений – *биотипами*.

Если рассматривать внутривидовые структуры выше популяционного уровня, то у животных таковыми оказываются *расы*, *подвиды*, а у растений – *экотипы* и *подвиды*. Единообразие в терминологии в этой области отсутствует не только между ботаниками, зо-

ологами, микологами и микробиологами, но и среди специалистов внутри каждой из названных дисциплин. Однако при этом все без исключения биологи, связанные с изучением видов, согласны, что *любой вид - это не конгломерат популяций, а сложная система с многоуровневой иерархией биохорологических групп* (рис.13).



Рис. 13. Схема строения вида как многоуровневой иерархической системы (по А.В. Яблокову, А.Г. Юсуфову, 2006)

С эволюционно-генетической точки зрения важно подчеркнуть, что эта система интегрирована генетическим обменом между группами.

3.2.2 Популяция как элементарная единица эволюционного процесса

В самом широком смысле термин «*популяция*» означает совокупность биологических объектов, общность организмов одного вида, связанных происхождением (родством), скрещиванием (ги-

бридизацией) и общностью территории.

В эволюции, в генетической трактовке этот термин используется ещё более конкретно. Под *популяцией* подразумевают и говорят при этом о свободно скрещивающейся достаточно большой группе особей, то есть о мендельской популяции (Дубинин Н.П., 1967, Солбриг О., 1982, Мюнтцин А., 1967 и др.).

С генетической точки зрения *эволюция* – это изменение частоты генов в данной популяции, в данной среде.

Если биологическая эволюция – это процесс изменения и дивергенции групп организмов во времени, то, как всякий процесс, он состоит из каких-то элементарных единиц. По мнению большинства учёных-эволюционистов, единица эволюционного процесса должна удовлетворять следующим требованиям:

- она должна быть неделима и выступать во времени и пространстве как определённое единое целое;
- она должна существовать в конкретных природных условиях;
- она должна быть способной наследственно изменяться во времени, измеряемом биологическими поколениями.

Согласно этим требованиям, отдельные организмы не являются единицами эволюции. Они – смертны и каждый из них представляет одно биологическое поколение. К тому же, индивидуальные вариации признаков, даже наследственных, могут не проявляться в следующем поколении в соответствии с доминантно-рецессивными, эпистатическими и гипостатическими взаимоотношениями.

Вид тоже не может быть элементарной единицей эволюционного процесса по следующим причинам: во-первых, виды неравномерно распределены в пространстве, а чаще всего в форме локальных групп – популяций, которые разобщены территориально; во-вторых, из-за большой численности и гетерозиготности (в силу внутривидовой изменчивости).

Таким образом, только популяция удовлетворяет сформулированным выше требованиям. Следовательно, только популяция может выступать и являться *элементарной эволюционной структу-*

рой.

Популяции постоянно изменяются. Эти изменения как раз и представляют собой *элементарные эволюционные события*.

Таким образом, элементарным эволюционным событием является *наследственное изменение популяции*. Такое изменение может произойти, например, под влиянием отбора, длительно действующего в одном направлении. При этом нужно помнить, что отбор наиболее приспособленных форм происходит по их фенотипу, благоприятствуя одним и препятствуя другим в оставлении потомства, то есть в распространении генетической информации. Отбор по фенотипу, тем не менее, способствует изменению соотношения генотипов в популяции и, тем самым, изменяет её наследственную структуру. Следует отметить, что элементарное эволюционное событие ещё не представляет собой эволюционного процесса, а служит его предпосылкой.

3.3 Генетическая характеристика популяций

Главное отличие методологии популяционной генетики от уже привычной методологии генетического анализа заключается в том, что она имеет дело не с индивидуальными скрещиваниями и с чистыми линиями, а с наследованием признаков в больших совокупностях организмов, гетерогенных по своему генетическому составу (Инге-Вечтомов С.Г., 1989).

Свойства генетической популяции формируются под воздействием факторов среды, а также наследственности, изменчивости и отбора. В результате взаимодействия перечисленных факторов в популяции происходят изменения, которые характеризуют процесс её развития.

Различают природные популяции, которые формируются в естественных природных условиях под влиянием естественного отбора, и популяции, формируемые человеком в процессе искусственного отбора и создания для них специфических условий среды.

В практике разведения человеком сельскохозяйственных и домашних животных популяции формируются процессом микроэволюции. При этом популяцией можно считать массив животных конкретной породы, разводимой в определённой географической или экологической зоне, или массив стада, которое в современных условиях производства может включать несколько тысяч животных. Часто породы расчленяются на несколько популяций, распространённых в разных зонах. Имея ряд породных особенностей, каждая из этих популяций отличается не только внешними признаками и спецификой приспособления к условиям своей зоны, вместе с тем они отличаются и генетическими параметрами. В каждой из популяций, формируемой человеком, процесс фенотипических и генетических изменений обусловлен особенностями условий кормления, климатическими различиями и отбором.

Генетически каждая популяция характеризуется её *генофондом* (аллелофондом), который представлен совокупностью аллелей, образующих генотипы организмов данной популяции. *Генофондом* популяции называется вся совокупность генов, заключённая в гаметах организмов данной группы. Она определяется как $2N$, где N – число особей. Таким образом, в популяции диплоидных организмов в каждом рассматриваемом локусе имеется $2N$ генов. Это выражение справедливо для всех генов, кроме тех, которые находятся в X-хромосоме при гетерогаметности одного пола.

Важнейшей характеристикой популяции являются *частоты аллелей (генов) и генотипов*. Генофонд популяции воплощается в значениях *частот генотипов*, определяемых на репрезентативных (достаточно больших) выборках, которые должны формироваться случайно для исключения субъективных ошибок экспериментатора. Частота генов в популяции выражается формулой

$$p + q = 1.$$

Если концентрация доминантного гена $A(p) = 0,7$, то концентрация его рецессивного аллеля $a(q) = 0,3$. Генофонды природных популяций отличает более высокое разнообразие (генетическая гетерогенность или полиморфизм). Генетическое единство обуславливается динамическим равновесием доли особей с разными гено-

типами.

Наследственное разнообразие связано с наличием в генофонде одновременно различных аллелей отдельных генов. Первично оно создается мутационным процессом. Мутации бывают обычно рецессивными и, не влияя на фенотипы гетерозиготных организмов, сохраняются в генофондах популяций в скрытом от естественного отбора состоянии. Накапливаясь, они образуют «резерв наследственной изменчивости». Благодаря комбинативной изменчивости этот резерв участвует в создании в каждом поколении новых комбинаций аллелей. Объём такого резерва огромен. Так, при скрещивании организмов, различающихся по 1000 локусам, каждый из которых представлен 10 аллелями, количество вариантов генотипов достигает 10×10^4 , что превосходит число электронов во Вселенной.

В пределах генофонда популяции доля генотипов, содержащих разные аллели одного гена, при соблюдении некоторых условий, из поколения в поколение не изменяется. Эти условия описываются основным законом популяционной генетики, сформулированным в 1908 году английским математиком Д. Харди и немецким врачом-генетиком Г. Вайнбергом: *«В популяции из бесконечно большого числа свободно скрещивающихся особей, в отсутствие мутаций (1), избирательной миграции организмов с разными генотипами (2) и давления естественного отбора (3) первоначальные частоты аллелей сохраняются из поколения в поколение.»*

Соотношение генотипов в этом случае соответствует формуле Харди-Вайнберга:

$$(pA+qa)^2 = p^2AA+2pqAa+q^2aa = 1,$$

где

p^2 – число особей, гомозиготных по доминантному гену (генотип - AA),

$2pq$ – число гетерозигот (Aa),

q^2 – число гомозигот по рецессивному гену (генотип - aa).

Генетическое равновесие в панмиктической популяции проверяется равенством, выведенным из формулы Харди-Вайнберга

$$p^2q^2 = \left(\frac{2pq}{2}\right) \text{ или } p^2q^2 = (pq)^2.$$

Долевую частоту P^2 признака (фенотипа) A определяют по формулам

$$P^2_A = \frac{nA}{N}; \quad g_a = \frac{na}{N}; \quad P_{Aa} = \frac{nAa}{N},$$

где

na – количество особей, имеющих данный признак,

N – общее количество особей.

Частота фенотипов выражается в долях единицы. Путем умножения на 100 доли единицы переводятся в проценты.

Пример. В стаде шортгорнского скота имеется 250 коров красной масти (генотип RR), 500 - чалой масти (генотип RR^1) и 250 коров белой масти (генотип R^1R^1).

Частота животных с красной мастью (RR) $P_{RR} = \frac{nRR}{N} = \frac{250}{1000} = 0,25$ (25%).

Частота животных с чалой мастью (RR^1) $P_{RR^1} = \frac{nRR^1}{N} = \frac{500}{1000} = 0,5$ (50%).

Частота животных с белой мастью (R^1R^1) $P_{R^1R^1} = \frac{nR^1R^1}{N} = \frac{250}{1000} = 0,25$ (25%).

Зная частоту генотипов, можно установить частоту генов (аллелей)

$$\begin{array}{ccccccc} n_1 & & n_2 & & n_3 & & \\ 250RR & + & 500RR^1 & + & 250R^1R^1 & = & 1000, \end{array}$$

n_1 - число гомозигот $RR = 250$, n_2 - число гетерозигот $RR^1 = 500$, n_3 - число рецессивных гомозигот $R^1R^1 = 250$.

$$p^R = \frac{2n_1 + n_2}{2N} = \frac{2 \times 250 + 500}{2 \times 1000} = \frac{1000}{2000} = 0,5 - \text{частота } p^R = 0,5.$$

$$p^{R^1} = \frac{2n_3 + n_2}{2N} = \frac{2 \times 250 + 500}{2 \times 1000} = \frac{1000}{2000} = 0,5 - \text{частота } p^{R^1} = 0,5.$$

Сумма частот аллелей p^R и p^{R^1} должна равняться 1, то есть $p^R + p^{R^1} = 1$ или $0,5R + 0,5R^1 = 1$.

Закон Харди-Вайнберга позволяет определить соотношение генотипов в популяции, если доминантные гомозиготы (AA) фенотипически не отличаются от гетерозигот (Aa).

Пример. Наследственно обусловленная летальная бесшерстность телят вызывается рецессивным геном (с). Бесшерстные телята гомозиготны по этому гену (сс). Здоровые телята могут быть гомозиготными по доминантному гену (СС) или гетерозиготными (Сс). В стаде из 1000 родившихся телят девять были бесшерстными. Определить соотношение генотипов.

Для этого вначале определим частоту известных рецессивных гомозигот

$$q^2_{cc} = \frac{nc}{N} = \frac{9}{1000} = 0,009 \quad \text{тогда } q_c = \sqrt{q^2} = \sqrt{0,009} = 0,095 \quad q_c = 0,095.$$

При двухаллельной системе $p + q = 1$, тогда $P = 1 - q = 1 - 0,095 = 0,905$ – $pC = 0,095$.

Используя формулу Харди-Вайнберга

$$p^2_{CC} + 2pq_{Cc} + q^2_{cc} = 1 \text{ или } 100\%,$$

вычисляем частоту генотипов телят в стаде.

Частота здоровых телят с нормальной шерстью будет

$$p^2_{CC} = 0,905^2_{CC} = 0,819_{CC} \times 100 = 81,9\%.$$

Частота здоровых телят – носителей летального гена

$$2pq_{Cc} = 2 \times 0,905_{CC} \times 0,095_{cc} = 0,172_{Cc} \times 100\% = 17,2\%.$$

Частота бесшерстных телят будет

$$q^2_{cc} = 0,09^2_{cc} = 0,0081_{cc} \times 100\% = 8,1\%.$$

Общая сумма всех частот равна $1,0 = 100\%$.

Для определения структуры популяции при кодоминантном наследовании трёхаллельной системы используется формула Берштейна

$$p^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2Pr + 2qr = 1,$$

где,

p, q, r - частоты аллелей изучаемого локуса.

$$p + q + r = 1.$$

Пример. Предположим, $p_{A_1} = 0,6$; $q_{A_2} = 0,25$; $r_{A_3} = 0,15$.

Ожидаемые частоты генотипа, согласно формуле Бернштейна, составят:

$$\begin{aligned} p^2 = A_1A_1 &= 0,6^2 A_1A_1 = 0,36 A_1A_1 & 2pq_{A_1A_2} &= 2 \times 0,6 \times 0,25 = 0,3 A_1A_2 \\ q^2 A_2A_2 &= 0,25^2 A_2A_2 = 0,0625 A_2A_2 & 2pr_{A_1A_3} &= 2 \times 0,6 \times 0,15 = 0,18 A_1A_3 \\ r^2 A_3A_3 &= 0,15^2 A_3A_3 = 0,0225 A_3A_3 & 2qr_{A_2A_3} &= 2 \times 0,25 \times 0,15 = 0,075 A_2A_3. \end{aligned}$$

Проверка подтверждает правильность вычислений:

$$0,36 A_1A_1 + 0,0625 A_2A_2 + 0,0225 A_3A_3 + 0,3 A_1A_2 + 0,18 A_1A_3 + 0,075 A_2A_3 = 1.$$

Степень генетического сходства популяций можно определить (есть и другие) по формуле Майала - Линдстрема

$$r = \frac{\sum x \times y}{\sqrt{\sum x^2 \times \sum y^2}},$$

где

x и y - частоты одних и тех же аллелей животных сравниваемых популяций;

r - коэффициент генетического сходства.

Пример. Сравнить генетическую структуру черно-пестрого скота и его помесей с голландской породой

Популяции	Частота аллелей			
	A	F	Y	L
Чёрно-пестрый скот	0,14	0,79	0,10	0,25
Чёрно-пестрый скот	0,16	0,80	0,07	0,13

Вычисление производится по методу корреляций. Для вычисления выписывают во вспомогательную таблицу частоты аллелей сравниваемых групп и проводят вычисление.

Вычисление коэффициента генетического сходства животных сравниваемых популяций

X	y	x×y	x ²	y ²
0,14	0,16	0,0224	0,0196	0,0256
0,79	0,80	0,632	0,6241	0,64
0,10	0,07	0,007	0,01	0,0049
0,25	0,13	0,045	0,0625	0,0169
Σ=1,28	1,16	0,7064	0,7162	0,6874

Полученные в колонках таблицы суммы подставляют в формулу

$$r = \frac{\sum x \times y}{\sqrt{\sum x^2 \times \sum y^2}} = \frac{0,7064}{\sqrt{0,7162 \times 0,6874}} = \frac{0,7064}{1,1418} = 0,6119 \text{ (61,2\%).}$$

При умножении коэффициента на 100, его переводят в проценты.

Чем ближе к единице вычисленный коэффициент, тем выше генетическое сходство популяций.

Генетические корреляции между признаками обусловлены сцепленным наследованием признаков (расположением генов, детерминирующих эти признаки в одной хромосоме), плейотропным действием генов и физиологическими процессами.

Между генами с сильным действием (главными генами) и генами со слабым действием (полигенами) нет абсолютного различия, потому что гены могут вызывать также промежуточный эффект. Кроме того, гены, оказывающие сильное действие на одни признаки, могут оказывать слабое, а иногда сильное действие на другие. В любых условиях ненаправленные изменения признака лишь по случайности могут оказаться благоприятными. Современный уровень развития генетики показывает, что чем сильнее изменение, тем больше вероятность, что оно окажется вредным. Поэтому при проведении отбора по какому-либо признаку отбирают не только новые комбинации полигенов, влияющих на этот признак, но также аллели других локусов, которые влияют на другие признаки. Это означает то, что в процессе отбора изменяются не только те признаки, по которым ведут отбор, но также и другие. Несмотря на то, что отбор иногда бывает очень интенсивным, эво-

люция обычно протекает медленно. Это объясняется двумя обстоятельствами. Во-первых, организмы обычно хорошо приспособлены к среде в результате естественного отбора, так что любое изменение признаков большей частью неблагоприятно. Во-вторых, любое его изменение затруднено всей сбалансированной системой полигенов.

Популяция, генофонд которой не изменяется в ряду поколений, называется *мендельской*. Генетическая стабильность мендельских популяций ставит их вне процесса эволюции, так как в таких условиях приостанавливается действие естественного отбора. Выделение мендельских популяций имеет чисто теоретическое значение. В природе эти популяции не встречаются. В законе Харди-Вайнберга перечислены условия, закономерно изменяющие генофонды популяций. К указанному результату приводят, например, факторы, ограничивающие свободное скрещивание (панмиксию) такие, как (а) небольшая численность организмов в популяции, (б) изоляционные барьеры, препятствующие случайному подбору брачных пар. Генетическая инертность преодолевается также благодаря мутациям, притоку в популяцию или оттоку из неё особей с определёнными генотипами, отбору.

Учитывая общую адаптивную (приспособительную) направленность эволюции, виды, возникающие в результате этого процесса, представляют собой совокупность организмов, так или иначе приспособленных к определённой среде. Эта приспособленность сохраняется на протяжении длительного ряда поколений благодаря наличию в генофондах и передаче потомству при размножении соответствующей биологической информации. Из этого следует, что при мало меняющихся условиях обитания сохранность вида во времени зависит от стабильности, консерватизма его генофонда. С другой стороны, стабильные генофонды не обеспечивают выживания в случае изменения условий жизни. Такие генофонды дают меньше возможностей для расширения ареала вида и освоения новых экологических ниш в текущий исторический период.

Популяционная структура вида позволяет совместить долговременность приспособлений, сформировавшихся на предшествующих этапах развития, с эволюционными и экологическими перспективами. Генофонд вида фактически распадается на генофонды популяций, каждый из которых отличается собственным направлением изменчивости. *Популяция* - это генетически открытые в рамках вида группировки организмов. Популяционные миграции особей, сколь бы незначительными они не были, препятствуют углублению различий и объединяют популяции в единую систему вида. Однако, в случае длительной изоляции, например, пространственной, некоторых популяций от остальной части вида первоначально минимальные различия нарастают. В конечном итоге это приводит к генетической изоляции, что соответствует появлению нового вида.

Нечто подобное в настоящее время происходит в Верхнем Приамурье с популяцией Сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall), которая состоит не теоретически, а уже фактически из двух экотипов (субпопуляций): мигрирующих и оседлых. Мигрирующие косули более крупные, они статистически достоверно ($p < 0,05$) превосходят оседлых косуль по ряду морфометрических показателей: живой массе, развитию внутренних органов, кожи, шерстного покрова и ряду гематологических показателей. Дивергенция популяции Сибирской косули в Амурской области обусловлена различиями природно-климатических условий в южной и северной частях Зейско-Буреинской и Амуро-Зейской равнинах, относительно повышенным радиационным фоном (на верхнем уровне ПДК) и усиленным мутационным процессом. Этому объективно способствует географическая разобщенность периодов гона. Гон у мигрирующих косуль происходит в северных стадиях до начала миграции на юг, а у оседлых – в южных.

Таким образом, обсуждая материал, изложенный в настоящей главе, можно прийти к заключению, что популяция является элементарной биологической структурой, способной к эволюционным

изменениям. Хотя виды состоят из организмов, однако они не способны претерпевать эволюционные преобразования. Отдельная особь от появления до исчезновения испытывает лишь онтогенетические изменения, а изменение генотипов, без которых эволюционный процесс не мыслим, возможно лишь во временных достаточно больших группах особей, то есть в популяциях.

3.4 Видообразование в природе

Согласно синтетической теории эволюции, элементарное явление, с которого начинается видообразование, заключается в изменении генетического состава (генетической конституции или генофонда) популяции. События и процессы, способствующие преодолению генетической инертности популяций и приводящие к изменению их генофондов, называют *элементарными эволюционными факторами* (Ярыгин В.Н. и др., 2003). Важнейшими из них являются *мутационный процесс, популяционные волны, дрейф генов, изоляция, естественный отбор* (см. гл. 2).

Видообразование, то есть появление нового вида, по мнению А.П.Пехова (2002) – это центральный и важнейший этап эволюции. Далее он пишет, что *вид* – это совокупность особей, которые имеют сходное строение и характеризуются сходными функциями. В природе особи вида скрещиваются только между собой, приспособлены к жизни только в определенных условиях, имеют характерный ареал распространения и общее происхождение. Будучи реальной биологической категорией, виды состоят из популяций, причем особям, образующим вид присуща сформировавшаяся в ходе эволюции единая генетическая программа.

Эволюция представляет собой процесс в двух измерениях. Одно является – *анагенезом*, под которым понимают эволюцию организмов в одном направлении, тогда как другое является *кладогенезом*, представляющим собой эволюцию в разных направлениях. Главным содержанием кладогенеза является видообразование пу-

тем разделения одного вида на два и более.

Различают виды *аллопатрические* (имеющие разные неперекрывающиеся ареалы) и *симпатрические*, ареалы которых в большей или меньшей степени перекрываются или даже совпадают. Аллопатричность и симпатричность видов связаны с условиями их возникновения и с тем, какая форма изоляции (территориальная или генетическая) играла основную роль при образовании данного вида. При *аллопатрическом* видообразовании, называемым также *географическим*, препятствием к скрещиванию было пространственное разобщение популяций. Генетическая изоляция развивалась вторично. При *симпатрическом* видообразовании новый вид образуется внутри ареала исходного вида в результате внезапного возникновения у части особей полиплоидии, при нарушении процесса мейоза или при межвидовой гибридизации. При симпатрическом видообразовании с самого начала изоляция групп организмов генетическая.

Большинство видов, особенно животных, возникают аллопатрическим путем. Симпатрическое видообразование на основе полиплоидии, характерно для растений. Симпатрический путь видообразования имеет место у паразитов и связан чаще всего со сменой новых хозяев. На основе анализа генного состава и межхромосомных различий между человеком и человекообразными обезьянами В.Н. Ярыгиным с соавторами (2007) высказано предположение о том, что разделение этих двух ветвей могло идти симпатрическим путем.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Что называют элементарной эволюционной структурой (единицей)?
2. Что является элементарным эволюционным событием?
3. Дайте определение «популяция» и «вид»?
4. Назовите критерии вида. Дайте им характеристику.

5. Дайте определение «популяция панмиктическая»?
6. Назовите главные факторы эволюции и охарактеризуйте их.
7. Назовите современные концепции понимания биологической сущности вида.
8. Каким условиям должна отвечать элементарная эволюционная единица (структура)?
9. Назовите важнейшие свойства популяции и охарактеризуйте их.
10. Закон Харди-Вайнберга.
11. Каково соотношение генотипов в панмиктической популяции?
12. Каким процессом обуславливается постоянное соотношение генотипов в популяциях?
13. Назовите важнейшее условие дивергенции популяции?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 3

1. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П.Алтухов. - М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 760 с.
2. Генетика / Е.К. Меркурьева [и др.]. / под ред. Е.К. Меркурьевой. – М.: Агропромиздат, 1991. - 446 с.
3. Дубинин, Н.П. Генетика популяций и селекция / А.П. Дубинин, Я.Н.Глембоцкий. - М.: Наука, 1967. - 592 с.
4. Дубинин, Н.П. Экспериментальные исследования интеграции наследственных систем в процессе эволюции популяции /А.П. Дубинин - 1948. – 254 с.
5. Кайданов, Л.З. Генетика популяций / Л.З. Кайданов. - М.: Высшая школа, 1996. – 320 с.
6. Меттлер, Л. Генетика популяций в эволюции. / Л. Меттлер, Т. Грегг - М.: Мир, 1972. - 323 с.
7. Мюнтцинг, А. Генетика: общая и прикладная / А. Мюнтцинг. – М.: Мир, 1967. – 610 с.

8. Найдым, В.М. Концепции современного естествознания. - М.: «Альфа», 2004. – 465 с.

9. Пехов, А.П. Биология с основами экологии / А.П. Пехов. - СПб.: Изд - во Лань, 2002. – 672 с.

10. Солсберг, О. Популяционная биология и эволюция / О.Солсберг, Д.Солсберг. - М.: Мир, 1982. - 488 с.

11. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерки учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. - М.: Наука, 1973. - 217 с.

12. Ярыгин, В.Н. Биология в 2-х книгах / В.Н.Ярыгин, В.И.Васильева, И.Н.Волкова / под ред. В.Н.Ярыгина. - М.: Высшая школа. – Кн. 1, 2003. – 432 с.; Кн. 2, 2003. – 334 с.

Глава 4. СУЩНОСТЬ ЖИЗНИ, СВОЙСТВА И УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

4.1 Субстрат и свойства жизни

Введение

Интуитивно мы все понимаем, что есть живое и что есть мертвое. Однако при попытке определить сущность живого возникают трудности. Широко известно, например, определение, данное Ф. Энгельсом, что жизнь - это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой. И все же живая мышь и горящая свеча с физико-химической точки зрения находятся в одинаковом состоянии обмена веществ с внешней средой, равно потребляя кислород и выделяя углекислый газ, но в одном случае - в результате дыхания, а в другом - в процессе горения. Этот простой пример показывает, что обмениваться веществами с окружающей средой могут и мертвые объекты. Таким образом, обмен веществ является хотя и необходимым, но недостаточным критерием определения жизни, впрочем, как и наличие белков. (Бернал Д., 1969).

Из всего сказанного можно сделать вывод, что дать точное определение жизни весьма непросто. Так, французский философ-просветитель Д. Дидро писал: «Я могу понять, что такое агрегат, ткань, состоящая из крохотных чувствительных телец, но живой организм! Это система, представляющая собой единый организм, индивидуум, сознающий себя как единое целое, выше моего понимания! Не понимаю, не могу понять, что это такое!»

Современная биология при описании живого идет по пути перечисления основных свойств живых организмов. При этом подчеркивается, что только совокупность данных свойств может дать представление о специфике жизни.

4.1.1 Сущность и субстрат жизни

Вопрос о происхождении и эволюции живого, естественно, не может быть разрешен, если не известны основные признаки и свойства живого. Только имея в распоряжении известные представления о составе, строении, процессах, протекающих в организме, можно попытаться создать представления о тех условиях, при которых могла возникнуть жизнь, и тех путях, которые могли привести к её появлению (Опарин А.И., 1966, 1977; Бернал Д., 1969).

Вопрос о сущности и субстрате жизни является одним из важнейших давних методологических вопросов в биологии, поскольку интерес к нему восходит еще к античным векам. Сформированные в разные времена определения жизни не могли быть неисчерпывающими из-за отсутствия достаточных научных знаний.

Сложность проблемы происхождения жизни, трудность однозначного её определения неоднократно порождали идеалистические теории (витализм, креационизм и др.).

Лишь развитие молекулярной биологии привело к новому пониманию сущности жизни, определению свойств живого и вычислению уровней организации живого (Пехов А.П., 2002).

Современные представления жизни, учитывающие достижения биологии XX века, не оставляют места теориям, допускающим нематериальную природу сущности жизни. Однако они не сводят жизнь только к физико-техническим закономерностям. (Karcher S.J., 1995).

Многочисленные определения сущности жизни можно свести к двум основным. Согласно первому, жизнь определяется субстратом, носителем её свойств (например, белком) и управляющей программой (нуклеиновые кислоты - ДНК и РНК). Согласно второму, жизнь рассматривается как совокупность специфических физико-химических процессов.

Классические определения Фридриха Энгельса: «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их

внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка» - нуждается в существенном дополнении и уточнении. Энгельс понимал это и пояснял, что в сформулированном им определении жизни имел в виду не собственно белки, а структуры, содержащие белок.

Сам по себе белок - полимер, состоящий из аминокислотных остатков, может быть синтезирован химическим путем и никаких признаков жизни вне организма не проявляет. С другой стороны, обмен веществ также не может служить единственным критерием жизни. Энгельс писал, что «с обменом веществ, который должен объяснить жизнь, в свою очередь, нуждается сам в объяснении при посредстве жизни». В конечном счете, Энгельс склоняется к мысли о том, что критерием живого должно быть самообновление химических составных частей организмов.

В настоящее время всеобщим методологическим подходом к пониманию сущности жизни является понимание жизни в качестве процесса, конечным результатом которого является самообновление, проявляющееся в самовоспроизведении. Все живое происходит только из живого, а всякая организация, присущая живому, возникает только из другой подобной организации. Следовательно, сущность жизни заключается в её самовоспроизведении, в основе которого лежит координация физических и химических явлений и которое обеспечивается передачей генетической информации от поколения к поколениям. Именно эта информация обеспечивается самовоспроизведением. Явление жизни представляет собой форму движения материи, высшей по сравнению с физической формой его существования.

Живое построено из тех же химических элементов, что и неживое (кислород, водород, углерод, азот, сера, фосфор, натрий, калий, кальций и другие элементы). В клетках они находятся в виде органических соединений. Однако организация и форма существования живого имеет специфические особенности, отличающие живое от объектов неживой природы.

В самом общем смысле *жизнь* можно определить как процесс активного поддержания и самовоспроизведения специфической

структуры, идущий с затратой полученной энергии извне. Из этого определения непосредственно вытекает необходимость постоянной связи организма с окружающей средой, осуществляемой путем обмена веществом и энергией. Обмен веществ в пределах организма представлен совокупностью процессов *ассимиляции*, то есть синтеза молекулярных компонентов клетки, в том числе специфичных для вида (в первую очередь белков и нуклеиновых кислот), и *диссимиляции*, то есть распада и выведения из организма остатков отработавших структур. Эти процессы сопровождаются перераспределением энергии. Автотрофные фотосинтезирующие организмы (зеленые растения и бактерии-фототрофы) используют энергию солнечного света, трансформируя её в энергию химических связей (например: синтез АТФ, фотофосфорилирование). Хемосинтезирующие автотрофы (например, железо - и серобактерии) используют энергию малоокисленных неорганических соединений. Гетеротрофы (большинство бактерий, животные и грибы) получают энергию, которая освобождается при распаде органических веществ, синтезированных автотрофами (или другими гетеротрофами). В ходе метаболических превращений значительная часть энергии теряется в форме тепла, повышая энтропию системы «организм – среда».

В качестве субстрата жизни внимание биологов привлекают нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и белки. *Нуклеиновые кислоты* - это сложные химические соединения, содержащие углерод, кислород, водород, азот и фосфор. ДНК является генетическим материалом клеток, определяет химическую специфичность генов. Под контролем ДНК идет синтез белков, в котором участвуют РНК.

Белки - это также сложные химические соединения, содержащие углерод, кислород, азот, серу, фосфор. Молекулы белков характеризуются большими размерами, чрезвычайным разнообразием, которое создается аминокислотами левого вращения, соединенными в полипептидных цепях в разном порядке.

На вопрос, почему именно живая природа выбрала белковые молекулы, построенные из аминокислот левого вращения, до сих пор нет убедительного ответа. Сам Луи Пастер считал, что по-

сколькx живое возникает из неживого, то необходимым предварительным условием для этого процесса должно стать превращение симметричных неорганических молекул в асимметричные. По его предположению, такое превращение могло быть вызвано различными космическими факторами, в частности, геомагнитными колебаниями, вращением Земли, электрическими разрядами и т.п. Попытки экспериментально проверить эту гипотезу не увенчались успехом. Поэтому высказывались предположения о чисто случайном характере возникновения первых живых молекулярных систем, образованных из аминокислот левого вращения. В дальнейшем эта особенность могла быть передана по наследству и закрепиться как неотъемлемое свойство всех живых систем.

Большинство клеточных белков представлено ферментами. Они выступают также в роли структурных компонентов клетки. Каждая клетка содержит сотни разных белков, причем клетки того или иного типа обладают белками, свойственными только им. Поэтому содержимое клеток каждого типа характеризуется определенным белковым составом.

Однако ни нуклеиновые кислоты, ни белки в отдельности не являются субстратами жизни. В настоящее время считают, что основным субстратом жизни являются *нуклеопротеиды*. Они входят в состав ядра и цитоплазмы клеток животных и растений. Из них построены хроматин (хромосомы) и рибосомы. Они обнаружены на протяжении всего органического мира - от вирусов до человека. Можно сказать, что нет живых систем, не содержащих нуклеопротеидов. Однако важно подчеркнуть, что нуклеопротеиды являются субстратом жизни лишь тогда, когда они находятся в клетке, функционируют и взаимодействуют там. Вне клеток (после выделения из клеток) они являются обычными химическими соединениями. Следовательно, жизнь есть организационная структура и функциональная система взаимодействия нуклеиновых кислот и белков.

Нельзя не отметить, что молекулы, рассматриваемые в качестве субстрата жизни, подвергаются непрерывным превращениям во времени и пространстве. Достаточно сказать, что ферменты могут превратить любой субстрат в продукт реакции в исключительно

короткое время. Поэтому определение нуклеопротеидов в качестве субстрата жизни означает признание последнего в качестве очень подвижной системы.

Следовательно, определение Энгельсом жизни как процесса обмена веществ не потеряло значения. Однако оно дополняется организационной, информационной и эволюционной трактовками.

Обмен веществ - условие поддержания и воспроизведения, необходимой для жизни структуры, специфичной для каждого вида организмов. Жизнь прекращается с разрушением определенной структурной организации. Специфичность структуры обуславливается и поддерживается информацией, содержащейся в размножающихся матричным путем генетических программах. В процессе матричного синтеза генетических программ неизбежно возникают ошибки копирования (*мутации*), вследствие чего копии программ отличаются друг от друга (*конвариантная репликация*). Хотя значительная часть мутаций корректируется возникшими на ранних этапах эволюции механизмами репарации, остающихся наследственных изменений достаточно, чтобы привести к разнокачественности особей и разной степени их приспособленности к условиям среды.

Разнокачественность организмов создает предпосылки для действия естественного отбора, приводящего, в зависимости от условий, либо к усложнению и усовершенствованию организмов, либо к регрессу, упрощению их организации. Таким образом, сама сущность жизни как самовоспроизводящегося процесса является предпосылкой эволюции. Осуществляемый на основе обмена веществ матричный синтез генетических программ и вытекающие из него ошибки копирования, являются заметными предпосылками биологической эволюции, что несвойственно неживой природе, по сравнению с которой жизнь – это форма движения материи более высокого уровня.

В отличие от живого различают понятие «*мертвое*», под которым понимают совокупность некогда существовавших организмов, утративших механизм синтеза нуклеиновых кислот и белков, то есть способность к молекулярному воспроизведению. Например,

«мертвым» является известняк, образованный из остатков живших когда-то организмов.

Наконец, следует различать, *«неживое»*, то есть ту часть материи, которая имеет неорганическое (абиотическое) происхождение и ничем не связана в своем образовании и строении с живыми организмами. Например, «неживым» является известняк, - образованный из неорганических вулканических известняковых отложений. *Неживая материя*, в отличие от *живой* не способна поддерживать свою структурную организацию и использовать для этих целей внешнюю энергию.

Как живое, так и неживое построены из молекул, которые изначально являются неживыми. Тем не менее, живое резко отличается от неживого. Причины этого глубокого различия определяются свойствами живого, а молекулы, содержащиеся в живых системах, называют *биомолекулами*.

Таким образом, *жизнь* - это форма движения материи, качественно более высокая, чем физическая и химическая, и особое направление её развития, обусловившее образование, существование, саморазмножение на основе специфической (генетической) информации и самообновления в процессе обмена веществ и энергии с внешней средой окруженных мембранами сложных нуклеопротеидных структур и систем, которые реализуются в индивидуальных биологических организмах и их совокупностях (популяциях, видах и т.п.).

4.1.2 Свойства живого

Для живого характерен комплекс свойств, который в совокупности отличает живое от неживого, «делает» живое живым (Пехов А.П., 2002).

Основные признаки живого:

1. *Сложность и упорядоченность структуры.* Уровни организации значительно выше, чем у неживых структур. Живые организмы получают энергию из внешней среды, тем самым сохраняя

упорядоченность. Большая часть организмов прямо или косвенно используют солнечную энергию. Живые организмы - упорядоченные структуры на молекулярном уровне, и имеют высокую сложность химических соединений на молекулярном и надмолекулярном уровнях. Создание порядка из беспорядочного молекулярного движения - важнейшее свойство живого. Упорядоченность в пространстве сопровождается упорядоченностью во времени. Причем эта упорядоченность происходит за счет неживого, то есть внешней среды.

2. *Специфичность организации.* Все живые организмы, даже надклеточные, имеют внутреннюю среду, которая подвержена регуляции и связана с внешней средой. Характерной для любого организма единицей организации структуры и функции является клетка. Клетка специфически организована в ткани, последние - в органы, органы - в системы органов. Организмы специфически организованы в популяции, а популяции - в биоценозы. Биоценозы вместе с абиотическими факторами формируют биогеоценозы (экологические системы), являющиеся элементарными единицами биосферы.

3. *Размножение.* Все живые организмы способны к размножению, к самовоспроизведению, причем в многочисленных генерациях. Всё живое размножается. Эта способность к самовоспроизведению, пожалуй, самая поразительная способность живых организмов. Причем потомство, похоже, и в то же время, чем-то отличается от родителей. В этом проявляется действие механизмов наследственности и изменчивости, определяющих эволюцию всех видов живой природы.

4. Сходство потомства с родителями обусловлено еще одной замечательной особенностью живых организмов - *передавать потомкам заложенную в них информацию, необходимую для жизни, развития и размножения.* Информация о самовоспроизведении закодирована в ДНК на основе матричного его синтеза. Эта информация содержится в генах - единицах наследственности. Генетический материал определяет направления развития организма. Вот почему потомки похожи на родителей. Однако эта информация в процессе передачи несколько видоизменяется, искажается. В связи

с этим, потомки не только похожи на родителей, но и отличаются от них. Передача потомству информации, необходимой для их жизни, развития и размножения осуществляется через гены и во время обучения. Все живое отличает от неживого только то, что жизнь зародилась лишь однажды, и с тех пор началу новой жизни дает только живое.

5. *Раздражимость.* Живые организмы активно реагируют на внешнюю среду, если толкнуть камень, то он пассивно сдвигается с места. Если толкнуть животное, оно отреагирует активно: убежит, нападет или изменит форму. Способность реагировать на внешние раздражения - универсальное свойство всех живых существ, как растений, так и животных.

6. *Раздражимость* - это реакция живого на внешние воздействия. Факторы, вызывающие отражения, характерные для живой материи называют *раздражителями* (цвет, температура, звук, электрический ток, пищевые вещества, газы, яды, механические воздействия и т.д.). У организмов, лишенных нервной системы (простейшие и растения), раздражимость (ответные реакции) проявляются в виде тропизмов, таксисов (направленные движения и ориентация отдельных органов или всего организма) и др. У человека имеется еще и вторичная сигнальная система.

7. *Движение* - характерная черта всех живых организмов. Способностью к движению обладают все живые существа. Многие одноклеточные организмы двигаются с помощью особых органоидов. К движению способны и клетки многоклеточных организмов (лейкоциты, блуждающие соединительнотканые клетки и др.), а также некоторые клеточные органеллы. Совершенство двигательной реакции достигается в мышечном движении многоклеточных животных организмов, которое заключается в сокращении мышц.

8. *Целостность (непрерывность) и дискретность (прерывистость).* Целостность выражается в том, что существование организмов зависит от других, но она дискретна, поскольку состоит из отдельных особей организма. Субстрат живых непрерывен (целостен), поскольку состоит из нуклеопротеидов, а они из нуклеиновых кислот и белков. Нуклеиновые кислоты и белки являются це-

лостными соединениями (непрерывны), но они состоят из нуклеопротеидов и аминокислот. Репликация ДНК является непрерывным процессом, однако она дискретна в пространстве и времени, так как в ней принимают участие различные генетические структуры и ферменты. Митоз непрерывен и прерывен. Любой организм - целостная структура, но она состоит из дискретных единиц: клеток, органов, систем органов. Органический мир представляет собой не только целостную систему (существование одних организмов зависит от других), но и дискретную, поскольку состоит из отдельных организмов.

9. *Специфичность взаимоотношений со средой.* Каждый организм, каждая живая система являются открытой трансдинамической системой, обменивающейся веществом и энергией с внешней средой. Организмы живут в условиях определенной среды, которая для них служит источником свободной энергии и строительного материала. В рамках термодинамических понятий каждая живая система (организм) представляет собой «открытую» систему, позволяющую взаимно обмениваться энергией и веществом в среде, в которой существуют другие организмы и действуют абиотические факторы. Следовательно, организмы взаимодействуют не только между собой, но и со средой, из которой они получают все необходимое для жизни. Организмы либо отыскивают среду, либо адаптируются (приспосабливаются) к ней. Формами адаптивных реакций являются *физиологический гомеостаз* (способность организмов противостоять факторам среды) и *гомеостаз развития* (способность организмов изменять отдельные реакции при сохранении всех других свойств). Адаптивные реакции определяются *нормой реакции*, которая генетически детерминирована и имеет свои границы. Между организмами и средой, между живой и неживой природой существует единство, заключающееся в том, что организмы зависят от среды, а среда изменяется в результате жизнедеятельности организмов. Результатом жизнедеятельности организмов является возникновение атмосферы со свободными кислородом и почвенного покрова Земли, образование каменного угля, торфа, нефти и т.д.

10. *Рост и развитие.* Рост организмов происходит путём прироста массы организма за счет увеличения размеров и числа клеток. Он сопровождается развитием, проявляющимся в дифференцировке клеток, усложнений структуры и функций. В процессе онтогенеза формируются признаки в результате взаимодействия генотипа и среды. Филогенез сопровождается появлением гигантского разнообразия организмов, органической целесообразностью. Процессы роста и развития подвержены генетическому контролю и нейрогуморальной регуляции.

11. *Обмен веществ и энергии.* Благодаря этому свойству обеспечивается постоянство внутренней среды организмов их взаимоотношение с окружающей средой, что является условием для поддержания жизни организмов. Живые клетки получают (поглощают) энергию из внешней среды в форме энергии света. В дальнейшем химическая энергия преобразуется в клетках для выполнения многих работ. В частности, для осуществления химической работы в процессе синтеза структурных компонентов клетки, осмотической работы, обеспечивающей транспорт разных веществ в клетке и вывод из них ненужных веществ и механической работы, обеспечивающей сокращение мышц и передвижение организмов. У неживых объектов, например, в машинах химическая энергия превращается в механическую только в случае двигателей внутреннего сгорания.

Клетка является изотермической системой. Между ассимиляцией (анаболизмом) и диссимиляцией (катаболизмом) существует диалектическое единство, проявляющееся в их непрерывности и взаимности. Например, непрерывно происходящие в клетке превращения углеводов, жиров и белков являются взаимными. Потенциальная энергия поглощаемых клетками углеводов, жиров и белков превращается в кинетическую энергию и тепло по мере превращения этих соединений. Замечательной особенностью клеток является то, что они содержат ферменты. Будучи катализаторами, они ускоряют протекание реакций, синтеза и распада в миллионы раз, при этом в отличие от органических реакций, осуществляемых с использованием искусственных катализаторов (в лабораторных

условиях), ферментативные реакции в клетках осуществляются без образования побочных продуктов.

В живых клетках энергия, полученная из внешней среды, накапливается в виде АТФ (аденозинтрифосфата). Теряя концевую фосфатную группу, что имеет место при передаче энергии другим молекулам, АТФ превращается в АДФ (аденозиндифосфат). В свою очередь, получая фосфатную группу (за счет фотосинтеза или химической энергии), АДФ может снова превратиться в АТФ, то есть стать главным носителем химической энергии. Такие особенности у неживых систем отсутствуют.

Обмен веществ и энергии в клетках ведет к восстановлению (замене) разрушенных структур, к росту и развитию организмов.

12. *Наследственность и изменчивость.* Наследственность обеспечивает материальную преемственность между родителями и потомством, между поколениями организмов, что в свою очередь обеспечивает непрерывность и устойчивость жизни. Основу материальной преемственности в поколениях и непрерывности жизни составляет передача от родителей к потомству генов, в ДНК которых зашифрована генетическая информация о структуре и свойствах белков. Характерной особенностью генетической информации является её чрезвычайная стабильность.

Изменчивость связана с появлением у организмов признаков, отличных от исходных, и определяется изменениями в генетических структурах. Наследственность и изменчивость создают материал для эволюции организмов.

Любое повреждение молекул ДНК, вызванное физическими или химическими факторами воздействия, может быть восстановлено с помощью одного или нескольких ферментативных механизмов, что представляет собой саморегуляцию. Она обеспечивается за счет действия контролирующих генов и, в свою очередь, обеспечивает стабильность генетического материала и закодированной в нем генетической информации.

13. *Внутренняя регуляция.* Процессы, протекающие в клетках, подвержены регуляции. На молекулярном уровне регуляторные механизмы существуют в виде обратных химических реакций,

основу которых составляют реакции с участием ферментов, обеспечивающие замкнутость процессов регуляции по схеме – «синтез – распад – ресинтез». Синтез белков, включая белки-ферменты, регулируется с помощью механизмов репрессии, индукции и позитивного контроля. Напротив, регуляция активности самих ферментов происходит по принципу обратной связи, заключающейся в ингибировании конечным продуктом. Известно также регулирование путем химической модификации ферментов. В регуляции активных клеток принимают участие гормоны, обеспечивающие химическую регуляцию.

Обобщая сведения о свойствах живого, можно заключить, что клетки представляют собой открытые изотермические системы, которые способны к самосборке, внутренней регуляции и к самовоспроизведению. В этих системах осуществляется множество реакций синтеза и распада, катализируемых ферментами, синтезируемыми внутри самих клеток.

Свойства, перечисленные выше, присущи только живому. Некоторые из этих свойств обнаруживаются и при исследовании тел неживой природы. Однако у последних они характеризуются совершенно другими особенностями. Например, кристаллы в насыщенном растворе соли могут «расти». Однако этот рост не имеет тех качественных и количественных характеристик, которые присущи росту живого. Между свойствами, характеризующими живое, существует диалектическое единство, проявляющееся во времени и пространстве на протяжении всего органического мира, на всех уровнях организации живого (Пехов А.П., 2002).

4.2 Уровни организации живого

Жизнь на Земле представлена индивидуумами определённого строения, принадлежащими конкретным систематическим группам, а также сообществам разной сложности.

В организации живого в основном различают следующие уровни: молекулярный, клеточный, тканевый, органнй, организ-

менный, популяционный, видовой, биоценотический, биогеоцено-
тический и глобальный (биосферный). На всех этих уровнях прояв-
ляются все свойства, характерные для живого. Каждый из этих
уровней характеризуется особенностями, присущими другим уров-
ням, но каждому уровню присущи собственные специфические
особенности (Пехов А.П., 2002).

Индивидуумы обладают молекулярной, клеточной, тканевой и
органный структурностью; сообщества бывают маловидовые и мно-
говидовые. Индивидуумы и сообщества организованы в простран-
стве и времени. По подходу к их изучению, по наличию специфиче-
ских элементарных единиц, по мнению В.И. Кремянского
(1980), считается достаточным выделение следующих четырёх ос-
новных уровней организации живой материи (табл.2).

Молекулярный уровень составляет предмет молекулярной
биологии, изучает строение белков, углеводов, липидов, стероидов,
находящихся в клетке, их функции как ферментов, роль нуклеино-
вых кислот в хранении, репликации и реализации генетической ин-
формации, то есть процессы синтеза ДНК, РНК и белков. Этот уро-
вень является глубинным в организации живого: на этом уровне
достигнуты большие практические успехи в области биотехнологии
и генной инженерии.

Таблица 2

Основные уровни организации живой материи

Уровни	Элементарная еди- ница	Элементарное явление
Молекулярно- генетический	ген	редупликация, внутрикле- точный перенос генетиче- ской информации
Организменный	организм, особь	дифференцировка
Популяционно- видовой	популяция	изменение генотипическо- го состава популяции
Биогеоценоличе- ски- биосферный	биогеоценоз	этапы круговорота веществ

Размеры биологических молекул характеризуются довольно значительным разнообразием, которое определяется занимаемым ими пространством в живой материи. Самыми малыми биологическими молекулами являются нуклеотиды, аминокислоты и сахара. Напротив, белковые молекулы характеризуются очень большими размерами. Например, диаметр молекулы гемоглобина человека составляет 6,5 Нм.

Биологические молекулы синтезируются из низкомолекулярных предшественников, которыми являются: окись углерода, вода и атмосферный азот, и которые в процессе метаболизма, превращаются через промежуточные соединения возрастающей молекулярной массы (строительные блоки) в биологические макромолекулы с большой молекулярной массой. На этом уровне начинаются и осуществляются важнейшие процессы жизнедеятельности (кодирование и передача наследственной информации, дыхание, обмен веществ и энергии, изменчивость и др.).

Объединяясь, макромолекулы разных типов образуют надмолекулярные структуры, примерами которых являются нуклеопротеиды, представляющие собой комплексы нуклеиновых кислот и белков, липопротеиды - комплексы липидов и белков. В этих структурах комплексы связаны не ковалентно, однако, не ковалентное связывание весьма специфично. Биологическим макромолекулам присущи непрерывные превращения, которые обеспечиваются химическими реакциями, катализируемыми ферментами. В этих реакциях ферменты превращают субстрат в продукт реакции в течение исключительно короткого времени, которое может составлять несколько миллисекунд или даже микросекунд. Так, например, время раскручивания двухцепочечной ДНК перед её репликацией составляет всего лишь несколько микросекунд.

Биологическая специфика молекулярного уровня определяется функциональной спецификой биологических молекул. Так, специфичность нуклеиновых кислот заключается в том, что в них закодирована генетическая информация о синтезе этих белков. Другие биологические молекулы этим свойством не обладают.

Специфичность белков определяется строго определённой последовательностью аминокислот в их молекулах, которая определяет специфические биологические свойства белка. Углеводы и липиды являются носителями и источниками энергии, стероиды в виде стероидных гормонов имеют значение для регуляции ряда метаболических процессов.

На молекулярном уровне осуществляется фиксация лучистой энергии Солнца и превращение этой энергии в химическую (в углеводах и др. химических соединениях), а химическая - в биологически доступную энергию, запасённую в АТФ и наконец - в механическую и электрическую. Молекулярный уровень обеспечивает энергией клеточный уровень.

Биологические молекулы обеспечивают преемственность между молекулярным и следующим за ним уровнем - клеточным, поскольку являются материалом, из которого образуются надмолекулярные структуры.

На уровне *надмолекулярных* (субклеточных) структур изучают строение и функции органоидов (хромосом, митохондрий, рибосом и др.)

Клеточный уровень организации живой материи - это особый уровень. Этот уровень организации живого представлен клетками, существующими в качестве самостоятельных организмов (бактерии, риккетсии, простейшие и другие), а так же клетками многоклеточных организмов. Главной особенностью клеточного уровня организации живой материи является то, что с него начиналась жизнь. Вначале появились на Земле одноклеточные организмы и только потом - многоклеточные. Клетки являются основной формой организации живой материи, элементарными единицами из которых построены все живые существа на Земле (прокариоты и эукариоты).

Биология клетки (цитология) - один из основных разделов современной биологии, который изучает проблемы морфологии, организации клетки у многоклеточных организмов, специализации клеток, функции клеточной мембраны, механизма и регуляции де-

ления клеток. Эти проблемы имеют важнейшее значение для медицины, в том числе и ветеринарной.

Тканевый уровень представлен системой клеток, сходных по происхождению, строению и функциям в организме, а также межклеточных веществ и структур - продуктов жизнедеятельности. Ткани возникли в ходе исторического развития вместе с многоклеточностью. У многоклеточных организмов они образуются в процессе онтогенеза вследствие дифференциации клеток. У животных различают: эпителиальную, соединительную, мышечную, нервную ткани, и также кровь и лимфу. У растений выделяют меристематическую, защитную, основную и проводящую ткани. На этом уровне происходит специализация клеток.

Органный уровень представлен отдельными органами организмов. У простейших пищеварение, дыхание, циркуляция веществ, выделение, передвижение и размножение осуществляются за счёт различных органелл. У более совершенных организмов имеются системы органов. У растений и животных они формируются за счёт разного количества тканей. Для позвоночных характерна цефализация, защищающаяся в сосредоточении важнейших центров и органов чувств в голове.

Организменный уровень представлен одноклеточными и многоклеточными организмами растительной и животной природы. На организменном уровне изучают особь и свойственные ей, как целому, черты строения, физиологические процессы, в том числе дифференцировку, механизмы адаптации (акклиматизации) и поведения, в частности -нейрогуморальные механизмы регуляции функций центральной нервной системы.

Организмы уникальны в природе, потому что уникален их генетический материал, детерминирующий развитие и взаимоотношение их с окружающей средой. На организменном уровне происходит реализация генетической информации, создание структурных и функциональных особенностей, присущих организмам данного вида.

Популяционный уровень. Растения и животные не существуют изолированно; они объединены в популяции. Создавая надорга-

низменные системы, популяции характеризуются определённым генофондом и определённым местом обитания. В популяциях начинаются и элементарные эволюционные преобразования, происходит выработка адаптивной формы.

На видовом уровне изучают факторы, влияющие на разнообразие и численность популяций, проблемы сохранения исчезающих видов, динамику состава популяций, действие факторов микроэволюции и т. д.

В составе одного вида может быть от одной до многих тысяч популяций, представители которых характеризуются самым различным местообитанием и занимают разные экологические ниши. Виды представляют собой результат эволюции и характеризуются сменяемостью. Ныне существующие виды не похожи на виды, существовавшие в прошлом. Вид является также единицей классификации живых существ. Для хозяйственной деятельности человека важны такие проблемы популяционной биологии, как контроль численности видов, наносящих ущерб хозяйству, поддержание оптимальной численности эксплуатируемой и охраняемой популяции.

На биогеоценотическом уровне ведущими являются проблемы взаимоотношений организмов в биоценозах, условия, определяющие их численность и продуктивность, устойчивость биоценозов, роль и влияние человека на сохранность биоценозов и их комплексов.

На биосферном уровне современная биология решает глобальные проблемы, например, определение интенсивности образования свободного кислорода растительным покровом Земли, измерение её озоновой оболочки, концентрации углекислого газа в атмосфере, связанной с деятельностью человека.

Разделение живой материи и проблем биологии по уровням организации, хотя и отражает объективную реальность, но, в то же время, является условным, так как почти все конкретные задачи биологии касаются одновременно нескольких уровней, а нередко всех и сразу. Так, проблемы эволюции или онтогенеза не могут рассматриваться только на уровне организма, без молекулярного, субклеточного, клеточного, органно-тканевого, а также популяци-

онно-видового и биогеоценотического уровней. Проблема регуляции численности опирается на молекулярный и клеточный уровни, но касается также всех вышестоящих уровней, включая аспекты загрязнения биосферы и др.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Назовите основные таксономические единицы и правила использования бинарной номенклатуры.

2. Почему в классификации организмов много спорных вопросов?

3. В чем заключается методологический подход к пониманию сущности жизни?

4. Назовите и обоснуйте главные этапы на пути возникновения и развития жизни: 1) абиогенное образование простых органических веществ; 2) полимеризация мономеров в биологические полимеры (белки – полипептиды, нуклеиновые кислоты); 3) образование предбиологических форм сложного химического состава, имеющих некоторые свойства живых существ; 4) биогенное образование атмосферы; 5) возникновение простейших живых форм, имеющих всю совокупность главных свойств жизни – примитивных клеток; 6) биологическая эволюция возникновения живых существ.

5. Дайте определение сущности жизни. Сделайте ему научное обоснование.

6. Назовите свойства живого.

7. Обоснуйте содержание понятий «мертвое» и «живое».

8. Каковы уровни организации живого? Имеются ли общие черты у разных уровней организации живого?

9. Почему нуклеопротеиды считают субстратом жизни и при каких условиях они выполняют эту роль?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 4

1. Бернал, Д. Возникновение жизни. - М.: Мир - 1969. - 391 с.
2. Генетика / А.А. Жученко [и др.] под ред. А.А. Жученко. - М.: Колос, 2003. - 490 с.
3. Инге–Вечтомов, С.Т. Генетика с основами селекции / С.Т. Инге-Вечтомов. - М.: Высшая школа, 1989. - 591 с.
4. Мюнтцинг, А. Генетика: общая и прикладная / А. Мюнтцинг. - М: Мир, 1967. – 610 с.
5. Найдым, В.М. Концепции современного естествознания. / В.М.Найдым. - М.: Альфа, 2004. – 465 с.
6. Опарин, А.И. Возникновение и начальное развитие жизни / А.И.Опарин. - М.: Медицина, 1966. – 75 с.
7. Пехов, А.П. Биология и научно-технический прогресс / А.П.Пехов. - М.: Знание, 1984. - 640 с.
8. Пехов, А.П. Биология и общая генетика / А.П. Пехов. - М.: Руды, 1993. - 439 с.
9. Пехов, А.П. Биология с основами экологии / А.П. Пехов. - СПб: Лань, 2002. - 672 с.
10. Ярыгин, В.Н. Биология в 2-х книгах / В.Н.Ярыгин, В.И.Васильева, И.Н.Волкова / под ред. В.Н.Ярыгина. - М.: Высшая школа. – Кн. 1, 2003. – 432 с.; Кн. 2, 2003. – 334 с.
11. Karcher, S.J. Molecular Biology / S.T. Karcher - CAD. Press. 1995. -273 p.
12. Murphy, M.P. What is Life? The Next Fifty Years / M.P. Murphy, L.A.O'Neill - Cambridge University Press, 1995. - 203 p.

Глава 5. ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНОВ И СИСТЕМ ИХ РЕГУЛЯЦИИ

5.1 Сравнительная молекулярная биология гена и некоторые тенденции в эволюции гена

5.1.1 Эволюция генома

Геном предполагаемого общего предка про- и эукариот. Общие принципы организации наследственного материала, представленного нуклеиновыми кислотами, а также принципы записи генетической информации у про- и эукариот свидетельствует в пользу единства их происхождения от общего предка, у которого уже была решена проблема самовоспроизведения и записи информации на основе репликации ДНК и универсальности генетического кода. Однако геном такого предка сохранял большие эволюционные возможности, связанные с развитием надмолекулярной организации наследственного материала, разных путей реализации наследственной информации и регуляции этих процессов.

Различия в организации генома, деталях процессов экспрессии генов и механизмов ее регуляции у про- и эукариот свидетельствует в пользу эволюции названных типов клеток по разным направлениям после их дивергенции от общего предка.

Существует предположение, что в процессе возникновения жизни на Земле первым шагом явилось образование самовоспроизводящихся молекул нуклеиновых кислот, не несущих первоначально функции кодирования аминокислот в белках. Благодаря способности к самовоспроизведению эти молекулы сохранялись во времени. Таким образом, первоначальный отбор шел на *способность к самосохранению через самовоспроизведение*. В соответствии с рассмотренным предположением позднее некоторые участки ДНК приобрели функцию кодирования, то есть стали структурными генами, совокупность которых на определенном этапе эволюции составила первичный генотип. Экспрессия возникших кодирующих

последовательностей ДНК привела к формированию первичного фенотипа, который оценивался естественным отбором на способность выживать в конкретной среде.

Важным моментом в рассматриваемой гипотезе является предположение о том, что существенным компонентом первых клеточных геномов была избыточная ДНК, способная реплицироваться, но не несущая функциональной нагрузки в отношении формирования фенотипа. Предполагают, что разные направления эволюции геномов про- и эукариот связаны с различной судьбой этой избыточной ДНК предкового генома, который должен был характеризоваться достаточно большим объемом. Вероятно, на ранних стадиях эволюции простейших клеточных форм у них еще не были в совершенстве отработаны главные механизмы потока информации (репликация, транскрипция, трансляция). Избыточность ДНК в этих условиях создавала возможность расширения объема кодирующих нуклеотидных последовательностей за счет некодирующих, обеспечивая возникновение многих вариантов решения проблемы формирования жизнеспособного фенотипа.

Эволюция прокариотического генома. По мере совершенствования и повышения надежности главных механизмов потока информации значение избыточной ДНК в повышении выживаемости организмов снижалась. В такой ситуации одним из возможных направлений изменения генома было уменьшение его размера за счет утраты некодирующих нуклеотидных последовательностей. Именно так можно представить эволюционный путь, пройденный геномом современных прокариот. Одновременно в качестве механизмов, поддерживающих выживаемость этих форм, в историческом развитии закреплялось свойственное им короткое время генерации, то есть интенсивное размножение и быстрая смена поколений (кишечная палочка делится каждые 20 мин). Перечисленные особенности хорошо сочетаются с гаплоидностью прокариот, что приводит к воспроизведению в фенотипе любой мутации.

Экспрессия 95% ДНК, относительно малые размеры генома, гаплоидность, проявление в фенотипе практически каждой мутации в сочетании с коротким временем генерации обуславливают высо-

кую приспособленность. Вместе с тем для прокариотического типа организации несвойственны обширные и разнообразные изменения структуры. Вследствие этого описанное направление эволюции, обеспечивая высокую способность к выживанию (прокариоты существуют на Земле около 3,5 млрд. лет), является тупиковым в плане прогрессивной эволюции живых существ.

Эволюция эукариотического генома. В отличие от изменений прокариотического генома преобразования генома в эволюции эукариот связаны с нарастающим количеством ДНК. Это увеличение наблюдается в процессе прогрессивной эволюции эукариот. На фоне такого увеличения большая часть ДНК является «молчащей», то есть не кодирует аминокислот в белках или последовательностей нуклеотидов в р-РНК и т-РНК. Даже в пределах одного гена молчащие (интроны) и кодирующие (экзоны) участки могут перемежаться. В составе ДНК обнаруживаются высоко и умеренно повторяющиеся последовательности. Вся масса ДНК распределена между определенным числом специализированных структур - хромосом. Хромосомы в отличие от нуклеотида прокариот имеют сложную химическую организацию. Эукариоты в большинстве случаев диплоидны. Время генерации у них значительно больше, чем у прокариот. Отмечаемые особенности, оформившиеся в ходе эволюции генома эукариот, допускают широкие структурные изменения и обеспечивают не только адаптивную (приспособительную), но и прогрессивную эволюцию.

Среди перечисленных выше моментов увеличение размеров генома в эволюции эукариот привлекает особое внимание. Этот процесс может осуществляться различными способами. Наиболее резко размер генома изменяется в результате *полиплоидизации*, которая достаточно широко распространена в природе. Она заключается в увеличении количества ДНК и хромосом кратном гаплоидному. Достигаемое в результате состояние полиплоидии приводит к увеличению дозы всех генов и создает избыток «сырого» генетического материала, который впоследствии видоизменяется в результате мутаций отбора.

По-видимому, в ходе эволюции в результате накопления му-

таций и дивергенции нуклеотидных последовательностей полиплоидизация сопровождалось переходом к диплоидному состоянию. Само по себе увеличение дозы генов еще не означает достижения однозначно положительного биологического результата. Об этом свидетельствует развитие в эволюции эукариот механизмов компенсации возрастающей дозы генов в ходе их экспрессии путем сокращения времени жизни в клетках зрелой РНК. Так, у тетраплоидных карповых рыб в ответ на увеличение дозы генов в р-РНК в молекулах р-РНК соматических клеток возникают скрытые внутренние разрывы, которые приводят к преждевременному их старению и сокращению содержания в цитоплазме.

Если бы увеличение объема генома происходило только в результате полиплоидизации, то в природе должно было бы наблюдаться скачкообразное изменение его размеров. На самом деле этот процесс демонстрирует главное увеличение содержания ДНК в геноме. Это позволяет допустить возможность других механизмов, изменяющих его объем.

Действительно, некоторые значения в определении размера генома имеют хромосомные перестройки, сопровождающие изменением содержания ДНК в них, такие, как дупликации, делеции и транслокации. Они обуславливают повторение, утрату некоторых последовательностей в составе хромосомы или перенос их в другие хромосомы.

Важным механизмом увеличения объема генома является амплификация нуклеотидных последовательностей, которая заключается в образовании их копий, что приводит к возникновению повторяющихся участков ДНК. Особенностью генома эукариот является наличие таких повторов в большом количестве, свидетельствующее о существенном вкладе механизма амплификации в увеличение размеров наследственного материала. Амплифицированные последовательности образуют семейства, в которых они собраны вместе (тандемная организация) или же распределяются по разным хромосомам.

Подвижные генетические элементы. Определенная роль эволюции геномов как про-, так и эукариотических клеток принадле-

жит так называемым подвижным генетическим элементам - транспозонам. Они представляют собой автономные единицы, несущие в нуклеотидной последовательности информацию о структуре особых белков, которые обеспечивают их способность к перемещению из одного участка генома в другой. Такое перемещение - транспозиция - может происходить в строго определенных участки хромосом, узнаваемые этими специфическими белками. Транспозиция предполагает репликацию нуклеотидной последовательности подвижного генетического элемента и встраивание копии в ДНК - мишень с сохранением другой копии в прежнем месте.

Установлена также способность подвижных генетических элементов к точному вырезанию и удалению их из хромосомы. Перемещение таких нуклеотидных последовательностей в пределах генома может влиять на регуляцию экспрессии генов, которые прилегают к месту встраивания этих элементов. В результате таких перемещений могут активироваться ранее не активные гены, и наоборот.

Обнаружение подвижных генетических элементов в геномах как про-, так и эукариот указывает на определенные эволюционные преимущества, связанные с их наличием в наследственном материале. Возможно, рекомбинационные процессы, обеспечиваемые подвижными генетическими элементами, имеют немаловажное значение в структурной эволюции генома.

Роль горизонтального переноса агенетического материала в эволюции генома. Наряду с транспозонами не способными, очевидно, существовать вне генома и образовывать свободные молекулы ДНК, описаны элементы, обнаруживаемые как в составе генома, так и вне его. Существование таких подвижных элементов дает возможность обсуждать роль горизонтального переноса генетического материала в эволюции генома.

Если описанные выше изменения структуры генома передаются из поколения в поколение организмов одного и того же вида, то есть по вертикали, то горизонтальный перенос генетической информации может происходить и между организмами разных видов, одновременно существующими на Земле. В настоящее время дока-

зана возможность изменения наследственных свойств у бактерий путем введения в бактериальную клетку чужеродной ДНК при конъюгации или с помощью фагов. Оказывается, чужеродную ДНК можно ввести и в эукариотическую клетку, где она будет сохраняться как внехромосомный элемент или интегрироваться в геном и экспрессироваться.

Недавно получены данные, свидетельствующие о том, что гены могут переходить от одного эукариотического организма к другому и даже от эукариот к прокариотам, хотя это происходит крайне редко. Примером могут служить данные о несовпадении скоростей эволюции отдельных последовательностей генов гистонов у некоторых видов морских ежей. Это можно объяснить относительно поздним по сравнению с временем дивергенции этих видов горизонтальным переносом указанных последовательностей, проявляющих большее сходство, чем этого можно было ожидать.

Другим примером является более высокая гомология фермента супероксиддисмутазы у рыбы семейства сребробрюшковых и ее бактериального симбионта, чем у последнего и других прокариот. Объяснением такого сходства может служить горизонтальный перенос гена, кодирующего этот фермент от рыбы-хозяина к бактерии-симбионту.

Вероятно, ведущая роль в горизонтальном переносе генетической информации принадлежит вирусам. В настоящее время широко обсуждается роль ретровирусов, наследственный материал которых представлен молекулой РНК, в перенесении информации от клетки к клетке. Включая в свой геном м-РНК эукариотической клетки-хозяина, вирус затем переносит ее в другую клетку, где происходит обратная транскрипция. ДНК, синтезированная на матрице РНК вируса, включается в геном новой клетки-хозяина, обеспечивая новой клетке новые наследственные свойства.

Данных по горизонтальному переносу генов еще очень мало, и они не являются бесспорными, поскольку не исключены и другие объяснения. Если же такой перенос имеет место, то это означает, что существуют пути эволюции, считавшиеся невозможными для эукариот. В любом случае подобное явление происходит крайне

редко, так как необходимость взаимного приспособления генов в геноме ограничивает возможность встраивания в него чужеродных функциональных последовательностей.

Характеристика генотипа как сбалансированной по дозам системы взаимодействующих генов. Значение сохранения дозового баланса генов в генотипе для формирования нормального фенотипа.

У организмов, размножающихся половым путем, генотип формируется в результате слияния геномов двух родительских половых клеток. Он представляет собой двойной набор генов, заключенных в геноме данного вида. Так как при каждом акте оплодотворения взаимодействующие гаметы несут определенные и часто разные аллели генов, генотип каждого отдельного организма представляет собой оригинальный двойной набор аллелей генов. Таким образом, гены, представленные в геноме уникальными нуклеотидными последовательностями, в генотипе присутствуют в двойной дозе.

Однако многие гены, особенно у эукариот, в результате амплификации присутствуют в геноме в виде нескольких копий (гены гистонов т-РНК, р-РНК). Они занимают разное место в геноме, но определяют возможность развития одного и того же признака. Такие нуклеотидные последовательности присутствуют в генотипе в виде многих двойных доз.

Наконец, так как геномы гамет разного пола отличаются друг от друга по набору генов, заключенных в половых хромосомах, в генотипе встречаются гены, представленные лишь одной дозой. Например, у некоторых видов два пола имеют разное число гетерохромосом – XX или XO. Следовательно, из двух X-хромосом, клетки такого организма образуют мозаику, в которой экспрессируются разные аллели X-генов.

Феномен инактивации хромосомы X в клетках женского организма на самом деле является более тонким фактором регуляции соотношения доз определенных генов, требуемого для воспроизведения нормального фенотипа. Так, процесс сперматогенеза блокируется, если на известной его стадии в клетках гаметогенной линии

не инактивируется единственная в мужском кариотипе хромосома X. Об этом свидетельствует бесплодие лиц мужского пола с синдромом Дауна (трисомия по хромосоме 21). В данном случае, как предполагают, требуемой инактивации препятствует конъюгации «лишней» хромосомы 21 с комплексом X-Y в пахитене профазы I мейоза. С другой стороны, при синдроме Шерешевского-Тернера (кариотип 46, XO, фенотип женского типа) больные бесплодны вследствие дегенерации тканей яичников. Считают, что нормальное развитие яйцеклеток требует на определенной стадии овогенеза активности генов обеих хромосом X.

5.1.2 Сравнительная молекулярная биология гена

Рассматривая генетические процессы в популяциях, исходят из того, что в процессе эволюции, генофонд популяций не остаётся постоянным. Изменяется число генов и их соотношение; изменяются и сами гены. Поэтому вполне закономерно возникает вопрос: как эволюционируют гены? (Доувер Г., Флейвелл Р.М., 1986).

Достижения генной инженерии, сделавшие возможным выделение и клонирование индивидуальных генов, изучение первичной структуры ДНК с помощью эндонуклеаз рестрикции, методов секвенирования поколебали представление об уникальности структуры гена.

К настоящему времени установлено, что гены весьма разнообразны. Они могут быть (а могут и не быть):

1. Организованы в опероны (например, у *Escherichia coli* и *Salmonella typhimurium*).
2. Контролировать одну или несколько ферментативных реакций.
3. Содержать или не содержать интроны (некодирующие участки).
4. Могут быть расположены в широкой линейной последовательности или перекрываться структурно (например, у вирусов и паразитирующих прокариот).

5. Существуют:

- гены, кодирующие молекулы, полипептиды и молекулы РНК (р-РНК, т-РНК, м-РНК);

- мигрирующие гены (транспогены), перемещение которых приводит к перестройке генома, вызывая наследственную изменчивость.

- псевдогены и повторяющиеся участки ДНК, которые ничего не кодируют и нужны только для собственного воспроизводства (их ещё называют *эгоистичными генами*).

Существуют ли какие-либо общие тенденции в эволюции гена как основного носителя генетической дискретности?

Простые подходы, основанные на сравнении количества ДНК у разных организмов позволили установить только одну общую тенденцию -увеличение количества ДНК на клетку по мере усложнения биологической организации и коэффициента А+Т/Г+Ц, но и из этого правила есть исключение.

Более точный ответ на поставленный вопрос даёт подход, основанный на объединении анализа тонкой структуры генов молекулярно-генетическими и генетическими методами. С этой целью, вслед за С.Г. Инге-Вечтомовым (1996), Дж. Стебан и Ф. Айала (1985) сопоставили основные характеристики организации генов у вирусов с такой организацией в двух надцарствах: прокариот и эукариот (рис. 14).

Гены бактерий на примере *Escherichia coli* и *Salmonella typhimurium*, наиболее хорошо изучены.

Регулируемой единицей транскрипции у прокариот является оперон. Гены оперона расположены на хромофоре бактерий рядом и кодируют ферменты, осуществляющие обычно последовательные или близкие реакции синтеза или деградации. Гены находятся под общим контролем и могут включаться и выключаться координировано.

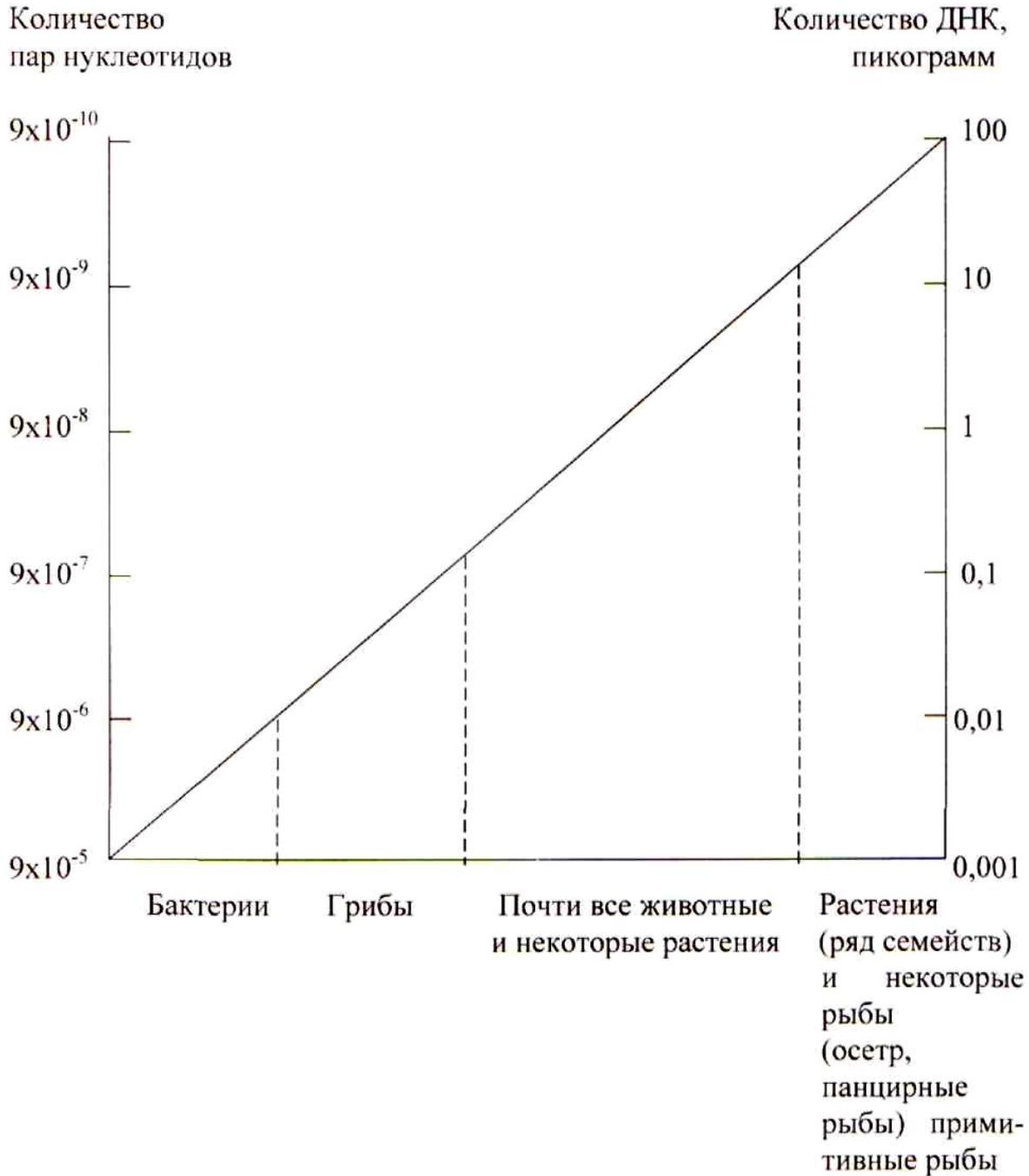


Рис. 14. Содержание ДНК в клетке (Стебан Дж., Айала Ф., 1984).

Пример. Лактозный оперон у кишечной палочки; гистидиновый оперон у *S. tiphimurium*.

Для прокариот характерна простота реализации генетической информации отдельных генов. Генетическая информация каждого гена бактерии, записанная на ДНК, полностью переписывается на

РНК и дословно переводится при трансляции на первичную структуру белка, потому что: во-первых, у прокариот ДНК, в отличие от эукариот, отсутствуют интроны и, во-вторых, каждый структурный ген бактерии контролирует, как правило, одну ферментативную реакцию клеточного метаболизма (1 ген - 1 фермент - 1 признак). Есть редкие исключения.

Гены бактериофагов. Структура их генов и организация генетического материала имеет те же особенности, что и у бактерий. У ДНК и РНК-содержащих бактериофагов линейно расположенные гены (например, у фага R и у R17, T2 и др.) организованы в опероны.

У РНК-бактериофагов и одноцепочных ДНК-содержащих фагов обнаружено перекрывание генов со сдвигом считывания на 1 нуклеотид (структурные гены координируют белок лизиса у T2). Одна мутация гена приводит к нарушению биосинтеза обоих белков.

Изменение и эволюция перекрывающихся генов происходит сопряженно. Это является как бы платой за тенденцию к увеличению информационной ёмкости небольшого генома. Предполагается, что перекрывающиеся гены у бактериофагов отражают их приспособление к исключительно паразитическому образу жизни.

К настоящему времени установлены примеры перекрывания генов у сложных бактериофагов, у мигрирующих элементов бактерий и эукариот.

Гены вирусов эукариот. Организация геномов ДНК- и РНК-содержащих вирусов эукариот разнообразны. Структура генов у вирусов эукариот сходна с организацией генетического материала у бактериальных вирусов, а так же у эукариот. Они тоже эволюционировали в направлении максимального использования своего генома. Поэтому у них тоже возникли перекрывающиеся гены. По-видимому, это тоже способ приспособления к паразитическому образу жизни.

Это же привело к возникновению у них сходства организации генетического материала, характерного для эукариот.

Для вирусов эукариот, как и самих эукариот, в которых они паразитируют, интрон-экзонная структура гена, как у ДНК-содержащих (SV40, полисомы), так и у ряда РНК-содержащих вирусов (вирус саркомы Рауса, вирус лейкемии мышц).

У РНК-вирусов РНК служит одновременно носителем генетической информации и выполняет функцию и-РНК.

Гены эукариот. У эукариот гены, контролирующие разные этапы одного пути метаболизма разбросаны по всему геному и не образуют скопления, напоминающего опероны у бактерий. Исключением является биосинтез у грибов ароматических аминокислот - триптофана, тирозина, фенилаланина, а так же жирных кислот.

У дрожжей сахаромикетов, у дрозофил и других организмов обнаружены гены-кластеры, похожие на опероны, которые осуществляют несколько этапов биосинтеза конечного продукта (НАДФ, гистидин).

У эукариот распространены интрон-экзонная или мозаичная структура генов. Количество интронов и их длина сильно различаются. Число интронов колеблется от 0 (в генах контролирующих гистоны) до 51 (в структурном гене коллагена). Длина интронов от нескольких пар оснований (в генах т-РНК дрожжей) до нескольких тысяч (в генах про-и-РНК).

5.1.3 Некоторые тенденции в эволюции генов

Структура гена (элементарный носитель генетической информации) в ходе эволюции не оставалась неизменной.

Основные тенденции в эволюции генов:

1. *Автономизация генов эукариот по сравнению с генами прокариот:* исчезновение оперонов, сопровождающееся потерей способности к реинициации (повторной инициации в ходе трансляции рибосомами и-РНК). Вероятно, это создаёт условия для разделённой, а затем и более совершенной регуляции функций отдельных генов и открывает новые пути эволюции генома за счёт хромосомных перестроек и транспозиций генов.

2. *Олигомеризация генов*, которая находит своё отражение в распространении генов-кластеров. Согласно В.А. Догелю (1854), в эволюции проходит уменьшение числа (олигомеризация) гомологичных органов с увеличением их функциональной дифференциации. Природа экономна. Вероятно, образование генов-кластеров связано с потребностью в необходимости ускорения и более тесной координации определённых этапов метаболизма: эта тенденция проявляется уже у прокариот. Гены-кластеры участвуют в репликации и репарации ДНК и некоторых других процессах.

3. *Появление мозаичной структуры генов у эукариот*. Она практически отсутствует у бактерий (за исключением т-РНК у архебактерий, у которых интроны обнаружены). Низшие эукариоты (грибы) содержат мало интронов, а высшие - много. Мозаичная структура способствует перестановке экзонов, кодирующих домены (активные участки) полипептидных цепей. По мнению У. Тилборта, эта мозаичность открывает возможности для адаптивной модификационной изменчивости, с последующим возникновением генокопий, подхватываемых стабилизирующим отбором.

4. Тенденция, связанная со *специализацией и паразитируемостью вирусов*, то есть с максимальным использованием небольших молекул ДНК и РНК, за счёт сформированного образования перекрывающихся генов, повышающих информационную ёмкость (С. Оно, 1973, С.Т. Инге-Вечтомов, 1996, В.Н. Лавриченко, 1997).

5.2 Эволюции гомологичных генов и белков. Коварионы и концепция нейтральной эволюции

5.2.1 Роль генных мутаций в эволюции гомологичных генов и белков

Проблема гомологии генетических структур различных организмов выдвинута Н.И. Вавиловым в его законе гомологических рядов наследственной изменчивости. Доказать гомологичность ге-

нов можно только исследуя белки - продукты генов или непосредственно сами гены.

В настоящее время общепринято, что третичная структура белков молекул полностью определяется её первичной структурой. Однако исследования последних лет выявили значительную изменчивость первичной структуры гомологичных белков, выполняющих одни и те же функции у разных видов и удивительное постоянство их третичной структуры (Инге-Вечтомов С.Т., 1989).

Так цитохром С лошади и свиньи различаются всего по 17 аминокислотным остаткам из 104, однако имеют почти идентичную третичную структуру.

У прокариот различия в аминокислотных последовательностях гомологичных белков разных видов значительно больше, чем у эукариот. Конформация, изменчивость к настоящему времени цитохромов С у разных видов оказалась одинаковой, несмотря на значительную изменчивость их аминокислотных последовательностей.

Предполагается, что неизменяемость третичной структуры белка в процессе эволюции обусловлена действием стабилизирующей формы естественного отбора, направленного на поддержание конформации белковой молекулы, оптимальной для выполнения функции. При мутационной замене одной пары оснований в гене, происходит подстановка аминокислоты по своим свойствам максимально подобной исходной.

Белковые молекулы на уровне третичной структуры образуют отдельные функциональные центры. Аминокислотные остатки, входящие в состав белковой молекулы, делят на 3 условные группы:

- 1) входящие в функциональные центры;
- 2) не входящие непосредственно в центры, но необходимые для формирования их вторичной и третичной структуры;
- 3) остальные, которые не существенны для функционирования и сравнительно легко заменяемы другими остатками.

Такая организация белковой молекулы ограничивает изменчивость их первичной структуры. Замена аминокислот не должна нарушать структуру функциональных центров белков, не должна

мешать аминокислотные остатки, а также аминокислоты, которые необходимы для формирования этих центров, то есть аминокислоты входящие в 1 и 2 группу.

5.2.2 Коварионы

Последовательность аминокислот в цитохроме С к настоящему времени определена более чем у 75 видов эукариот. Обнаружено не только большое различие первичной структуры некоторых белков при сохранении их функций, но также и то, что, несмотря на все перечисленные ограничения, более 75% аминокислотных остатков цитохрома в процессе эволюции варьировали.

На основании аминокислотных последовательностей современных цитохромов была определена наиболее вероятная первичная структура их общего предшественника, которую сравнили с аминокислотными последовательностями цитохромов разных видов. При этом неожиданно было обнаружено, что цитохром любого вида эукариот имеет только 4-10 аминокислотных остатков, которые могут подвергаться заменам. Замена других аминокислот в полипептидной цепи, по-видимому, несовместима с функцией белка, в связи с чем соответствующие мутации в популяциях организмов не распространяются, поскольку подвергаются отрицательному отбору.

Кодоны, в которых возможна фиксация некоторых нуклеотидных замен, приводящих к аминокислотным заменам в белке, были названы *коварионами*. Важное свойство коварионов - *взаимосвязанность*, проявляющаяся в том, что мутации в одном из коварионов приводят к переоценке способности варьировать у всех остальных кодонов данного гена. При этом возможно как возникновение новых коварионов, так и потеря некоторыми переменными кодонами статуса ковариона. Данный процесс в эволюции эукариот привел к тому, что в настоящее время коварионы у организмов, относящихся к разным таксономическим группам, почти не перекрываются. Как следствие переменные аминокислотные

остатки, например, в цитохроме С птиц, неизменны у насекомых и млекопитающих, и наоборот. Данное обстоятельство объясняет каким образом при наличии в молекуле цитохрома С лишь нескольких переменных аминокислотных остатков более 75 % его аминокислот заменялось в процессе эволюции.

Обширные данные по изучению белкового полиморфизма в природных популяциях дрозофилы свидетельствуют о том, что лишь ограниченное число кодонов способно фиксировать изменения, приводящие к аминокислотным заменам. Сравнение популяций по наличию в них форм белков с различной электрофоретической подвижностью показало, что разнообразие популяций обеспечивается одними и теми же несколькими вариантами. Поскольку эти исследования были сделаны для большего числа белков, то можно, по-видимому, сделать вывод о том, что для каждого локуса существует небольшое число позиций, в которых происходит фиксация, по крайней мере, некоторых замен оснований.

5.2.3 Концепция нейтральной эволюции

В исследованиях по сопоставлению аминокислотных последовательностей гомологичных белков разных видов возникла концепция, объясняющая закономерности их эволюции с неदारвиновских позиций. Японский генетик М. Кимура (1985) и американские генетики Дж. Кинг и Т. Джукс (цитируется по Инге-Вечтомову С.Т., 1996) высказали предположение о том, что естественный отбор движет только эволюцией организмов, в то время как изменения белков и нуклеиновых кислот не подвержены действию отбора и происходят в результате случайного события- дрейфа нейтральных мутаций. В соответствии с этой концепцией нейтральные мутации, не влияющие на приспособленность организма, составляют основную часть мутаций, распространяющихся в популяции. Данная концепция предсказывает, что скорость эволюционных изменений гомологичных белков разных видов должна быть одинаковой. Однако проверить это не просто. Использование разных статистиче-

ских подходов приводит авторов к абсолютно противоположным выводам. Иногда предполагается, что ни один из этих подходов не может дать правильные результаты, поскольку во всех случаях скорость эволюции рассчитывают на кодон, не учитывая, что в каждом гене число кодонов, способных фиксировать нуклеотидные замены, ограничено. При определении для шести белков скорости их эволюционных изменений в расчёте на коварион было показано, что они практически одинаковы, что, казалось бы, подтверждает вывод о справедливости концепции нейтральной эволюции.

Некоторые аспекты коварионной модели, напротив, ясно свидетельствуют о действии естественного отбора в эволюции белков. Поскольку концепция коварионов в своей основе не имеет предположений относительно механизма фиксации мутаций, то допускается, что коварионы могут фиксировать как адаптивные так и нейтральные мутации.

Однако тот факт, что коварионы у разных таксономических групп не перекрываются, заставляет предположить, что мутации в коварионах могут быть нейтральными только при условии функционирования белка у организмов данного вида. У организмов других таксономических групп, с иными условиями функционирования белка, те же самые мутации уже вредны и отменяются отбором. Это, в свою очередь, означает, что белок одной видовой принадлежности, имея замены переменных аминокислотных остатков, не мог бы заместить гомологичный белок в организмах других таксономических групп, у которых данные аминокислоты неизменны. Это противоречит концепции нейтральной эволюции, согласно которой гомологичные белки разных видов взаимозаменяемы, поскольку их дивергенция осуществлялась за счёт нейтральных мутаций.

Таким образом, в настоящее время невозможно дать окончательный ответ относительно механизма эволюции гомологичных белков. Можно лишь с уверенностью сказать, что, по крайней мере, некоторые аминокислотные замены не нейтральны, так как существуют адаптивные функциональные различия отдельных молекул в семействах гомологичных белков.

Представление о постоянной скорости молекулярной эволюции, фиксации адаптивно-нейтральных замен в белках - позволило Э. Цукеркандлу и Л. Полингу (цитируется по Инге-Вечтомову С.Т., 1996) выдвинуть идею «молекулярных часов эволюции». Согласно этой идее постоянная скорость замен в белках позволяет высчитать абсолютное время существования того или иного вида, определить момент дивергенции видов, родов и более крупных таксонов. Действительно, наблюдается хорошее совпадение между временем дивергенции и различиями в аминокислотном составе гомологичных белков сравниваемых видов.

Так, для α -цепей гемоглобина М. Кимура (1985) даёт оценку скорости фиксации замен примерно $0,9 \times 10^{-9}$ на аминокислотный остаток в год. Разные белки могут эволюционировать с неодинаковой скоростью, которая, тем не менее, постоянна для каждого белка, а, следовательно, и для семейства гомологичных генов.

Рассмотренная проблема связана исключительно с дивергенцией гомологичных белков. Каково бы ни было отношение к концепции нейтральной эволюции, факт значительной изменчивости первичной структуры и консервативность третичной структуры, или пространственной конфигурации белковой молекулы, указывает на то, что новые гены и новые белки могут возникать только за счет замен оснований и аминокислотных остатков (Инге-Вечтомов С.Т., 1996).

5.3 Как возникают новые гены. Эволюция систем регуляции

5.3.1 Как возникают новые гены

Новые гены возникают благодаря перестройкам генетического материала: *дупликациям*, их последующей *дивергенции* в результате естественного отбора, а также в результате *слияния* и *разъединения генов* и их частей (Оно С., 1975, Инге-Вечтомов С.Т., 1996, Ярыгин В.Н. и др., 2007).

Вследствие дупликаций какого-либо гена появляется возможность дивергенции субстратной специфичности кодируемого им фермента (Оно С., 1973). Такая дивергенция происходит в несколько этапов. Первый из них состоит в замене аминокислотного остатка в составе активного центра белка или не входящего в него непосредственно, но, тем не менее, определяющего его конформацию. Такое изменение может приводить к появлению у данного фермента небольшого сродства к новому субстрату. Действие естественного отбора, направленного на увеличение сродства, подхватывает любую мутацию, способствующую этому. Таким образом, происходит мутационная «настройка» фермента на новый субстрат. С течением времени данный процесс приводит к возникновению семейств гомологичных белков, различающихся по функции и в значительной степени по своей первичной структуре. По-видимому, таков механизм возникновения сериновых протеаз млекопитающих (рис. 15).

Сопоставление первичной и третичной структур некоторых гомологичных белков данного семейства показало, что изменения связанные с дивергенцией субстратной специфичности этих белков, очень немногочисленны и состоят в замене одного-двух аминокислотных остатков, входящих в состав активного центра.

Таким образом, механизм дупликаций и дивергенции иллюстрирует эволюцию гомологичных генов. Существование повторов указывает на возможность участия перестроек в эволюции каждого гена.

Дупликатные копии одного и того же гена могут сливаться как между собой, так и с другими генами. В последнем случае, сопоставляя аминокислотные последовательности некоторых белков, приходят к выводу, что они гомологичны в одной части белковой молекулы и негомологичны - в другой.

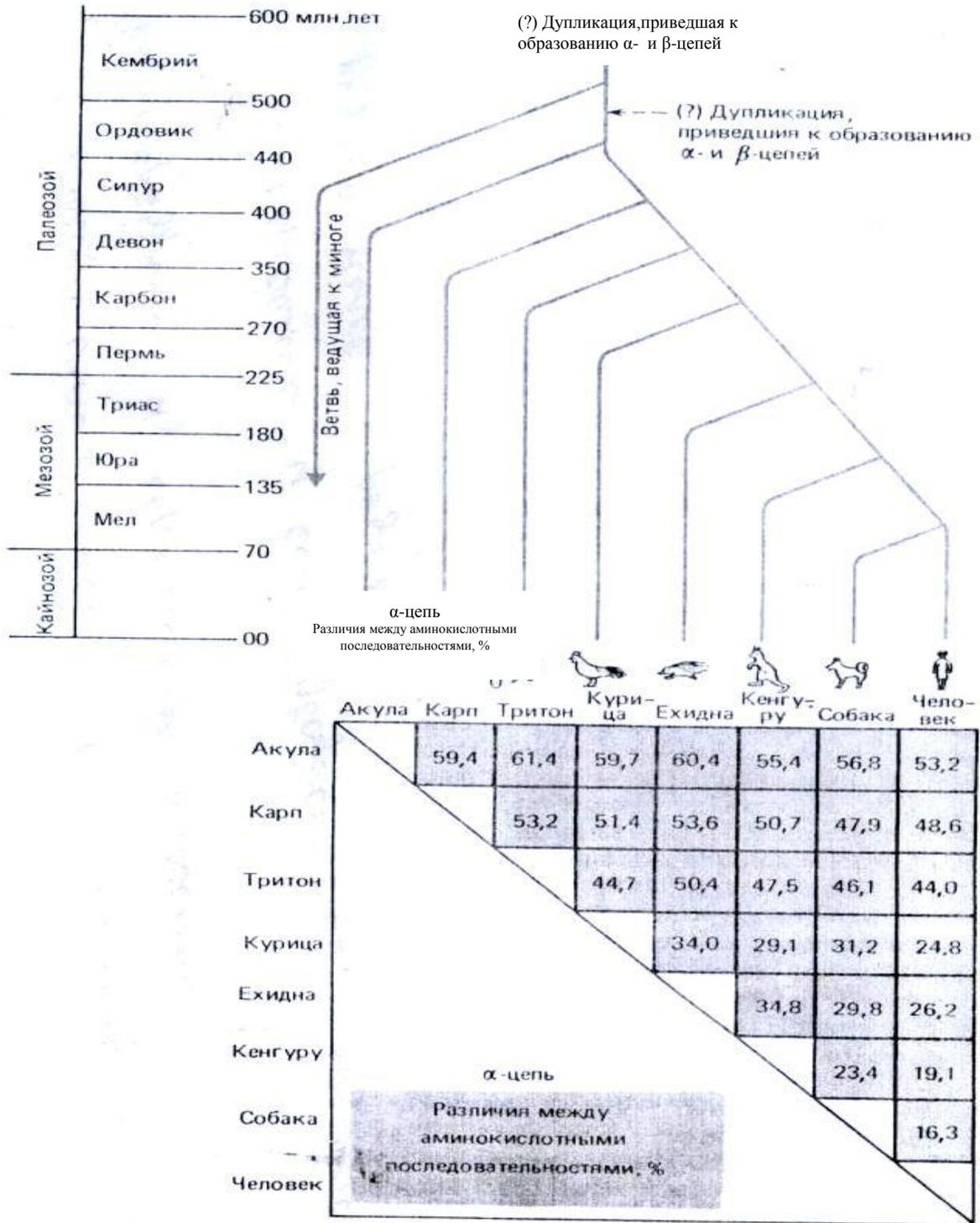


Рис. 15. Различия между аминокислотными последовательностями (в процентах) - цепей гемоглобинов восьми позвоночных и схема филогенетических отношений между собой, отражающая время дивергенции рассматриваемых таксонов (М. Кимура, 1985)

К таким белкам относятся НАД-зависимые дегидрогеназы. Было показано, что они состоят из двух функциональных и структурных частей - *доменов*. Один домен выполняет функцию связывания коэнзима (НАД), а второй несет каталитический центр связывания субстрата, а также центры взаимодействия субъединиц. Третичная структура той части полипептидной цепи, которая выполняет функцию связывания динуклеотидного кофермента, в остальной части молекулы у разных дегидрогеназ совершенно различна. Сходство третичной структуры НАД-связывающего домена у четырех различных дегидрогеназ позволило предположить, что предковые гены современных дегидрогеназ возникли в результате слияния дубликатных копий гена, контролирующего белок, связывающий динуклеотид с другими генами.

Действительно, было показано, что участок полипептидной цепи приблизительно в 140 аминокислотных остатков, соответствующий НАД-связывающему домену, имеет гомологичную аминокислотную последовательность у всех сравниваемых дегидрогеназ.

В геномах эукариот находят нефункциональные копии генов, причем нормальных: лишенных интронов, собственных полноценным копиям; несущие различные мутации, прежде всего нонсенсы и сдвиги считывания. Эти копии получили название *псевдогенов*. Сохранённые дубликатные копии генетических единиц могут служить материалом для возникновения новых генов.

Механизмы прогрессивной эволюции:

1. Дупликация.
2. Дивергенция генетического материала.
3. Процесс слияния генов.

При формировании разных (современных) генов эти процессы происходили в разной последовательности, создавая эволюционную историю каждого гена.

Слияние дубликатных повторов одного и того же гена формирует повторы в первичной структуре одной полипептидной цепи.

Так альбумин, состоящий из более чем 580 аминокислотных остатков имеет 9 повторов.

Анализом первичной структуры генов установлено, что в них часто встречаются так называемые несовершенные повторы нуклеотидных последовательностей. Повторы могут быть прямыми, инвертированными и комплементарными палиндромами.

Типы повторов.

ТАЦГГЦЦА _ ТАЦГГЦЦА
АТГЦЦГГТ ФТГЦЦГГТ
 прямой

ТАЦГГЦЦА _ АЦЦГГЦАТ
АТГЦЦГГТ ТГГЦЦГТА
 обратный

ТАЦГГЦЦАГТГГЦТА
АТГАЦГГТЦАЦЦАТ
комплиментарный палиндром

Существование повторов указывает на возможные участия перестроек в эволюции каждого гена. Дубликатные копии одного и того же гена могут сливаться как между собой, так и с другими генами. Таким образом, создаются гены гомологичные в одной части и негомологичные в другой его части. На этих генах создаются соответствующие белки, например НАД-зависимые дегидрогеназы, которые состоят из двух функциональных и структурных частей - доменов. Один домен выполняет функцию связывания коэнзима НАД, а второй несёт каталитический центр связывания субстрата, а также центры взаимодействия субъединиц. Третичная структура разных частей дегидрогеназ совершенно различна.

Сходство третичной структуры НАД-связывающего домена четырёх различных дегидрогеназ дало основание предположить, что предковые гены современных дегидрогеназ возникли в результате слияния дубликатных копий гена, контролирующего белок, связывающий нуклеотид с другими генами.

Возможность слияния генов в процессе эволюции доказана экспериментально. Так осуществлено слияние генов *hisD* и *his C* у *S. typhimuriura*. При этом гибридный белок образует два самостоятельных домена и проявляет ферментативные активности, свойственные исходным белкам, синтезируемым под контролем этих генов.

Вероятно, в эволюции осуществляется и противоположный процесс - разделение генов. При расщеплении мультифункциональных белков могут быть выделены фрагменты полиплоидной цепи, синтезируемые под контролем расщеплённых генов, осуществляющих отдельные ферментативные реакции.

Например, ДНК - полимеразу *E. coli* можно расщепить на 2 фрагмента (большой - 76 доменов, и малый - 35 доменов). Большой проявляет проактивность полимеразы, а малый - экзонукмазы.

Все эти данные свидетельствуют о функциональной и структурной самостоятельности доменов.

Вероятно домены - основные единицы эволюционных преобразований белков. Объединения и разъединения доменов и соответствующих им «до-генов» по-видимому, происходили в эволюции неоднократно.

Интрон-экзонная структура вносит дополнительные коррективы в эволюционные преобразования генов эукариот. Во-первых, интроны увеличивают расстояние между «до-генами», кодирующие домены, что повышает вероятность их перетасовки. Во-вторых, в интронах замена нуклеотидов идёт быстрее.

5.3.2 Эволюция систем регуляции

У большинства организмов пути биосинтеза и утилизации источников углевода и азота одинаковые. Матричные процессы: репликации, транскрипции и трансляции - сходны. Всё это свидетельствует о том, что быстрее эволюционировали не структурные гены,

а регуляторные системы (Инге-Вечтомов С.Т., 1996, Ярыгин В.Н. и др., 2007).

Механизмы регуляции действия генов у эукариот изучены недостаточно. У прокариот существует оперонная регуляция генов. Изменение регуляции закручивает целые блоки генов. У эукариот имеет место высокая дифференциация регуляторных систем отдельных генов. У них изменена регуляция не целых блоков, а отдельных генов.

Возникновение хромосом-комплексов ДНК и гистонов создало принципиально новые возможности регуляции, основанные на изменении компактизации генетического материала. Появились новые регуляторные элементы энхансеры (усилители и глушители).

Роль регуляторов активности генов выполняют еще и подвижные элементы. Обеспечивая тем самым более тонкую систему настройки генов и большее разнообразие реакций подхватываемых естественным отбором. Мобильные гены часто несут сигналы инициации (промоторы) и терминации транскрипции.

Таким образом, мигрирующие элементы, перемещающиеся по геному, действуют как средство изменения экспрессии генов и как средство эволюции структуры генома.

Одни и те же мигрирующие элементы, локализованные в разных (негомологичных) хромосомах, в разных частях генома, служат для рекомбинации, приводящей к хромосомным перестройкам генов. Мобильные гены одновременно играют роль мигрирующих промоторов, объединяя структурные гены и регуляторные элементы, направляя их на общие сигналы регуляции. Таким образом, пути эволюции структуры и экспрессии генома оказываются объединёнными.

Итак, закономерности микро- и макроэволюции связаны с преобразованием генов. Изложенное убеждает в том, что точковые мутации - замена нуклеотидов и аминокислотных остатков недостаточны для прогрессивной эволюции. Новые гены этим путём возникнуть не могут. Они возникают прежде всего благодаря блоч-

ной перестройке генетического материала: дупликациям и нерегулярным рекомбинациям, приводящим к слиянию и разделению целых генов и их частей, кодирующих отдельные домены.

Блочная эволюция получила развитие у эукариот благодаря *автономизации* генов и их частей, кодирующих отдельные домены в мозаичных генах с интронно-экзонной структурой. Автономизация генов у эукариот создала дополнительные возможности для эволюции регуляторных систем. Существенную роль в эволюции регуляторных систем, по-видимому, играют мигрирующие элементы, которые одновременно являются и факторами эволюции структуры генов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Каковы основные отличия генов прокариотов и эукариот?
2. В чем схожа и чем отличается организация генов у вирусов, прокариот и эукариот?
3. Что такое коварионы?
4. Что такое псевдогены?
5. Какие типы хромосомных перестроек необходимы для возникновения новых генов?
6. Какое событие необходимо для возникновения белка удвоенного размера, если кодирующая часть гена дублировалась там-демно, включая кодоны, инициатор и терминатор, и все кодоны расположены в одной фазе считывания?
7. Где мутации фиксируются чаще в интронах или экзонах. Почему?
8. В чем сущность концепции нейтральной эволюции?
9. Что вы знаете об эволюции систем регуляции адаптивности генов?

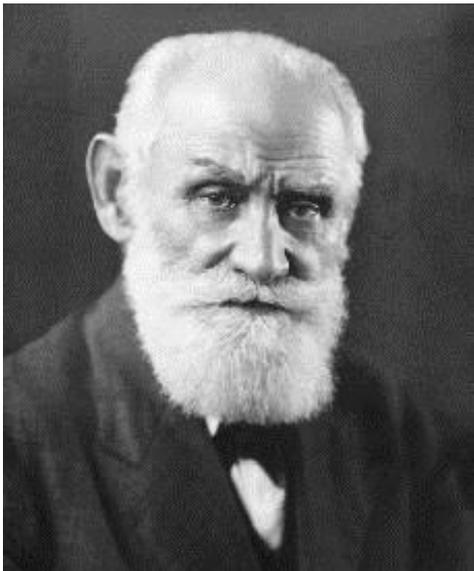
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 5

1. Айала, Ф. Введение в популяционную генетику /Ф. Айала, Дж.Стебан. - М.: Мир, 1984. – 224 с.
2. Доувер, Г. Эволюция генома / Г. Доувер, Р. Флейвелл. - М., 1986.
3. Инге-Вечтомов, С.Т. Генетика с основами селекции / С.Т. Инге-Вечтомов. - М.: Высшая школа, 1989. – 591 с.
4. Кайданов, Л.З. Генетика популяций / Л.З.Кайданов. - М.: Высшая школа, 1996. – 470 с.
5. Кимура, М. Молекулярная эволюция / М. Кимура. - М.: Теория, 1985. – 350 с.
6. Лавриченко, В.Н. Концепция современного естествознания / В.Н.Лавриченко. - М.: Юнити, 1997. - 271 с.
7. Оно, С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции / С.Оно. - М.: Мир, 1973. - 227 с.
8. Проблемы теории молекулярной эволюции / В.А. Рантер [и др.] / под ред. В.А. Рантер. - Новосибирск, 1985. - 117 с.
9. Солсберг, О. Популяционная биология и эволюция / О.Солсберг, Д.Солсберг. - М.: Мир, 1982. - 488 с.
6. Тихонов, В.Н. Микроэволюционная теория и практика породообразования свиней / В.Н. Тихонов, К.В. Жучаев. – РАН Сиб. отд-ние ИЦиГ. – Новосибирск, 2008. – 395 с.

Глава 6. ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Введение

Поведение является сложной биологической функцией организма, обеспечивающей его связь с окружающей средой и взаимоотношения с особями своего или чужого вида. В современных условиях очевидна целесообразность использования разных форм поведения животных для удовлетворения нужд человека, поэтому изучение закономерностей поведения организмов, находящихся на разных эволюционных уровнях, приобретает не только теоретическое, но и практическое значение. В современной биологии широко представлены научные данные о характере и закономерностях поведения организмов, от простейших их форм до высших классов млекопитающих и человека.



Иван Петрович Павлов
(1849 – 1936)

Начало фундаментального изучения проблемы поведения было заложено учеными нашей страны в первые десятилетия XX века. В исследованиях И. М. Сеченова и И.П. Павлова было сформулировано учение об условно рефлекторной деятельности животных как реакции на внешние раздражения.

И.П. Павлов - основоположник учения о высшей нервной деятельности - доказал, что поведение животных отражает реакцию организма на воздействие внешних условий и внутренних процессов, происходящих в организме. При этом создаются временные связи животного с внешними раздражителями, которые способствуют приспособлению поведения животных и функции их внутренних органов к этим условиям. Эти временные связи выра-

жаются в виде условных рефлексов, которые способствуют формированию определенного поведения как ответа на конкретные условия жизни. У высших организмов формируется определенный тип высшей нервной деятельности, на фоне которой осуществляются определенные реакции поведения и функции различных внутренних органов, среди которых важную роль несет эндокринная система.

И. П. Павлов показал, что важную роль в поведении животных играют врожденные инстинкты (безусловные рефлексy), такие как половой, пищевой, материнский, стадный, самосохранения, раздражительный, стремления к лидерству, ознакомительный. Формирование индивидуального приобретенного поведения находится под большим воздействием безусловных рефлексов, то есть инстинктов, и на фоне вырабатывающихся условных рефлексов.

6.1 Основы генетики поведения животных

На формирование поведения влияют мутации, возникающие у некоторых особей популяции, которые могут поддерживаться и выявляться в поколениях в результате действия отбора (естественного или искусственного). Так, например, в опыте Л.З. Кайданова на дрозофилах было выявлено влияние отбора, проводимого в сторону снижения адаптивной ценности мух. Было установлено, что такой отбор сопровождается накоплением в геноме повреждающих мутаций. Анализ карт хромосом выявил ряд генов, обуславливающих элементы поведения мух: пять генов регулировали двигательную активность, пять генов обеспечивали ответ на стрессы, три гена влияли на половое поведение, четыре гена вызывали нервно-мышечные нарушения.

Дальнейшее развитие исследований по изучению поведения привело в середине 50-х годов к созданию нового направления в генетической науке — *генетики поведения*. Основная цель этой науки заключается в установлении роли наследственности и факто-

ров среды в формировании поведенческого фенотипа у разных филогенетических групп организмов. Основой для этого служило положение, что любая форма поведения является детерминированной реакцией организма, различных его систем на воздействие средовых факторов.

Предметом изучения генетики поведения служат различные поведенческие реакции, как отдельных животных, так и групп особей на фоне определенных условий и факторов среды.

В задачу современной генетики поведения входит установление закономерностей звеньев нервной системы, которые определяют: а) прием информации от раздражителя; б) ее переработку, хранение, программирование и в) реализацию условно рефлекторного проявления поведения в жизнедеятельности организма.

Для этого используют многие элементы генетического анализа: выявляют породные и линейные различия; выясняют связи с биохимическими структурами ферментов, белков и нуклеиновых кислот (РНК), синтез которых обусловлен геномом; применяют анализирующий гибридологический анализ по ряду локусов для выявления аддитивного действия генов и степени их доминирования. В последние годы используют методы популяционного анализа с определением коэффициента наследуемости. Показано, что для генетического и фенотипического анализа свойств нервных процессов и поведения целесообразно использовать ряд параметров корреляционного, факторного, дисперсионного, энтропийного анализов.

Разрабатываются экспресс-методы определений крайних типов высшей нервной деятельности (ВНД). Так, Э. П. Кокорина (1978) предложила удобный метод определения типов ВНД у коров с использованием реакции на тормозной стресс по показателю молокоотдачи, что позволяет дать оценку животного за 2 - 3 дня испытаний.

6.2 Влияние факторов среды на поведение и адаптацию организма животных

Теоретические основы исследования поведения животных базируются на наблюдениях за поведением в природных условиях, а также на экспериментальных методах, включающих физиологические методы определения типа высшей нервной деятельности, на методах этологии, психологии, биохимии (Ковальчикова В., Ковальчик М., 1986).

Поведение животных осуществляется на основе наследственной организации нервной системы. Это означает, что каждый элемент поведения представляет собой отдельный безусловно-рефлекторный компонент. Если имеет место повторение одной и той же реакции, поведение может изменяться в результате включения индивидуально приобретенных условно рефлекторных звеньев. Следовательно, при повторяющихся воздействиях факторов среды в поведенческой реакции возникает накопление индивидуального опыта и безусловно-рефлекторная деятельность может модифицироваться, что приводит к образованию условно-рефлекторных реакций. Приобретенные условно-рефлекторные связи имеют адаптивную ценность, но угасают при воздействии новых условий среды.

В процессе эволюции условно-рефлекторные реакции вырабатываются уже у высших беспозвоночных животных; ракообразных, насекомых. Формирование временных связей не требует наличия у животного коры мозга, так как условные рефлексы определяются функцией системы подкорковых узлов.

Формирование целостных поведенческих реакций и их адаптационная ценность обусловлены следующими сторонами деятельности нервной системы:

а) *ориентировочно-исследовательской деятельностью*, дающей информацию об окружающей среде. У позвоночных этот рефлекс называется «что такое» и проявляется в виде соматических и вегетативных реакций (движение головы, глаз, ушей, учащения ды-

хания, расширение зрачков). Этот рефлекс способен утрачиваться. Он наследственно обусловлен, и степень его проявления связана с эволюционным уровнем ВНД (Лобашов М.Е., 1967);

б) *эмоциональным состоянием животного* (агрессия, страх, голод, половое влечение). Эти реакции берут начало в гипоталамусе, а от него передаются в средний мозг;

в) *афферентным синтезом*, в результате которого у животного формируется определенный поведенческий акт. Это рефлекс аналитико-синтетической способности (рефлекс «зрителя»).

Факторы среды способствуют появлению наследственно обусловленного адаптивного поведения, на фоне которого формируются модификационные элементы поведения, из которых естественный отбор выбирает и закрепляет в популяции организмы с генотипами, обуславливающими формирование таких свойств в поколениях.

Таким образом, совершенствование в ходе филогенеза безусловно-рефлекторной деятельности через условно-рефлекторные компоненты осуществляется путем отбора функционально активных корковых структур мозга.

Разнообразие поведенческих реакций в одной и той же среде указывает на то, что наряду с генетически детерминированными структурными особенностями организации мозга имеет место и индивидуальный опыт, который влияет на формирование в ходе онтогенеза функционально-структурных нейронных свойств.

Одинаковые формы поведения могут быть свойственны животным разных типов ВНД. Поведение животных есть результат взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов, то есть опыта.

Роль индивидуального опыта и опыта предшествующих поколений в формировании поведения различна у организмов разных систематических групп животных. У насекомых инстинкт формы поведения жестко обусловлен естественным отбором и осуществляется в совершенстве сразу. У птиц формирование многих генетически обусловленных форм поведения проходит под влиянием факторов среды, которые способствуют образованию соответствия ре-

акции поведения конкретным условиям. У млекопитающих развитие поведения у новорожденного и в течение некоторого дальнейшего времени онтогенеза обуславливается действием внешних условий и родительского влияния.

В процессе эволюции повышается роль сигнальной наследственности и индивидуального опыта животного, получаемого им в онтогенезе и формирующего его поведение.

6.3 Влияние материнского организма на поведение потомства в разные периоды онтогенеза

Влияние факторов среды на поведение животного осуществляется в пренатальный и неонатальный периоды с различным эффектом. В пренатальный период у млекопитающих раздражение на эмбрион происходит из организма беременной матери. Это влияние на изменение поведенческого фенотипа потомства особенно эффективно действует в определенные критические и чувствительные периоды, когда у эмбриона идет процесс организации функциональных систем, влияющих на формирование данной поведенческой реакции. Под влиянием воздействия факторов среды (*хендлинга*) в ранние периоды развития животного у него меняется уровень эмоций и кортикостероидный ответ на стресс, изменяются способность к обучению и темп развития. Хендлинг новорожденного снижает эмоциональную реактивность животного в последующем взрослом периоде жизни, и наоборот хендлинг беременной самки вызывает повышение эмоциональных процессов у ее потомков.

Эксперименты указывают на передачу поведенческого изменения родительского поколения последующим поколениям не генетическим путем, а путем опосредованного влияния физиологического состояния матери. Е.А.Либерман (1963) показал, что стрессы беременных самок вызывают у потомства такие же реакции, как инъекция адреналина беременным самкам. Уровень кортикостероидов в материнской плазме является фактором влияния материн-

ской стимуляции на эмбриональное развитие потомка, влияние психических воздействий на беременную мать вызывает даже тератогенный эффект, проявляющийся в нарушении процесса развития и даже появлении уродств у потомства, так как в материнском организме при стрессе синтезируется гормон серотонин.

Большое значение для повышения способности животного к обучению имеет увеличение веса мозга и его гиппокампа, в котором сосредоточены нейроны, способные хранить следы прошлого опыта. Гормон роста матери влияет на способность к адаптивному обучению ее потомка.

Броун и Черч (1971) показали, что влияние на транскрипционную активность ДНК в раннем онтогенезе вызывает в постнатальный период рост активности ДНК, гибридизирующейся с РНК. В ходе развития нервной системы в онтогенезе усиливается регулирующая роль гормонов в генетической активности животного.

Индивидуальные различия нервных процессов в онтогенезе проявляются в разные возрастные сроки у животных разных видов, но уже в первые месяцы жизни. Так, индивидуальность в поведении проявляется у собак к 2-7-месячному возрасту постнатального периода, у кроликов в 2-3-месячном возрасте. У телят совершенствование условно-рефлекторной деятельности наблюдается в ходе раннего онтогенеза.

У многих видов проявляется особая форма отношений между родителями и их потомками, что обеспечивает сохранение и процветание вида. Это так называемый *импринтинг* у молодняка некоторых видов, то есть «запечатление», как специфическая особенность постнатального периода у выводковых птиц. При этом птенцы следуют за движущейся матерью, чаще гуськом; могут следовать за человеком или любым движущимся предметом.

Забота о потомстве приобретает иногда своеобразную инстинктивную форму поведения. Так, мелкие птицы, в чье гнездо отложила свое яйцо кукушка, кормят и воспитывают птенца. Для птиц характерно высокое развитие инстинктивных форм поведения, а вместе с тем распространение влияния среды в пренатальный и ранний постнатальный периоды.

У птиц значительно редуцирована кора больших полушарий, но они легко вырабатывают условно-рефлекторные реакции и способны к аналитико-синтетическим элементам, что, например, проявляется у вороновых (сороки, грачи, вороны). Это может быть обусловлено развитием центральных подкорковых узлов, образующих так называемое полосатое тело (стриатум), которое, вероятно, несет аналогичную функцию коры головного мозга млекопитающих. Созревание функции центральной нервной системы (ЦНС) в онтогенезе связывается с факторами среды. Например, утята за 3 - 4 дня до вывода издают звуки и реагируют на них. У перепелок звуковые сигналы более развитых эмбрионов стимулируют вылупление отставших.

Влияние материнского организма на поведение потомства было выявлено при скрещивании четырех линий осетровых рыб. Полученные различия в потомстве от различных сочетаний родителей позволили считать, что в реализации наследственности поведения существенную роль играют адаптивные реакции, обусловленные влиянием цитоплазмы яйца на раннюю стадию развития эмбриона, когда отцовский геном еще не оказывает влияния на жизнедеятельность зародыша.

Стресс беременной матери влияет на синтез гормона роста в ее организме и, следовательно, на морфологию нервной системы и интеллект потомков. Таким образом, различного рода воздействия на животное в пренатальный и ранний постнатальный периоды приводят к существенным и устойчивым изменениям его поведенческих и других физиологических функций, и это иногда сохраняется в последующих поколениях. Степень этих изменений зависит от силы, продолжительности, периода воздействия в онтогенезе фактора среды и от генотипов матери и плода. Механизм этих воздействий обусловлен нейрогуморальными сдвигами у матерей или у их потомства.

6.4 Генетические и биохимические основы высшей нервной деятельности и поведения

Учение И. П. Павлова о типах ВНД было развито его учениками и позволило дать современную классификацию типов ВНД в виде основных четырех категорий по силе и подвижности нервных процессов: сильные, слабые, уравновешенные, неуравновешенные.

Наиболее приспособленными к условиям среды являются сильные уравновешенные животные. Поведение таких животных благоприятно для воспроизведения потомства и достижения высокой продуктивности.

Типология ВНД генетически детерминирована. Это заложено в наследственности нервных клеток - нейронов центральной и периферических отделов нервной системы, определяющих процессы развития возбуждения и торможения. Роль наследственности в формировании безусловных и условных рефлексов, была выяснена во многих экспериментах, проведенных на лабораторных и сельскохозяйственных животных. Такие опыты были начаты уже в 20-х годах прошлого века, когда изучали поведение и условно-рефлекторные реакции у мышей и крыс разной линейной принадлежности, что определяло, различие в их генотипах. Оказалось, что животные разных линий имели разный уровень в скорости выработки условных рефлексов и закрепления навыков обучения. Разная способность генетически различных животных связана с функциональной активностью головного мозга.

Гены, контролирующие тип поведения, благоприятного в конкретных условиях для сохранения вида, содействуют сохранению генофонда и росту популяции.

В условиях естественного жизнеобитания вида ген, контролирующий агрессивность поведения, способствует благодаря естественному отбору закреплению в популяции агрессивных особей и устранению менее агрессивных.

В условиях искусственного отбора и направленной селекции человек может закреплять в популяции и распространять животных с желательным типом поведения.

Эффект селекции на формирование поведения, обусловленное наследственностью, доказывали многие эксперименты на различных животных.

6.5 Влияние domestikации, селекции и стабилизирующего отбора на поведение животных

Микроэволюция домашних животных сопровождается многими существенными изменениями в поведенческих процессах. С одной стороны, происходит утрата некоторых элементов поведения и инстинктов, например утрата насиживания у кур, получение эякулята у самцов в отсутствие самки, то есть на искусственную вагину и т. п. С другой стороны, одомашнивание вызвало новые элементы в поведении, например «стойка» на птицу у некоторых легавых пород собак, переход от плотоядности к всеядности у пушных зверей, утрата сезонности в размножении и переход на полиэстричные половые циклы, повышение плодовитости (ежедневная кладка яиц у кур), ежемесячные половые циклы у крупного рогатого скота. Д.К.Беляев (1972) обосновал особую роль поведения как фактора наследственной реорганизации многих функций в процессе domestikации. Так, например, установлено, что влияние искусственного отбора в процессе одомашнивания обеспечило закрепление новых элементов в поведении у пушных зверей, усиливающих их контакт с человеком - ослабляется реакция дикости. Селекция идет на распространение доверия и привязанности к человеку, устраняются агрессия и страх.

Селекционный эффект на формирование нового поведения проявляется у некоторых видов достаточно быстро. Так, domestikация серебристо-черных лисиц осуществляется человеком около 80 лет. В результате, например, в зверосовхозе «Лесной» в 1962 году около 20% зверей проявляли реакцию страха, 30% - агрес-

сию, 40% - были злобно-трусливы, а у 10% - отсутствовало оборонительное поведение. После того как была проведена селекция на показатели поведения у лисиц, эти соотношения изменились. За 20 лет селекции при включении в опыт 1000 взрослых самок и 400 самцов выявлено четкое изменение поведения животных. У отдельных животных оно приближалось к поведению собаки: проявлялось доверие, активное общение с человеком, виляние хвостом. Появились большая пегость, висячие уши, укороченность хвоста; изменились сроки линьки, размножения. Произошли эндокринные сдвиги: снизилась функция коры надпочечников, уровень кортикостероидов в периферической крови. Изменилась функциональная активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, гипертрофирована сетчатая зона коркового слоя надпочечников.

Перечисленные признаки указывают на глубокие изменения механизма гормональной регуляции в течение онтогенеза и микроэволюции, вызванные одомашниванием и направленной селекцией на поведение лисиц.

Искусственный отбор и направление селекции на определенный тип поведения разрушают признаки и корреляции между ними, созданные стабилизирующим отбором в период дикости, и выявляют скрытые регуляционные системы для многих процессов, в том числе и для поведения.

Примененный тип отбора носит дестабилизирующий характер и разрушает нейрогормональную систему регуляции онтогенеза, сформировавшуюся в естественной среде обитания под влиянием стабилизирующего отбора. Дестабилизирующий отбор вызвал повышение изменчивости и появление новых признаков, ранее отсутствовавших.

Заключение

В основе поведения лежат нейрохимические и нейрофизиологические изменения, которые влияют на функциональные структуры ЦНС. При активном состоянии нервных клеток и при процессе обучения животного в них повышается метаболизм РНК, и это, в свою очередь, повышает белковый обмен нервных клеток. Уровень содержания РНК в нервных клетках влияет на поведенческие функции. Повышенный синтез РНК и специфических белков у функционирующих нейронов позволяет считать, что генетически обусловленные различия в поведении зависят от особенностей метаболизма РНК и белков клеток мозга.

Генетические различия в скорости выработки условнорефлекторных процессов коррелируют с интенсивностью синтеза белков клеток нервной ткани. Это подтверждено опытами на крысах двух линий, отселекционированных на скорость передвижения в лабиринте. У животных с разным уровнем двигательной активности и агрессии различался уровень серотонина, который участвует в регуляции генетической обусловленности форм поведения. При закреплении условных рефлексов формируется «динамический стереотип». Происходит повышение электрической активности в нервных центрах, перестройка нейронов и синапсов с активацией синтеза РНК, изменяются скорость и синхронизация разрядов нейронов.

Опыты А. И. Беляева, Е. С. Селеанева, Л. И. Корочкина (1977) показали, что выработка условных пищевых рефлексов сопровождается разным уровнем биохимических процессов и гормональной функцией. Высокая скорость выработки пищевого рефлекса (4 - 3 сочетания на раздражитель) сопровождается более высоким синтезом ядерной и цитоплазматической РНК в тканях гипоталамуса, а у животных со слабой выработкой такого рефлекса, когда затрачивается 32,8 сочетания, синтез указанных элементов был значительно ниже. Различия между группами крыс с разной интенсивностью выработки условного рефлекса сохранялись на протяжении 8 - 12

поколений. Коэффициент наследуемости скорости выработки условного рефлекса подтвердил его генетическую обусловленность.

Эндокринная система определяет изменения и особенности поведения и, тем самым, формирует их фенотипическое проявление. Гормоны действуют на поведение путем непосредственного влияния на определенные нейроны ЦНС. Поведенческая дифференциация у собак зависит от гормонов. Половые гормоны влияют на становление агрессивного поведения, на способность к обучению, эмоциональные реакции и условные рефлексы. Гормоны, регулируя работу генетического аппарата нейронов, в то же время сами находятся под генетическим контролем.

Адаптация к стрессам в значительной мере обусловлена гормонами, которые влияют на поведение животного. Было установлено, что состояние нервной системы может влиять на некоторые генетические и цитогенетические процессы соматических и половых клеток. Так, у дрозофилы установлено наличие спонтанного кроссинговера у разных линий дрозофилы, которые были отселекционированы по поведенческим реакциям.

Считают, что гены определяют медиаторную систему, вносят вклад в генетическую изменчивость поведенческих реакций, но медиаторы не играют роль ключевых биохимических каналов, влияющих на гены, определяющие поведение. Нервная система может контролировать генетический аппарат нервных клеток, влияя на их генетические и цитогенетические особенности. При возбуждении изменяется структура нейрона, что отражает перестройку нуклеопротеидного комплекса в строении хромосом. Главным каналом служит морфологическая организация нервной системы, под воздействием которой осуществляется генетическая обусловленность как нормального, так и патологического поведения. Масса мозга, плотность нейронных связей, особенности межнейронных связей определяют сложность решаемых нервных задач. Эти показатели генетически детерминированы, но на ранних этапах онтогенеза подвержены средовой модификации.

Следовательно, морфологическая структура мозга является главным фактором реализации генетической информации на уровне поведения. Отмечено, что изменчивость в структуре проводящих путей головного мозга имеет полигенную наследственность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 6

1. Беляев, Д.К. Генетические аспекты доместикации животных / Д.К.Беляев. - М: Наука, 1972. - 280 с.
2. Генетика / Е.К. Меркурьева [и др.]. / под ред. Е.К. Меркурьевой. – М.: Агропромиздат, 1991. - 446 с.
3. Генетические основы селекции / В.Л Петухов [и др.] / под ред. В.Л. Петухова, И.И. Гудилина. - М.: Агропромиздат, 1989. - 484 с.
4. Ковальчикова, В. Этология крупного рогатого скота / В.Ковальчикова, М.Ковальчик. - М.: Агропромиздат, 1986. - 208 с.
5. Лобашев, М.Е. Генетика. / М.Е. Лобашев. - Л.: изд-во ЛОЛГУ, 1967. – 752 с.
6. Павлов, И.П. О типах высшей нервной деятельности и экспериментальных неврозах / И.П.Павлов. - М., 1954. - 280 с.
7. Трут, Л.Н. Очерки по генетике поведения / Л.Н.Трут. - Новосибирск: Наука, 1978.

Глава 7. СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Введение

Главным результатом эволюции является совершенствование приспособленности организмов к условиям обитания, что влечет за собой совершенствование их организации. В результате действия естественного отбора сохраняются особи с полезными признаками для их процветания.

До последнего времени в экологических исследованиях редко применялись методы генетики, несмотря на то, что именно генетика в начале XX столетия превратила биологию в точную науку. Этот разрыв заполняет экологическая генетика. Современная экологическая генетика - это отрасль знания, исследующая взаимодействие генетических процессов и экологических отношений. Будучи частью генетики, эта наука использует мощную методологию генетического анализа и включает все разнообразие методов экологии (Пехов А.П., 2002).

Генетическая (прежде всего - мутагенная) активность факторов среды обитания может быть исследована на основе разнообразных критериев у широкого круга объектов: генные мутации у бактерий, дрожжей и водорослей; хромосомные aberrации и летальные мутации у животных и растений; активация промутагенов метаболической системой у различных объектов и т.д. Таким образом, раскрывается содержание генетической токсикологии.

Генетический контроль самих экологических отношений исследуют у объектов, с генетически-детерминированными различиями в чувствительности к экологическим факторам - физическим и химическим воздействиям, в том числе и антропогенного происхождения, а также к факторам профессионального риска у человека. Выявление простых признаков (в частности признаков метаболизма), объединяющих различные организмы в общую экологическую систему, предоставляет возможности для изучения генетического контроля этих отношений на элементарных экологи-

генетических моделях. Все эти подходы позволяют приблизиться к рассмотрению экологических отношений как фактора эволюции (Жученко А.А., 2003; Поморцев А., 2003).

Развитие биотехнологии подвело человечество к новому этапу развития. Вмешательство в основу существования живых организмов, генетически модифицированных (ГМ), требует глобального пересмотра нашего отношения к экологии. Бесконтрольный выход генетически модифицированных организмов (ГМО) в экосистему запускает на планете механизм самоуничтожения человечества и новую эволюцию революции всего живого.

По мере увеличения в продуктах питания доли искусственно полученных ингредиентов, не существовавших в природе, обостряется проблема генетических реакций человеческого организма на продукты, вырабатываемые пищевой промышленностью. Все чаще в научной литературе и средствах массовой информации высказывается обеспокоенность общественности по поводу обострения проблемы разрушения иммунной системы человека, в целом всего биологического вида. В последние два десятилетия широкое внедрение ГМ источников продуктов питания играют в этом процессе все более значительную роль (Румянцева Е., 2005; Саповарова В.П., 2006; Свердлов Е., 2004).

7.1 Экологические последствия хозяйственной деятельности человека

Изменения в состоянии окружающей среды под воздействием хозяйственной деятельности человека привели ее к экологическому кризису. Этот кризис грозит перерасти в экологическую катастрофу. Уже появились признаки катастрофы - разрушение озонового слоя, утрата климатической стабильности и т.п. Перерастание кризиса в экологическую катастрофу несёт за собою угрозу существованию человечества.

Стихийное развитие производительных сил с древних времен наносило ущерб природе. Уничтожение леса, засоление земель, пе-

ревыпас скота приводили к деградации земли на огромных площадях и упадку многих цивилизаций в Малой Азии и Центральной Америке, возникновению пустынь в Африке и Азии. Но только в XX веке воздействие общества на природу стало таким, что от него зависит дальнейшая судьба человечества.

Экологический кризис поставил человечество перед необходимостью выбора дальнейшего пути развития: идти по пути наращивания роста производства или соизмерять этот рост с возможностями окружающей природной среды с учетом отдаленных перспектив.

Воздействие на природную среду с участием человека может быть:

- преднамеренным;
- непреднамеренным;
- прямым;
- косвенным (опосредованным)

Преднамеренное воздействие происходит в процессе материального производства с целью удовлетворения определенных потребностей общества. К ним относятся добыча полезных ископаемых, строительство гидротехнических сооружений (водохранилищ, оросительных каналов, гидроэлектростанций), вырубка лесов для расширения земледельческих площадей и для заготовки древесины и др.

Непреднамеренное воздействие возникает побочно с первым типом воздействия. Так добыча полезных ископаемых открытым способом приводит к понижению уровня грунтовых вод, к загрязнению воздушного бассейна, к образованию техногенных форм рельефа (карьеры, терриконы, хвостохранилища) Строительство ГЭС сопряжено с повышением уровня грунтовых вод, с изменением гидрологического режима рек и пр.

Прямое воздействие на природу - это непосредственное, но отнюдь не всегда планируемое и желаемое изменение природы в процессе хозяйственной деятельности человека. Примером прямого воздействия деятельности человека на среду может служить ирри-

гация (орошение), которая непосредственно воздействует на почву и изменяет все процессы, связанные с ней.

Среди прямых воздействий на природу различают антропогенное, антропогенное, аддитивное, коммулятивное и синергическое воздействия.

Косвенные воздействия происходят опосредованно через цепочки взаимосвязанных влияний. Так, преднамеренные косвенные воздействия это применение удобрений и непосредственное влияние на урожайность культур и почву. Горное производство способствует уничтожению травяного покрова, возникновению техногенных форм рельефа (карьеры, отвалы и пр.), деформация участков земной коры. Человек стал мощным рельефообразующим фактором.

Косвенные воздействия проявляются в изменении режима грунтовых вод, загрязнении воздушного бассейна, поверхностных водотоков и подземных вод, а также способствуют подтоплению и заболачиванию, что в конечном итоге приводит к повышению уровня заболеваемости местного населения.

Отрицательно горное производство влияет на недра земли, так как в них осуществляют захоронение отходов промышленного производства, радиоактивные отходы и др. В некоторых странах в горных выработках устраивают хранилища нефти и газа, питьевой воды, подземные холодильники.

Наибольшие нарушения земной поверхности происходят под воздействием горного производства, особенно при открытом способе разработки полезных ископаемых. В настоящее время общая площадь земель, нарушенных при добыче полезных ископаемых превышает 2 млн. га, из которых 65% приходится на европейскую часть РФ. Огромное отрицательное воздействие на среду оказывает строительство ГЭС и сооружение крупных водохранилищ. Под их воздействием изменяется режим грунтовых вод, вторичное засоление почв, их акватории занимают большие участки плодородных земель.

Хозяйственная деятельность сильно повлияла на растительный и животный мир планеты. По данным международного союза

охраны природы с 1600 г. на земле вымерло 94 вида птиц и 63 вида млекопитающих. Исчезли такие животные как тарпан, тур, сумчатый волк, европейский ибис и др. В результате антропогенного воздействия на материках возросло количество исчезающих и редких видов животных (бизон, викунья, кондор и др.). В России к началу 21 века отдельные виды животных (зубр, речной бобр, соболь, выхухоль, кулан) стали редкими, поэтому для их охраны и воспроизводства были организованы заповедники. Это позволило восстановить популяцию зубра, увеличить популяцию амурского тигра и белого медведя. При возрастающей антропогенной нагрузке многие виды животных нуждаются в дальнейшей охране и воспроизводстве.

Велико антропогенное воздействие на климат. Ежегодно в результате хозяйственной деятельности человека во всем мире поступление загрязняющих веществ в атмосферу: диоксида серы – 190 млн. т, оксидов азота – 65 млн. т, оксидов углерода – 25 млн. т. Ежегодно при сжигании топлива выбрасывается более 700 млн. т пылевых и газообразных соединений. Все это приводит к увеличению концентрации в атмосферном воздухе антропогенных загрязнителей: монооксида и диоксида углерода, метана, оксидов азота, диоксида серы, фреонов, и других, которые оказывают существенное воздействие на глобальный климат, вызывая негативные последствия; «парниковый эффект» истощение «озонового слоя», кислотные дожди, фотохимический смог и др.

Огромное воздействие человек оказывает на морские экосистемы. Оно проявляется в ежегодном поступлении в акватории водоемов огромного количества загрязняющих веществ (нефть и нефтепродукты, синтетические поверхностно активные вещества, сульфаты, хлориды, тяжелые металлы, радионуклиды и др.) Это вызывает в конечном итоге деградацию морских экосистем: эвтрофирование, снижение видового многообразия, замена целых классов донной фауны на устойчивые к загрязнению, мутагенность донных осадков и пр.

Непреднамеренные изменения природной среды происходят в результате цепи природных реакций, каждая из которых влечет за

собой изменение других, связанных с нею первичных или вторичных явлений.

Антропическим (от греч. *antropes*- человек) воздействием называется непосредственное влияние человечества на процессы в окружающем его мире. Можно констатировать, что вторжение человека в биогеоценозы всегда приводит к их перерождению, во-первых, в нообиогеоценозы, во-вторых, к неминуемой гибели разнообразия био- и геоценозов, в-третьих, к нарушениям и загрязнению среды обитания всех без исключения живых существ, в том числе и самого человека (Инге-Вечтомов С.Г., 1989; Пехов А.П., 1994).

7.2 Влияние факторов окружающей среды на генетическую структуру животных и человека

Буквально каждый месяц, каждый квартал и каждый год накапливается все больше информации о колоссальном генетическом разнообразии вида *Homo Sapiens* - оно необыкновенно велико. В основе этого лежит **генетический полиморфизм** - различные состояния одного и того же гена. Даже однояйцовые близнецы не идентичны. Благодаря полиморфизму наш вид устойчив в целом, и он лабилен в окружающей среде. В условиях современной цивилизации генетический полиморфизм человека проявляется в разной устойчивости людей к вредоносным производственным и природным воздействиям (Жученко А.А., 2003; Инге-Вечтомов С.Г., 1989; Познаковский В.М., 2004; Поморцев А., 2003).

В нашей стране существуют до сих пор производства, которые в цивилизованных странах давно уже запрещены. Например, производство асбеста, от которого везде отказались. На этих заводах занято огромное количество людей, многие из них заболевают сначала пылевым бронхитом, потом асбестозом - тяжелой профессиональной легочной болезнью, способной, в конце концов, привести к гибели. Но, к счастью, такая участь постигает не всех, часть рабо-

чих таких предприятий не болеют ничем, несмотря на то, что дышат той же асбестовой пылью.

Генетики задались вопросом: как связана реакция людей на заведомо мощные повреждающие воздействия среды с их генетической структурой? В качестве объекта исследования выбрали это самое производство асбеста и стали изучать людей, больных асбестозом, контрольную группу (людей со стороны) и тех, кто много лет проработал на этом производстве и абсолютно ничем не заболел. В генетической структуре этих групп обнаружилась существенная разница. Были выявлены люди с разными состояниями генов, то есть с разными аллелями. Одни состояния генов предрасполагают человека к асбестозу. Люди, носители такого аллеля, имеют очень низкий уровень белка альфа-аминодитрипсина и, в результате, склонны к развитию легочной патологии. Если такой человек курит, он погибает в среднем на двадцать пять лет раньше, это известный факт. Напротив, есть другие состояния генов, которые делают людей устойчивыми к этому заболеванию. В Егорьевске на асбестовом производстве обнаружили тех, кому категорически противопоказана эта работа.

Подобные исследования генетики проделали и на других вредных производствах. И теперь при сомнительных случаях ученые, проведя генетический анализ, могут указать причину того или иного профессионального заболевания. Проблема устойчивости или, наоборот, предрасположенности к профессиональным заболеваниям в значительной степени решена, и это, конечно же, большое достижение. Предполагается, что в будущем будет создана специальная генетическая служба, которая будет давать рекомендации по поводу возможной профессиональной деятельности с точки зрения предрасположенности к профессиональным заболеваниям.

Среди нерешенных проблем одна из самых острых — исследование устойчивости к СПИДу. Учеными разных стран установлено, что существуют мутации, которые приводят к защите против СПИДа. Люди с таким состоянием генов могут быть инфицированы, но не заболеют. СПИД был распространен, возможно, тысячи лет, во всяком случае, в Африке, откуда и пошло его распростране-

ние по всему миру. В таких странах, как Танзания, Уганда, среди женщин легкого поведения инфицированность доходит до 60 — 80%, тем не менее, они не только не умирают, но и дают здоровое потомство. К настоящему времени составлена геногеографическая карта, на которой показано распределение частот этой мутантной формы в Европе. Мутация достаточно широко распространена. Она очень высока, частота ее среди угро-финского населения достигает, например, в Финляндии 16%, в Мордовии - 14%. Все это люди, которые невосприимчивы к развитию СПИДа. Гибель от этого недуга всему человечеству не грозит.

Оказывается, если мы разобьем любую популяцию на так называемые группы здоровья, в первой из которых - люди, ничем не болеющие, в пятой - глубокие инвалиды, а остальные - промежуточные, то окажется, что эти группы различны по совокупности генетической информации. Однако лучше приспособивались к условиям непривычной географической среды те переселенцы, которые имели генетические особенности, сходные с индивидуальными наследственными особенностями аборигенов. На основании генетического анализа сегодня можно оценить степень благополучия конкретного человека в той или иной экологической обстановке.

Может быть, в будущем результаты таких исследований будут учитываться и в миграционной политике. Убедительно показано, что люди с разными генотипами по-разному реагируют на воздействие даже нормальной среды. Миграционная активность населения сейчас очень высока, и проблема индивидуальной биологической адаптации к новым условиям стоит в общем ряду со всеми остальными трудностями. Это всего несколько примеров того, как реально практически можно использовать знания о геноме человека. А что еще впереди?!

7.3 Представление об экологической генетике. Экологическая генетика человека в постчернобыльский период

Представление об экологической генетике сложилось в 60-х годах прошлого века, когда Форд впервые сформулировал это понятие как генетики популяций в природных условиях. По сути дела предмет экологической генетики объединяет две науки - экологию и генетику (С.Г. Инге-Вечтомов, 1989; Жученко А.А., 2003).

Уточняя это определение с точки зрения современного представления, С.Г. Инге-Вечтомов (1989) определяет экологическую генетику как область знания, исследующую "взаимовлияние генетических процессов и экологических отношений. При этом, как раздел генетики, эта наука опирается на мощную методологию генетического анализа и использует весь методический арсенал экологии.

Структуру экологической генетики (несколько упрощенно) можно представить в виде таблицы 3.

Таблица 3

Общая структура экологической генетики
(Инге-Вечтомов С.Г., 1989)

Генетические подходы	Типы экологических отношений	
	синэкология	аутэкология
Генетический контроль признаков (наследственность)	эколого-генетические модели	генетика устойчивости к факторам среды
Влияние различных факторов на генетические процессы (изменчивость)	биологические факторы изменчивости (мутагенеза)	генетическая токсикология

Генетические аспекты экологической генетики основываются на методологии генетического анализа, оперирующего понятиями наследственности и изменчивости. Особое внимание при этом уделяется причинам, механизмам и последствиям мутационной изменчивости, то есть наследуемых изменений генетического материала. Как известно, мутации могут быть спонтанными, а также индуцированными, возникающими под действием различных внешних

агентов: физических, химических и т.д. Не менее важен также вопрос о механизмах модификаций (не наследуемых изменений), которые хотя и не передаются из поколения в поколение, но, тем не менее, часто имеют адаптивный характер и складываются в онтогенезе на основе наследуемых признаков.

Мутационный процесс обычно связывают с так называемыми генетическими процессами, к числу которых относят *репликацию* (воспроизведение) генетического материала; *рекомбинацию* - различные способы пересортировки генов и их компонентов, происходящие при смене поколений, и *репарацию* - совокупность процессов, поддерживающих нативную структуру генетического материала за счет восстановления повреждений, генетического материала от различных причин. Спонтанные или индуцированные нарушения этих процессов, лежащих в основе передачи генетического материала, являются причиной наследственной изменчивости - мутационного процесса.

Механизмы наследования признаков, а также механизмы наследственной изменчивости (в отличие от механизмов модификаций) изучены довольно подробно. Определенную роль здесь играют и генетические процессы, протекающие на популяционном уровне, то есть процессы, влияющие на частоту встречаемости и характер распределения генов в популяциях организмов и обуславливающие микроэволюционные преобразования (Кайданов Л.З., 1996).

Экологические отношения можно подразделить на *синэкологические* (отношения между организмами) и *аутэкологические* (отношения отдельных организмов с окружающей средой).

В современном обществе поступательное развитие технического прогресса обеспечивает постоянное нарастание в среде обитания человека мутагенного давления, как за счет количественного, так и качественного изменения спектра генно-токсических абиотических факторов. Мутагены разной природы обнаруживаются практически повсеместно - это многие продукты производственной деятельности человека, лекарства, а также консерванты, пищевые добавки и красители, косметика, инсектициды и пестициды, не го-

вора уже о дыме сигарет и автомобильных выхлопах, излучениях, сопровождающих «мирный атом», а также оружие массового уничтожения - ядерное, химическое, бактериологическое и т.д. (Поморцев А., 2003).

При этом подобные абиотические факторы могут иметь естественную природу и в ходе эволюции живые существа отработали адаптивные реакции на них, в результате чего сформировалась в определенных пределах устойчивость организмов к их действию.

Сложнее обстоит дело с новыми, как правило, антропогенными, факторами внешней среды, с которыми биологические системы никогда не встречались в природе, или их количественные характеристики значительно превышают максимальные значения естественного диапазона.

В списке наиболее значимых антропогенных факторов загрязнения среды первые пять мест занимают:

- 1) пестициды;
- 2) тяжелые металлы;
- 3) диоксид углерода;
- 4) диоксид серы и продукты ее окисления, взвеси;
- 5) разливы нефти, сточные воды промышленных предприятий.

При этом радиоактивные отходы, обладающие несомненной генетической активностью, стоят только на 12-м месте как загрязнители (Инге-Вечтомов С.Г., 1989).

Однако, в последние годы для ряда стран СНГ ситуация качественно изменилась - радиационный фактор становится реально более значимым и, возможно, даже ведущим в спектре антропогенных мутагенов.

26 апреля 1986 года на 4-м энергоблоке Чернобыльской атомной станции, расположенной на территории Украины в непосредственной близости от границы Беларуси, произошла крупнейшая в истории человечества техногенная экологическая катастрофа, повлекшая за собой тяжелейшие материальные, экологические, медицинские и социальные последствия.

Повреждение ядра реактора, высокая температура и другие сопутствующие факторы привели к высвобождению в атмосферу огромного количества радиоактивных материалов.

Радиоактивные материалы поступали в атмосферу, как в газообразном состоянии, так и в форме аэрозолей и твердых частиц. При этом газообразные компоненты, такие как криптон и ксенон были выброшены в атмосферу практически полностью. Важным компонентом выброса оказались изотопы йода. Кроме вышеупомянутых фазовых состояний, радиоактивные изотопы йода были обнаружены в связанном состоянии в органических соединениях. Остальные «летучие» элементы и соединения, такие как цезий и теллур, распространялись в основном в форме мелких частиц (0,5-1,0 мкм) в составе аэрозолей.

^{137}Cs (период полураспада - 30 суток) является основным «внутренним контаминатором» при любых ядерных авариях. Основной путь поступления в организм - ингаляционный. Подсчитано, что при тестировании ядерного оружия, на каждую килотонну в атмосферу высвобождалось до 30000 Ки I. При авариях реакторов в чернобыльский период в атмосферу было выброшено до 20000 Ки этого изотопа. I является источником α - и γ -радиации и обладает способностью избирательно накапливаться в щитовидной железе.

Цезий представлен 21 изотопом, наиболее важное значение из которых в Чернобыльской аварии имели - ^{137}Cs и ^{134}Cs . ^{137}Cs (период полураспада 30 лет) в метаболическом плане цезий является аналогом калия и распределяется в организме неравномерно. Основные пути поступления в организм - через респираторную и пищеварительную систему, выведение осуществляется в основном через мочевую систему. Средний биологический полупериод жизни цезия в организме человека составляет 110 суток у мужчин, 80 - у женщин и 60 - у детей.

Более тяжелые элементы, такие как церий, цирконий, актиниды, а также основная часть бария, лантана и стронция, формировали более крупные частицы. Мелкие частицы распространялись ветром на значительные расстояния, в то время как более тяжелые выпадали в непосредственной близости от станции.

Одним из наиболее опасных в биологическом плане являются изотопы стронция и в первую очередь ^{91}Sr . Период полураспада этого изотопа равен 28 годам. Благодаря широкому распространению этого изотопа, вследствие загрязнения окружающей среды, его метаболизм хорошо изучен как у животных, так и у человека. Основные пути поступления в организм -ингаляционный и через пищеварительную систему. После поступления в систему кровообращения, стронций, как биологический аналог кальция, быстро депонируется в костях. Его количество, инкорпорированное в трубчатые кости, может быть уменьшено за счет медицинских процедур, ускоряющих минеральный обмен. Однако в стабильных костных структурах его содержание практически не меняется. Последствия его инкорпорации, как полагают, включают генетические аномалии, лейкемии и остеомы кости. Несмотря на то, что стронций - физиологический аналог кальция, он все же имеет специфические характеристики, в силу которых биомембраны (интерстициальная мукоза, почечный тубулярный эпителий, плацента, клетки молочной железы) способны обеспечить предпочтительное поступление ионов кальция. Установлено, что физиологический статус организма (активный рост, питание, гормональный и половой статус) может существенно влиять на метаболизм стронция.

В марте 2011 года вблизи восточного побережья Японии произошло землетрясение, вызвавшее цунами. Стихия обрушилась на атомную электростанцию Фукусима I, став причиной самой крупной аварии на АЭС с момента катастрофы в Чернобыле. Техногенная авария обусловила огромное повышение радиационного фона и загрязнение радионуклидами морской экосистемы.

7.4 Генная инженерия: спасение человечества или убийца

В последние годы все большее влияние на здоровье населения планеты оказывает качество и структура питания. В мире ежегодно от недоедания и белково-калорийной недостаточности погибает около 15 млн. человек.

Из-за снижения потребления наиболее ценных в биологическом отношении пищевых продуктов, на первый план выходят следующие нарушения пищевого статуса:

- дефицит животных белков, достигающий 15 – 20% от рекомендуемых величин;
- выраженный дефицит большинства витаминов, выявляющийся повсеместно у более половины населения;
- проблема недостаточности макро- и микроэлементов, таких как кальций, железо, медь, фтор, йод, селен, цинк и др.

В международном научном сообществе существует четкое понимание того, что в связи с ростом народонаселения Земли, которое по прогнозам ученых должно достичь к 2050 году 9-11 млрд. человек, необходимо удвоить или даже утроить мировое производство продукции на сокращающихся площадях сельскохозяйственных угодий. Это невозможно без внедрения современных биотехнологий, без применения трансгенных растений, создание которых многократно ускоряет процесс селекции культурных растений, увеличивает урожайность, удешевляет продукты питания, а также позволяет получать растения с такими свойствами, которые не могут быть получены традиционными методами селекции.

Методами генной инженерии возможно повышение урожайности культур на 40 – 50 % и более. За последние 5 лет в мире земельные площади под трансгенными растениями увеличились с 8 до 46 млн. га (Свердлов Е., 2004; Чечилев С., 2004).

Трансгенными называются те виды растений, в которых успешно функционирует ген (или гены) пересаженные из других видов растений или животных. Делается это для того, чтобы растение-реципиент получило новые нужные для человека свойства, повышенную устойчивость к вирусам, к гербицидам, вредителям и болезням растений. Пищевые продукты, полученные из таких генноизмененных культур, могут иметь улучшенные вкусовые качества, лучший товарный вид и дольше храниться. Вот примеры из американской практики: чтобы помидоры и клубника были морозостойчивые им «вживляют» гены серебристых рыб; чтобы кукурузу не пожирали вредители, ей прививают активный ген, получен-

ный из яда змеи; чтобы скот быстрее набирал живую массу, ему вводят измененный гормон роста (при этом молоко наполняется гормонами, вызывающими рак); чтобы соя «не боялась» гербицидов, в нее внедряют гены петунии, а также некоторых бактерий и вирусов (Чечиллов С., 2004).

Получение трансгенных растений является одним из перспективных и наиболее развивающихся направлений агропроизводства. Создание трансгенных растений, обладающих нужными свойствами, требует гораздо меньше времени и позволяет получать растения, с заданными хозяйственно ценными признаками, а также обладающих свойствами, не имеющих аналогов в природе. Примером могут служить полученные методами генной инженерии сорта растений, обладающих повышенной устойчивостью к засухе.

Создание трансгенных растений в настоящее время развивается по следующим направлениям:

1. Получение сортов сельскохозяйственных культур с более высокой урожайностью.

2. Получение сельскохозяйственных культур, дающих несколько урожаев в год (например, в России существуют ремонтантные сорта клубники, дающие два урожая за лето).

3. Создание сортов сельскохозяйственных культур, токсичных для некоторых видов вредителей (например, в России ведутся разработки, направленные на получение сортов картофеля, листья которого являются остро токсичными для колорадского жука и его личинок).

4. Создание сортов сельскохозяйственных культур, устойчивых к неблагоприятным климатическим условиям (например, были получены устойчивые к засухе трансгенные растения, имеющие в своем геноме ген скорпиона).

5. Создание сортов сельскохозяйственных культур, способных синтезировать некоторые белки животного происхождения (например, в Китае получен сорт табака, синтезирующий лактоферрин человека).

Таким образом, создание трансгенных растений позволяет решить целый комплекс проблем, как агротехнических и продо-

вольственных, так и технологических, фармакологических и т.д. Кроме того, уходят в небытие пестициды и другие ядохимикаты, которые нарушали естественный баланс в локальных экосистемах и наносили невосполнимый ущерб окружающей среде.

Генная инженерия – революционно новая технология, находящаяся на самых ранних стадиях развития. Эта технология позволяет устранить фундаментальные генетические барьеры не только между видами одного рода, но и между людьми, животными и растениями путем случайного внедрения генов неродственных видов (вирусов, генов устойчивости к антибиотикам, генов бактерий-маркеров, промоторов и переносчиков инфекций) и постоянного изменения их геномов создаются трансгенные организмы, передающие свои измененные свойства по наследству. Генные инженеры во всем мире разрезают, вставляют, перекомбинируют, располагают в ином порядке, редактируют и программируют генетический материал. Гены животных и даже человека случайным образом встраиваются в хромосомы растений, рыб и млекопитающих, в результате чего создаются такие формы жизни, которые ранее невозможно было себе представить. Впервые в истории транснациональные биотехнологические корпорации становятся архитекторами и «хозяевами» жизни. При наличии минимальных законодательных ограничений и даже полном их отсутствии, без специальной маркировки и с пренебрежением к установленным наукой правилам, биоинженеры уже создали сотни новых видов продуктов, забыв о рисках для человека и окружающей среды, а также негативных социально-экономических последствиях для нескольких миллиардов товаропроизводителей и сельских поселений во всем мире.

Еще ни одна технология не была объектом такого пристального внимания ученых всего мира, как генноинженерная. Объясняется это тем, что мнения ученых о безопасности ГМ источников питания расходятся. Но, следует признать, что нет ни одного обоснованного факта против использования трансгенных продуктов. В то же время некоторые специалисты считают, что существует риск появления ГМ видов растений с нестабильным геномом, передачи заданных свойств сорнякам, влияния на биоразнообразие планеты.

Главной потенциальной опасностью для здоровья человека является перенос встроенного гена в микрофлору кишечника или образования из модифицированных белков под воздействием нормальных ферментов, так называемых минорных компонентов, способных оказывать негативное влияние.

Развитие биотехнологии и, в частности, генной инженерии, как справедливо отмечают А.В. Пыжикова и А.А. Ефремов (2008), подвело человечество к качественно новому этапу развития. Бесконтрольный выход генетически модифицированных организмов в экологическую систему обуславливает невидимую эволюционную революцию всего живого, и возможно, запускает механизм самоуничтожения человечества. В научной литературе, в средствах массовой информации все чаще высказывается обеспокоенность по поводу обострения аллергических реакций организма людей к пищевой продукции, вырабатываемой промышленностью, по поводу проблем разрушения иммунной системы человека, а так же по поводу своеобразной реакции людей на потребление ими генно-модифицированных продуктов питания.

Представляется вполне обоснованным предположение, что основной причиной «эпидемии» полноты американцев стало широкое внедрение в начале 80-х годов прошлого века в пищевую промышленность США продуктов питания, получаемых из генетически модифицированного сырья. Ген роста попадая в организм животных, приводит не только к ускорению их роста, но и передается потомству. Попадая в организм человека, молекулы ДНК не разрушаются до атомарного уровня, а разрываются на отдельные фрагменты и в таком виде целыми фрагментами встраиваются в молекулы ДНК человека. Несмотря на то, что относительно небольшой процент от всей структуры ДНК встраивается в геном человека в «неразрушенном» виде, этот процент достаточно велик для экспериментального определения его величины. Встраиваемые в геном человека фрагменты составляют 0,00022% от всей ДНК в генетически модифицированной кукурузе; 0,00018%- в сое; 0,00075% - в картофеле. Естественно, эти проценты будут намного выше при исследовании на ДНК животного. Для оценки практического влияния

этих фрагментов ДНК на мутацию человеческого организма достаточно учесть, что речь идет не о простом изменении человеческого тела, а о проценте мутированных в нашем организме молекул ДНК (Румянцева Е., 2005).

Лоббисты транснациональных корпораций, специализирующихся на производстве генетически модифицированных продуктов, оправдывают свою позицию утверждениями, что не все рекомбинантные фрагменты ДНК обязательно будут встроены в ДНК генома человека при первом же употреблении в пищу ГМ продукта. Однако представляется слабым утешением для человечества мысль о том, что биологический вид *Homo Sapiens* исчезнет не сразу, а только через несколько поколений (Вельков В.В., 2003).

Попадая в организм человека, ген роста работает так же, как и в организме бройлерного цыплёнка, в результате человек начинает быстро прибавлять в массе тела. Феномен «эпидемии полноты» в США пытаются объяснить самыми разными причинами: от внедрения компьютеров и телевизоров до пренебрежительного отношения жителей Америки к рациону своего питания. Но момент начала взрывного роста числа страдающих ожирением американцев четко совпадает с моментом широкого внедрения ГМ питания, в то время как прочие факты не обнаруживают такой явной корреляции.

Так же широко известны опыты на крысах, вырождающихся через несколько поколений, если их кормить ГМ овощами. США можно считать эталонным полигоном для определения последствий внедрения ГМО, так как это лидер в области их производства, и Америка имеет наиболее длительный опыт их потребления. Причём, в США ГМ продукты не подлежат даже маркировке и, таким образом, население просто лишено права выбора, права на защиту от экспериментаторов.

Напрашивается очевидный вывод - пока не будет создан механизм защиты генома человеческого организма от таких мутаций, использование ГМ продуктов должно быть прекращено. Самое страшное то, что ребенок рожденный женщиной, потребляющей такие продукты до и во время беременности становится мутантом-инвалидом. Для этого достаточно мутации всего одного гена в ор-

ганизме женщины - гена одной яйцеклетки. Происходит закрепление мутации и передача ее потомству.

Внедрение в севооборот ГМ растений приводит к перекрестному опылению. Известны факты, когда дикорастущие растения мутируют, перенимая искусственный ген (Познаковский В.М., 2004).

В результате специального исследования проведенного по заказу правительства Великобритании обнаружено, что дикая горчица, «смешавшись» с ГМ масличными растениями, переняла у них повышенную сопротивляемость гербицидам, позаимствовав у них искусственно добавленные гены. Для этого сорняку понадобился всего один год, во время которого проходили испытания ГМ растений в полевых условиях.

Группа защитников окружающей среды из Великобритании Friends of the earth предупреждает, что если ГМ масличные растения будут внедряться, то это приведет к появлению суперсорняка, что, в свою очередь, будет иметь чрезвычайно важные последствия, как для сельского хозяйства, так и для окружающей среды в целом. В Англии уже отмечена гибель всех пчел живущих возле полей с ГМ культурами. В этих районах значительно сократилось разнообразие насекомых (Румянцева Е., 2005).

Во всем мире ширится движение за полный запрет ГМ продуктов. Например, в Греции и Франции выращивание ГМ растений было запрещено еще в 1998г. Однако в Евросоюзе не удастся сломить сопротивление лоббистов фирм производителей ГМ продуктов и на законодательном уровне запретить их использование. Хотя там с 2005 года введена обязательная маркировка всей пищевой продукции, содержащей более 0,9% компонентов из ГМ сырья. Также в ЕС ужесточены санитарные требования к своим производителям сельскохозяйственной продукции (Румянцева Е., 2005).

В результате мировой экспорт ГМ продуктов постепенно переориентируется на Россию и страны третьего мира.

Слабость сельскохозяйственных производств и российской экономики пока не позволяет законодательно запретить ввоз в страну опасных продуктов. Поэтому экологам и научной обще-

ственности, по примеру западных коллег, нужно добиваться обязательной маркировки процентного содержания ГМ ингредиентов в продуктах питания, содержащих более 0,2 % из ГМ сырья, и разъяснять общественности возможные последствия от потребления таких продуктов питания (Кузнецов В.В., 2004).

Возникший дефицит растительного белка нужно решать, возрождая культивирование традиционных для России бобовых культур. По химическому составу и пищевой ценности горох, фасоль, люпин, чечевица, нут, арахис и другие близки к источнику животного белка - мясу, рыбе, а также молоку. Бобовые занимают в мировом производств зерна около 20%, в России – лишь 4,4%. На единицу земельной площади с использованием этих культур производится наибольшее количество перевариваемого протеина, лизина и метионина. Причем это самый дешёвый растительный белок.

Использование микроклетчатки в качестве наполнителя при изготовлении мясных продуктов, вместо широко применяемой ГМ сои не только избавит нас от экологической угрозы, но и позволит значительно улучшить качество продуктов и их функциональность. В качестве сырья для получения микро клетчатки можно использовать местные дикоросы или стебли злаковых культур, компонентный состав которых аналогичен растительной ткани древесины (Познаковский В.М., 2004; Саповарова В.П., 2006).

Нет необходимости экспериментировать над природой и создавать с помощью генной инженерии коров, дающих молоко синего или зеленого цвета, для изготовления цветного мороженого. Натуральные пищевые красители, получаемые из выжимок ягод, кроме красящих пигментов, содержат массу биологически активных веществ и микроэлементов.

Однако весьма заманчиво иметь корову, в генотип которой встроен ген инсулина, позволяющий им продуцировать молоко, содержащее наряду с обычными компонентами этот гормон, помогающий поддерживать здоровье и жизнь людей, страдающих сахарным диабетом.

Вместе с тем, настораживает появление у спортсменов, так называемого, генетического допинга, когда стимуляторы исполь-

зуются не на уровне введения лекарственных веществ, а на уровне введения генов. Так, уже появилась возможность для увеличения в крови уровня гемоглобина и, за счет этого, повышения выносливости, вводить в организм спортсменов не рекомбинантный белок, не вещество, а ген эритроцитов.

В спортивной общественности остро обсуждается вопрос – это наращивание мышечной массы с помощью стероидов. Однако когда их вводят в больших количествах, они оказывают побочное действие на организм. Не редко, вместо стероидов, вводятся гормоны, которые приводят к росту человека. Известны попытки вводить в генотип спортсмена ген гормона роста, который программирует наращивание мышечной массы. Примечательно, что такую форму использования допинга невозможно будет выявить.

Многие ученые считают, что широкое распространение ГМ организмов и их использование в производстве продуктов питания, различного рода допингов и лекарственных препаратов необходимо приостановить по крайней мере до создания комплексной государственной программы по изучению последствий от их внедрения.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Что представляет собой современная экологическая генетика?
2. Что вы знаете о генетически модифицированных организмах (ГМО) и генетически модифицированных продуктах (ГМП)?
3. Проблема экологического кризиса.
4. Признаки экологического кризиса и экологической катастрофы.
5. Охарактеризуйте прямое и косвенное воздействия человека на природную среду.
6. Различают антропогенное, антропогенное, кумулятивное и синергическое воздействия на природу. В чем их сущность?
7. Влияние хозяйственной деятельности человека на окружающую среду и генотипы животных и человека.

8. Проблема устойчивости или предрасположенности к профессиональным заболеваниям.
9. Для чего нужна специальная генетическая служба?
10. Каковы механизмы мутационной (индуцированной и спонтанной) и модификационной изменчивости?
11. Назовите пять наиболее значимых антропогенных факторов загрязнения окружающей среды.
12. Назовите наиболее опасные (в биологическом плане) радиоактивные элементы и их изотопы.
13. Основные пути поступления в организмы животных и человека радиоактивных веществ и элементов.
14. Почему ученые считают, что бесконтрольный выход генетически модифицированных организмов в экологическую среду запускает механизм ускоренной эволюции всего живого, а возможно и механизм самоуничтожения человечества?
15. Почему опасно потребление генномодифицированных продуктов питания?
16. В чем таится опасность введения в севооборот генетически модифицированных растительных организмов?
17. Почему ученые настаивают на необходимости маркирования генномодифицированных продуктов питания?
18. Какими могут быть побочные эффекты применения генной терапии и генного допинга для спортсменов?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 7

1. Вельков, В.В. Опасны ли опыты с рекомбинантными ДНК. //Природа. – 2003 г. - № 4. – С.18-26.
2. Генная инженерия: убийца или спасение человечества?//Современная торговля. - 2005. - №3. –С. 77-95.
3. Генетика / А.А. Жученко [и др.] под ред. А.А. Жученко. - М.: Колос, 2003. - 490 с.
4. Данилов, В.С. Основные концепции естествознания / В.С.Данилов, Н.Н. Кожевников. - М.: Аспект Пресс, 2000. – 256 с.

5. Инге-Вечтомов, С.Т. Генетика с основами селекции / С.Т. Инге-Вечтомов. - М.: Высшая школа, 1989. – 591 с.
6. Кайданов, Л.З. Генетика популяций / Л.З. Кайданов – М.: Высшая школа, 1996. – 320 с.
7. Консервация генетических ресурсов.//Под. ред. проф. Н.Н. Ротт. -М.: «Пумино»,1991.
8. Красовский, О.А. Генетически модифицированная пища: возможности и риски / О.А. Красовский //Человек. – 2002. - № 5. – С. 158 – 164.
9. Кузнецов, В.В. Генетическое модифицирование (трансгенные организмы) / В.В. Кузнецов // Управление качеством. -2004. - №12. - С. 10-12.
- 10.Мельников, С. Б. Экологическая генетика в постчернобыльский период/ С.Б. Мельников
- 11.Мутации. - Киев: «Наука-думка», 1991. – 280 с.
- 12.Пехов, А.П. Биология и общая генетика / А.П. Пехов. - М.: Руды, 1993. – 439 с.
- 13.Пехов, А.П. Биология с основами экологии / А.П. Пехов. – СПб: Лань, 2002. – 672 с.
- 14.Познаковский, В.М. Генетически модифицированные организмы и безопасность / В.М. Познаковский // Экология и жизнь. – 2004. - № 3. – С. 26-27.
- 15.Поморцев, А. Мутации и мутанты / А. Поморцев //Факел. – 2003. - № 1. - С. 12-15.
- 16.Провоторова, Е. Сторонние наблюдения / Е. Провоторова //Молочная промышленность. – 2005. - № 2. - С.44-42.
- 17.Румянцева, Е. Питание и общество / Е. Румянцева // Безопасность продуктов. – 2005. - № 4. - С.22-23.
- 18.Саповарова, В.П. Методические подходы к проблеме безопасности продуктов питания с использованием генетически модифицированных источников / В.П. Саповарова //Пищевая технология. – 2006. - № 2-3.- С. 110-113.
- 19.Свердлов, Е. Что может геновая инженерия. / Е. Свердлов //Здоровье. – 2004. - № 1. – С. 51 – 54.
- 20.Токарев, Н.А. Есть то, что есть / Н.А. Токарев //Экология и жизнь. – 2005. - № 3. – С. 66 – 72.
- 21.Чечилова, С. Трансгенная пища. / С. Чечилова. //Здоровье. – 2004. - № 6. – С. 20 – 23.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Теория эволюции, под которой понимают процесс зарождения, исторического развития, и преобразования во времени живой природы на Земле является одним из важнейших обобщений биологических наук.

Основы теории эволюции были заложены Ч. Дарвином. В рамках этой теории признается, что растения и животные в природных условиях подвергаются изменчивости, что их рождается больше, чем позволяют пищевые и другие ресурсы, и что это ведет к борьбе за существование между особями, в которой выживают более приспособленные к изменяющимся условиям среды, то есть происходит естественный отбор наиболее приспособленных. Помимо естественного отбора элементарными факторами эволюции являются также мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, дрейф генов и миграция. Однако фактором, направляющим эволюцию, является естественный отбор, который отбирает организмы, успешно развивающиеся в данной среде и дающие достаточно многочисленное потомство.

Чрезвычайное многообразие живых форм (биоразнообразие) является результатом длительного процесса эволюции, причем способность организмов к жизни в различных условиях является результатом эволюции не только их самих, но и эволюции систем их органов. Эволюции нет «хорошей» и нет «плохой». Эволюция может быть лишь только успешной и безуспешной. Организмы, которые хорошо функционируют при определенных условиях и потому дают больше потомства, являются успешными. При других условиях эти же организмы могут быть эволюционно неудачными (безуспешными).

Фундаментальным следствием эволюции является признание того, что все организмы связаны между собой по происхождению, поскольку они происходят от общего предка. Современные доказательства эволюции настолько внушительны, что ее уже можно счи-

тать не теорией, а принимать как аксиому.

Человек также является результатом эволюции. Эволюционный возраст человека составляет более 150 тыс. лет. На ранних этапах эволюции человека действовали те же факторы, которые действуют в случае исторического развития животных и растений, причем направляющим фактором также являлся естественный отбор. Однако как только человек стал понимать свое отличие от других живых существ, как только начали складываться общественные отношения, биологическая эволюция уступила место социальному совершенствованию человека. В настоящее время естественный отбор почти полностью прекратил свое действие на человека.

Живые организмы связаны между собой не только происхождением, но и различными отношениями в процессе их жизни между собой и со средой, в которой они обитают, то есть они связаны экологически. Эта связь заключается в том, что одни живые организмы (растения и животные) зависят от других организмов. Формируя сообщества, организмы вместе с абиотическими факторами среды образуют экологические системы. В этих системах одни организмы продуцируют органическое вещество (организмы-производители - продуценты), другие потребляют его (организмы-потребители - консументы), а третьи разрушают его (организмы-разрушители - редуценты).

В.И. Вернадский (1863-1945) развил это направление в мировоззрении и разработал учение о биосфере как глобальной экосистеме нашей планеты, в которой основной ход геохимических и энергетических превращений определяется живым веществом. Он распространил понятие биосферы не только на сами организмы, но и на среду их обитания, чем придал концепции биосферы биогеохимический смысл. Большинство явлений, меняющих в масштабе геологического времени облик Земли, рассматривали ранее как чисто физические, химические или физико-химические (размыв, растворение, осаждение, выветривание пород и т.д.). В.И. Вернадский создал учение о геологической роли живых организмов и показал,

что деятельность последних представляет собой важнейший фактор преобразования минеральных оболочек планеты.

Биосферой называют оболочку Земли, которая населена и активно преобразуется живыми существами. Согласно В.И. Вернадскому, биосфера – это такая оболочка, в которой существует или существовала в прошлом жизнь и которая подвергалась или подвергается воздействию живых организмов.

Эволюция биосферы на протяжении большей части ее истории осуществлялась под влиянием двух главных факторов: естественных геологических и климатических изменений на планете и изменений видового состава и количества живых существ в процессе биологической эволюции. На современном этапе в третичном периоде к ним присоединился третий фактор – развивающееся человеческое общество.

С этим связано формирование В.И. Вернадским социально – экономической теории биосферы, отражающей ее превращение на определенном этапе эволюции в ноосферу, которая вследствие деятельности человека приобретает роль самостоятельной геологической силы. Учитывая системный принцип организации биосферы, а также то, что в основе ее функционирования лежат круговороты веществ и потоки энергии, современной наукой сформулированы биогеохимическая, термодинамическая, биогеоценотическая, кибернетическая концепции биосферы.

С появлением человеческого общества в развитии биосферы намечается переход от биогенеза, обусловленного факторами биологической эволюции, к ноогенезу - развитию под влиянием разумной созидательной деятельности человечества.

Науку управления взаимоотношениями между человеческим обществом и природой А.П. Пехов предложил назвать ноогеникой. Основная цель ноогеники - планирование настоящего во имя будущего, а ее главная задача – исправление нарушений в отношении человека и природы, вызванных прогрессом техносферы.

Помимо охранных функций ноогеника должна способствовать

увеличению многообразия форм жизни путем создания новых видов растений, животных и микроорганизмов. Эти новые виды призваны не только служить источником пищи, кислорода, сырья для промышленности, но и помогать человеку, осуществляя буферные функции, бороться с вредными побочными результатами технического прогресса, способствовать еще более активному освоению неживой природы, сопровождать человека в космических полетах.

Таким образом, ноогеника не ставит целью достижение какого-то постоянного равновесия между человеком и природой, которое в принципе невозможно.

На начальных этапах существования человеческого общества интенсивность воздействия людей на среду обитания не отличалась от воздействия других организмов. Получая от окружающей среды средства к существованию в таком количестве, которое полностью восстанавливалось за счет естественных процессов биотического круговорота, люди возвращали в биосферу то, что использовали другие организмы для своей жизнедеятельности.

В настоящее время человек извлекает из биосферы сырье в значительном и все возрастающем количестве, а современные промышленность и сельское хозяйство производят или применяют вещества, не только не используемые другими видами микроорганизмов, но нередко и токсичные для них. В результате этого биотический круговорот становится незамкнутым. Вода, атмосфера, почвы загрязняются отходами производства.

В настоящее время человечество стоит перед угрозой экологического кризиса, то есть такого состояния среды обитания, которое вследствие произошедших изменений окажется непригодным для жизни людей. Ожидаемый кризис развивается в связи с воздействием человека на Землю.

Основные пути воздействия людей на природу заключаются в расходовании естественных богатств в виде минерального сырья, почв, водных ресурсов; загрязнении среды, истреблении видов, разрушении биогеоценозов.

Прогнозы будущего человечества с учетом экологических проблем, стоящих перед ним, представляют непосредственный интерес для всего населения планеты. По мнению экспертов, экологическая ситуация, складывающаяся на Земле, таит в себе опасность серьезных и, возможно, необратимых нарушений биосферы в том случае, если деятельность человечества не приобретет планомерный, согласующийся с законами существования и развития биосферы характер. Вместе с тем расчеты показывают, что человеческое общество не использует значительные резервы биосферы.

Преобразующая деятельность людей неизбежна, так как с ней связано благосостояние населения. Современное человечество располагает исключительно мощными факторами воздействия на природу планеты, которое по своим последствиям может быть и отрицательным, и положительным. Следование принципам научно обоснованного рационального природопользования позволит получить в целом позитивный итог.

СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ

Аддитивные гены - гены с однозначным действием (их действие суммируется).

Адаптивная ценность - относительный вклад особи в создание следующего поколения.

Аллели - разные формы одного гена, возникшие в результате мутации.

Аллотины- генетически детерминированные варианты белков, по которым особи внутри вида отличаются друг от друга.

Анеуплоидия- изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному числу.

Аномалия генетическая - наследственно обусловленное отклонение от нормы, нежелательное с точки зрения здоровья популяции и племенного использования.

Антигены - вещества, несущие признаки генетической чужеродности, которые при введении в организм вызывают иммунный ответ (образование антител).

Антидарвинизм – это совокупность различных концепций (воззрений), отрицающих ведущую роль естественного отбора в эволюции органического мира, в возникновении многообразия форм и приспособлений организмов к окружающей среде.

Ароморфоз - усложнение организации, поднятие ее на более высокий уровень (морфофизиологический прогресс).

Аутбридинг- спаривание неродственных особей.

Аутосомы - все хромосомы, кроме половых.

Аддитивные гены - гены с однозначным действием (их действие суммируется).

Адаптивная ценность - относительный вклад особи в создание следующего поколения.

Аллели - разные формы одного гена, возникшие в результате мутации.

Аллотины - генетически детерминированные варианты белков, по которым особи внутри вида отличаются друг от друга.

Анеуплоидия - изменение числа хромосом, некратное гаплоидному числу.

Аномалия генетическая - наследственно обусловленное отклонение от нормы, нежелательное с точки зрения здоровья популяции и племенного использования.

Антигены - вещества, несущие признаки генетической чужеродности, которые при введении в организм вызывают иммунный ответ (образование антител).

Ароморфоз - усложнение организации, поднятие ее на более высокий уровень (морфофизиологический прогресс).

Аутбридинг - спаривание неродственных особей.

Аутосомы - все хромосомы, кроме половых.

Абиогенеза, теория абиогенеза – утверждает возможность происхождения на земле живого из неживого.

Бесплодие - нарушение воспроизводства потомства.

Биогенез (теория биогенеза) – отрицает самопроизвольное зарождение жизни. Предполагает сверхъестественного создателя.

Биогеография – это наука о распространении растений и животных. На Земном шаре различают 6 биографических областей, каждая из которых характеризуется специфическими обитателями – эндемиками.

Биологическая эволюция – это процесс зарождения и историческое развитие живой природы, сопровождающиеся изменением формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов живых существ, формирование экологических систем и биосферы земли в целом.

Биометрия - наука о приложении математических методов для изучения живых организмов.

Биотехнология - комплексная многопрофильная область научно-технического прогресса, включающая разнообразный микробиологический синтез, генетическую и клеточную инженерию, инженерную энзимологию, - использование знаний условий и последовательности действия белковых ферментов в организме растений, животных и в промышленных реакторах.

Биоценоз - характеризующееся определенными

взаимоотношениями сообщество живых организмов, населяющих определенную местность.

Бонитировка - комплексная оценка животных по совокупности признаков и распределение их по классам в соответствии с этой оценкой.

Борьба за существование - это по Дарвину зависимость организма от растений и животных того же вида, особей других видов и более далёких систематических групп, а также от условий окружающей среды.

Варианса (a) - отношение суммы квадратов отклонений отдельных вариант от средней арифметической (x) к числу степеней свободы (v).

Вводное скрещивание - однократное скрещивание самок улучшаемой породы с производителями улучшающей породы с целью приобретения недостающих улучшаемой породе качеств при сохранении ее типа и характерных ценных признаков.

Вид - совокупность особей, обладающих общими морфологическими признаками, занимающих определенный ареал и потенциально способных скрещиваться друг с другом.

Видообразование - процессы, ведущие к возникновению постоянной репродуктивной изоляции между первоначально скрещивающимися популяциями.

Вирулентность - степень патогенности в отношении животных определенного вида.

Восприимчивость - предрасположение организма к действию физических, химических и биологических факторов, приводящих к патологическому состоянию.

Воспроизводительное скрещивание - метод племенного разведения, при котором наследственные задатки двух и более исходных пород комбинируются во вновь созданной породе.

Ген - участок молекулы ДНК (реже РНК), кодирующий синтез одной макромолекулы (полипептидов, тРНК, рРНК) или выполняющий какую-либо другую элементарную функцию.

Генетика - наука о наследственности и изменчивости организмов.

Генетическая дистанция (генетическое расстояние) - степень генетического сходства между популяциями.

Генетический груз - число летальных и других вредных генов, присутствующих в данной популяции в гетерозиготном состоянии.

Генетический сдвиг - изменение генетического состава популяции вследствие естественного или искусственного отбора.

Генная инженерия - раздел молекулярной биологии, изучающий и разрабатывающий подходы к проблеме конструирования живых организмов с новыми, заранее запланированными признаками.

Геном - полный гаплоидный набор генов или хромосом клетки или организма.

Генотип - совокупность всех генов организма.

Генофонд - совокупность аллелей (генов) одной популяции (породы и т.д.), характеризующихся определенной частотой.

Гермафродит - животное, у которого образуются мужские и женские половые клетки (имеются семенники и яичники).

Гетерозигота - диплоидный организм, в гомологичных хромосомах которого находятся две разные аллели данного гена.

Гетерозис - гибридная мощность, превосходство гибридов по ряду признаков над обеими родительскими формами.

Гомеостаз генетический - свойство популяции (организма) поддерживать равновесие своего генетического состава и противостоять внезапным изменениям.

Гомозигота - диплоидный организм, в гомологичных хромосомах которого находится идентичная пара аллелей данного гена.

Дарвинизм - это самостоятельная область знаний о механизмах, закономерностях эволюционного процесса, в основе которого лежат взаимодействия изменчивости, наследственности и естественного отбора. Дарвинизм – учение о закономерностях развития и многообразия живой природы, впервые изложенное Ч. Дарвином в 1859г.

Дефект - грубое морфологическое изменение в организме, а

также все изменения, ведущие к снижению жизнеспособности и адаптационной способности.

Доместикация - процесс исторического преобразования диких животных в домашние.

Доминирование - проявление действия лишь одной из аллелей у гетерозиготного организма.

Дрейф генов (генетическо-автоматические процессы)- изменение генетической структуры численно ограниченной популяции в результате действия случайных причин.

Естественный отбор – это дифференциальное размножение, выживание и преимущественное размножение, а также сохранение приспособленных особей с полезными индивидуальными отличиями и гибель или уничтожение с вредными изменениями. Естественный отбор главная причина изменения генных частот в популяциях и адаптационной изменчивости организма.

Жизнь – это наивысшая форма движение материи, обусловившая образование, существование, саморазмножение на основе специфической (генетической) информации и самообновление в процессе обмена веществ и энергии с внешней средой сложных нуклеопротеидных структур и систем, окружённых мембранами, которые реализуются в индивидуальных биологических организмах и их совокупностях (популяциях, видах и т.п.).

Заболеваемость - частота заболеваний в популяции (выражается в долях единицы или процентах).

Зигота - диплоидная клетка, образующаяся при слиянии гаплоидных -мужской и женской половых клеток.

Идиоадаптация - приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации.

Идиотипы - антигенные различия между антителами, принадлежащими к одному классу, субклассу и аллотипу у отдельных особей.

Изменчивость - различия между животными одного вида по ряду признаков и свойств.

Изотипы - антигенная специфичность, общая для всех особей

данного вида.

Иммунитет - способ защиты организма от живых тел и веществ, несущих в себе признаки генетической чужеродности.

Иммунная реакция - адаптивный ответ организма, вызывающий разрушение, нейтрализацию, отторжение или уничтожение генетически чужеродных веществ (бактерии, вирусы, простейшие и т. д.).

Иммунная система организма - совокупность всех лимфоидных клеток, обеспечивающих реализацию реакций иммунитета.

Иммунный ответ (иммунологическая реактивность) - высокоспецифическая форма реакции организма на чужеродные вещества (антигены).

Иммуногенетика - наука, изучающая генетический контроль иммунного ответа, генетику несовместимости тканей при пересадках, закономерности наследования антигенной специфичности, проблему поддержания генетического гомеостаза соматических клеток организма и т. д.

Иммуногенность - способность антигена вызывать иммунный ответ.

Иммуноглобулины (Ig) - семейство белков, специфически реагирующих с антигеном, который индуцировал их образование.

Инбредная депрессия - явление снижения жизнеспособности и продуктивности, ухудшение воспроизводительной функции в результате инбридинга.

Инбридинг - спаривание (подбор) близкородственных особей.

Интенсивность отбора (i) - стандартизированный селекционный дифференциал, выраженный в единицах фенотипического стандартного отклонения.

Кариотип - набор хромосом соматической клетки организма, характерный для вида по числу, форме и величине.

Клон - группа генетически идентичных клеток, образующаяся в результате вегетативного размножения одного общего предка.

Коварионы – это кодоны, в которых возможна фиксация нуклеотидных замен, приводящих к аминокислотным заменам в

белке функционального центра.

Кодоминирование - фенотипическое проявление обоих аллелей у гетерозиготных организмов.

Концепция эволюции – система материалистических взглядов на процесс зарождения и исторического развития жизни как одной из форм движения материи, её непрерывные постепенные изменения в природе и обществе, в отличие от революционных изменений, с быстрым переходом из одного качественного состояния в другое.

Летальные гены - гены, вызывающие гибель организма в 100% случаев.

Линия (заводская) - группа животных, происходящих от выдающегося родоначальника, обладающая ценными для нее продуктивными качествами и другими особенностями, которые поддерживаются целеустремленным отбором и подбором.

Массовая селекция - отбор животных по собственной продуктивности (по фенотипу).

Макроэволюция – это эволюция на уровне крупных таксонов. Представления о макроэволюции сводится к тому, что все современные живые существа являются изменёнными потомками одной из нескольких форм существовавших ранее. Более молодые по происхождению формы животных и растений произошли от предков, менее отличающихся друг от друга, а те в свою очередь, развились от общего единого источника.

Микроэволюция – это направленные изменения генофондов популяций под воздействием движущего, дизруптивного и стабилизирующего отборов. Микроэволюционные процессы – это этапы макроэволюционных преобразований.

Мозаичная структура гена – это интрон – экзонная его структура. В составе гена имеются участки ДНК (2,3 и более) – экзоны, несущие определённую долю (но не всю) информацию об аминокислотном составе полипептидной цепочки, кодируемой данным геном и между ними участки ДНК – интроны не участвующие в биосинтезе белка.

Моноклональные антитела - иммуноглобулины,

синтезируемые одним клоном клеток.

Мутация - изменение типа, числа или порядка расположения нуклеотидов в генетическом материале.

Наследование - процесс передачи наследственной информации от животных одного поколения животным другого.

Наследственность - свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также обеспечивать специфический характер онтогенеза в определенных условиях среды.

Наследственно-средовые болезни - болезни, обусловленные взаимодействием наследственности и среды.

Наследственные болезни - болезни, вызываемые мутацией генов одного или нескольких локусов, и сопровождающиеся появлением аномалий, уродств и т. д.

Наследуемость - относительная доля наследственной изменчивости в общей фенотипической изменчивости популяций.

Норма реакции - генотипически определяемая способность организма изменять степень выраженности признаков в определенных пределах в зависимости от условий среды.

Онтогенез - индивидуальное развитие организма от оплодотворения яйцеклетки до естественной смерти.

Отбор - процесс дифференциального воспроизведения генотипов в популяции (полное или частичное устранение, какой-то группы особей от размножения).

Отбор дизруптивный - отбор, благоприятствующий одновременно двум крайним типам за счет промежуточного фенотипа.

Отбор естественный - выживание более приспособленных и гибель менее приспособленных организмов под влиянием естественных условий среды.

Отбор искусственный - отбор наиболее ценных в хозяйственном отношении животных и использование их для дальнейшего разведения.

Отбор стабилизирующий - отбор, в результате которого среднее значение признака в популяции не меняется.

Панспермия (теория панспермии) – это гипотеза о вечной жизни, согласно которой жизнь могла распространиться от одной галактики к другой в виде спор микроорганизмов и растений с метеоритами и космической пылью. Однако до сих пор нет подтверждения о внеземном происхождении микроорганизмов, найденных в метеоритах.

Патогенность (болезнетворность) - способность возбудителей болезней паразитировать в организме животного.

Пенетрантность - частота, с которой доминантный или рецессивный ген в гомозиготном состоянии проявляется фенотипически.

Плазмиды - кольцевые молекулы ДНК, способные стабильно существовать в автономном, не связанном с хромосомами состоянии.

Плейотропия - влияние одного гена на развитие двух или более признаков.

Повторяемость - степень сходства повторных измерений признака, произведенных в разное время.

Полигены - гены, каждый из которых оказывает незначительное влияние на изменчивость количественного признака.

Полимерия - такой тип взаимодействия, при котором на один признак влияет несколько разных, но сходно действующих неаллельных генов.

Полиморфизм - одновременное присутствие в популяции двух или более аллелей с частотой больше.

Полиморфизм сбалансированный - оптимальное соотношение двух или нескольких генетически различных форм в популяции.

Полиплоидия - увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору.

Популяционная генетика - раздел генетики, изучающий генетическую структуру и генетические процессы, происходящие в популяциях.

Популяция - совокупность особей одного вида, обитающих на

определенной территории и свободно скрещивающихся между собой.

Пороговые признаки - признаки, проявление которых зависит от порога действия наследственных и средовых факторов.

Порода - группа животных одного вида, имеющая общее происхождение, общность ряда хозяйственно полезных, физиологических и морфологических особенностей и предъявляющая сходные требования к природным условиям и технологии производства.

Пороки развития (аномалии развития) - совокупность отклонений от нормального строения организма, возникающих в онтогенезе.

Признаки живого (основные): - 1) сложность и упорядоченность структуры; 2) специфичность организации; 3) способность к размножению; 4) способность передавать потомкам информацию необходимую для жизни, развития и размножения; 5) раздражимость; 6) движение; 7) целостность (непрерывность) и дискретность (прерывистость); 8) специфичность взаимоотношения со средой; 9) рост и развитие; 10) обмен веществ и энергии; 11) наследственность и изменчивость; 12) внутренняя регуляция; 13) уровни организации.

Прокариоты (доядерные организмы) - главной их особенностью является отсутствие полноценного клеточного ядра, покрытого оболочкой. Генетический материал прокариот расположен в нуклеоиде – примитивном эквиваленте ядра эукариот. Клетки прокариот имеют очень небольшие размеры (около 1мкм). К прокариотам относятся бактерии и археи (или археобактерии). Они появились на Земле около 1 млн. лет назад.

Резистентность - устойчивость организма к действию физических, химических и биологических агентов, вызывающих патологическое состояние.

Рецепторы - макромолекулы структуры клеточной поверхности, с помощью которых клетки изучают антигены.

Рецессивность - отсутствие проявления одной из аллелей в гетерозиготе.

Селекция - наука о желательном преобразовании пород животных, сортов растений, рас микроорганизмов, бактерий и вирусов.

Система групп крови - совокупность антигенов, контролируемых одним локусом.

Средовые болезни - болезни, обусловленные факторами среды.

Субвитаальные гены - гены, вызывающие гибель менее 50% особей.

Сублетальные гены (полулегальные) - гены, обуславливающие гибель 50 - 99% особей.

Тератология - наука, изучающая уродства.

Тип крови - совокупность всех систем групп крови одной особи.

Транслокация - перемещение гена или участка хромосомы из одного локуса в другой.

Транспозоны - это подвижные генетические элементы, автономные единицы, несущие в нуклеотидной последовательности информацию о структуре особых белков, которые обеспечивают им сохранность и их перемещение из одного участка хромосомы в другой, из одной хромосомы в другую, то есть из одного участка генома в другой. Мобильные (прыгающие гены) играют роль мигрирующих промоторов, объединяя структурные гены и регуляторные элементы, направляя их на общие сигналы регуляции. Таким образом, пути эволюции структуры и экспрессии генома оказываются объединёнными.

Уродство - стойкое отклонение организма или его частей от нормального анатомического строения, возникающее в процессе развития.

Феногруппа - совокупность антигенов, которые наследуются как единое целое.

Фенокопия - изменение признака под влиянием внешних факторов, ведущее к копированию признаков, обусловленных генотипом.

Фенотип - совокупность всех признаков и свойств организма,

определяемых генотипом.

Филогенез – историческое развитие отдельных групп организмов их типов, классов, отрядов, семейств, родов, видов. Филогенез представляет собой генетический ряд онтогенезов.

Эволюция - процесс исторического развития живой природы на основе изменчивости, наследственности и отбора.

Экспрессивность - влияние данного аллеля на степень выраженности признака.

Эпистаз - тип взаимодействия, при котором один ген подавляется другим, неаллельным геном.

Эндемики (от гр. эндэмос) - местный, свойственный данной местности. Организмы видов, родов и таксонов, ограниченных в своем распространении определёнными территориями.

Эукариоты (ядерные, от греч. карион - ядро, эу - истинный) – это одноклеточные и многоклеточные организмы, в составе которых имеется полноценное клеточное ядро, покрытое оболочкой. В ядре расположен генетический материал (хромосомы). Эукариоты появились на Земле примерно через 500 млн. лет после прокариот, до ядерных организмов.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
Глава 1. ТЕОРИИ И КОНЦЕПЦИИ ЭВОЛЮЦИИ	4
1.1 Концепция эволюции. Доказательство эволюции органического мира. Представления об эволюции до Ч. Дарвина	4
1.1.1 Концепция эволюции.....	4
1.1.2 Доказательства эволюции органического мира.....	8
1.1.3 Представления об эволюции до Ч. Дарвина.....	19
1.2 Чарльз Дарвин и его теория эволюции. Антидарвиновские концепции эволюции.....	24
1.2.1 Возникновение дарвинизма	24
1.2.2 Дарвин и его теория эволюции.....	24
1.2.3 Антидарвиновские концепции эволюции	31
1.3 Современная (синтетическая) теория эволюции. Основные законы эволюции	35
1.3.1 Современная (синтетическая) теория эволюции	35
1.3.2 Основные законы эволюции	40
1.3.3 Главные направления эволюции	44
ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ.....	48
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 1	49
Глава 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ	52
2.1 Гипотезы о возникновении жизни на Земле	52
2.2 Современные представления о возникновении жизни на Земле	57
2.3 Основные факторы эволюции	66
2.3.1 Молекулярно-генетические и физиологические основы эволюции	66
2.3.2 Основные факторы эволюции.....	69
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 2	85
Глава 3. ВИДЫ В ПРИРОДЕ. КРИТЕРИИ, КОНЦЕПЦИИ И СТРУКТУРА ВИДА.....	87
3.1 Критерии и концепции вида	87
3.1.1 Определение и критерии вида	87
3.1.2 Концепции вида.....	89

3.2 Популяция как основная структура вида и элементарная единица эволюционного процесса	92
3.2.1 Популяционная структура вида.....	92
3.2.2 Популяция как элементарная единица эволюционного процесса.....	95
3.3 Генетическая характеристика популяций	97
3.4 Видообразование в природе.....	106
ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ.....	107
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 3.....	108
Глава 4. СУЩНОСТЬ ЖИЗНИ, СВОЙСТВА И УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО	110
4.1 Субстрат и свойства жизни.....	110
Введение.....	110
4.1.1 Сущность и субстрат жизни.....	111
4.1.2 Свойства живого.....	116
4.2 Уровни организации живого.....	122
ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ.....	128
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 4.....	129
Глава 5. ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНОВ И СИСТЕМ ИХ РЕГУЛЯЦИИ	130
5.1 Сравнительная молекулярная биология гена и некоторые тенденции в эволюции гена.....	130
5.1.1 Эволюция генома	130
5.1.2 Сравнительная молекулярная биология гена.....	137
5.1.3 Некоторые тенденции в эволюции генов	141
5.2 Эволюции гомологичных генов и белков. Коварионы и концепция нейтральной эволюции	142
5.2.1 Роль генных мутаций в эволюции гомологичных генов и белков.....	142
5.2.2 Коварионы.....	144
5.2.3 Концепция нейтральной эволюции	145
5.3 Как возникают новые гены. Эволюция систем регуляции	147
5.3.1 Как возникают новые гены	147
5.3.2 Эволюция систем регуляции.....	152
ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ.....	154
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 5.....	155

Глава 6. ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ....	156
Введение	156
6.1 Основы генетики поведения животных.....	157
6.2 Влияние факторов среды на поведение и адаптацию организма животных	159
6.3 Влияние материнского организма на поведение потомства в разные периоды онтогенеза	161
6.4 Генетические и биохимические основы высшей нервной деятельности и поведения.....	164
6.5 Влияние domestikации, селекции и стабилизирующего отбора на поведение животных.....	165
Заключение	167
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 6	169
Глава 7. СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ.....	170
Введение	170
7.1 Экологические последствия хозяйственной деятельности человека.....	171
7.2 Влияние факторов окружающей среды на генетическую структуру животных и человека.....	175
7.3 Представление об экологической генетике. Экологическая генетика человека в постчернобыльский период.....	178
7.4 Генная инженерия: спасение человечества или убийца	182
ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ.....	190
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ГЛАВЕ 7	191
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	193
СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ.....	198

*Арнаутовский Иван Дмитриевич,
Карёгина Жанна Михайловна,
Гоголов Вячеслав Анатольевич*

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Учебное пособие

*На обложке иллюстрация с сайта www.bodoga.ru
(URL: http://bodoga.ru/oboi/seryu_fon_dnk_medicinskie_geny)*

Лицензия ЛР 020427 от 25.04.1997 г.
Подписано к печати 01.12.2014 г. Формат 60×90/16.
Уч.-изд.л. – 9,5. Усл.-п.л. – 13,5.
Тираж 100 экз. Заказ 372.

Отпечатано в отделе оперативной полиграфии издательства ДальГАУ
675005, г. Благовещенск, ул. Политехническая, 86

