Перечитывая «Происхождение видов»

П.М.Бородин,

доктор биологических наук Институт цитологии и генетики СО РАН Новосибирск

этом году мир отмечает не только 200-летие со дня рождения Дарвина, и 150 лет с момента выхода в свет «Происхождения видов» книги на все времена. Она была задумана Дарвином в 1838 г. и впервые опубликована 24 ноября 1859 г. (см. статью М.Д.Голубовского). Дарвин называл эту книгу одним длинным доказательством эволюции*. Перечитывая ее сейчас, нельзя не удивляться, насколько она современна, насколько хорошо в нее встраиваются все новейшие открытия в самых разных областях: генетики, биологии развития, молекулярной биологии, геологии, палеонтологии и исторической географии. Мы можем заменить в ней факты, приведенные Дарвином, на факты, добытые в последние годы, но логика книги, ее основные выводы и заключения останутся теми же. Перелистаем страницы этой великой книги и остановимся на каждой ее главе.

Вариации при доместикации

Дарвин начинает свое длинное доказательство с проблемы,

© Бородин П.М., 2009

которая на первый взгляд не имеет отношения к происхождению видов в природе. Он анализирует происхождение разнообразных пород домашних животных. На основе известных тогда фактов он убедительно доказывает, что все породы голубей произошли от одного предкового вида. Сейчас это утверждение не приходится доказывать. С использованием современных методов молекулярного генетического анализа родословные деревья созданы для большинства домашних животных: собак, кошек, лошадей и др. И корень каждого из этих деревьев произрастает из единственного дикого предка (рис.1.).

Дарвин показал, что причиной расхождения признаков

у пород домашних животных и растений служит отбор наследственных уклонений. На этом принципе строится вся современная селекция. Сегодня можно выявлять эти уклонения, анализируя геномы растений, животных и микроорганизмов; создавать новые, полезные уклонения, используя методы адресованного мутагенеза, генной и хромосомной инженерии**, но за всем этим следует отбор. Именно он, комбинируя эти изменения, позволяет создавать новые сорта и породы.

Замечательным примером фантастической мощи отбора в создании новых форм служит

^{**} *Кочетов А.В.* Генная инженерия и растения // Природа. 2007. №6. С.25—30.

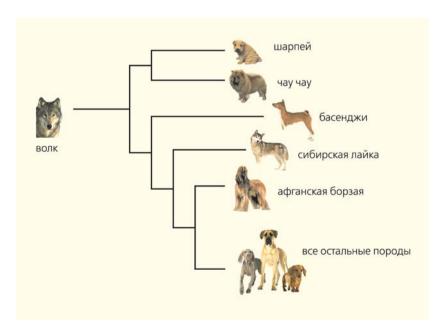


Рис.1. Молекулярная филогения собак.

^{*} Впоследствии это доказательство стали называть дарвинизмом. О его создателе написано, пожалуй, больше, чем о любом другом ученом. См., например, «Природа» (1957. №8. С.3; 1959. №12. С.7; 1977. №2. С.92, №6. С.96; 1978. №6. С.56; 1982. №6. С.87; 1984. №7. С.28, №8. С.75; 1991. №6. С.88; 2005. №4. С.91; 2008. №2. С.78).

эксперимент по доместикации лисиц, начатый Д.К.Беляевым ровно через 100 после публикации великой книги и продолжающийся в наши дни. Отбор животных по поведению привел не только к появлению у лисиц таких психических особенностей, которых никогда не было у их предков (привязанности к человеку, способности к распознаванию невербальных сигналов человека), но и к коренной перестройке их морфологии, физиологии, биологии их репродукции*.

Вариации в природе

До Дарвина индивидуальная изменчивость рассматривалась как досадная помеха для надежной классификации видов. Дарвин первым показал, насколько разнообразны природные популяции, насколько условны наши попытки классифицировать их на виды, подвиды и индивидуальные вариации. Он первым понял, что индивидуальная изменчивость — основа эволюции.

Современные данные показывают, насколько он был прав. Более того, оказалось, что Дарвин недооценивал размах наследственной изменчивости, накопленной в природных популяциях. Еще в 20-е годы XX в. отечественные генетики А.С.Серебровский, С.С.Четвериков, Ф.Г.Добжанский выявили гигантские запасы скрытой наследственной изменчивости. (Одному из них, Четверикову, принадлежит крылатая и такая верная фраза «Вид впитывает изменчивость как губка».) Но и они не представляли, насколько велики эти запасы. Современные методы молекулярной генетики вскрыли новые пласты вариации по кодирующим областям генома. И кто знает, сколько еще изменчивости скрывают некодирующие (регуляторные) районы геномов.

Опыт исследования природных популяций подтвердил правоту Дарвина об условности представлений о видах и разновидностях. Детальный анализ видов-двойников изолированных популяций, считавшихся одним видом, показал, насколько условны границы между видами, подвидами и популяциями**.

Борьба за существование

В третьей главе Дарвин пишет о неизбежности борьбы за существование, которая не прекращается ни на минуту. В каждом поколении рождаются особи, генетически отличающиеся друг от друга. Среди них выживают те, кто наилучшим образом приспособлен к условиям «здесь» и «сейчас», т.е. в данной экологической нише и в данное время. Но внешние условия непостоянны. В такой ситуации преимущество в борьбе за жизнь получают особи, способные адаптироваться ко всему спектру изменений. Победителями в этой борьбе оказываются те, кто продержится дольше, и те, кто обладает наиболее надежными и хорошо скоординированными адаптациями.

Сейчас мы гораздо яснее, чем во времена Дарвина, понимаем, что жизнь каждого организма зависит не только от абиотических условий, но и от множества других видов животных, растений, микроорганизмов, с которыми он так или иначе взаимодействует. Усовершенствование любого вида в экосистеме ведет к ухудшению условий для других видов, поэтому чтобы выжить, все виды, входящие в экосистему, должны непрерывно эволюционировать. Эта закономерность получила название «принцип Красной Королевы» (по имени героини книги Л.Кэрролла «Алиса в Зазеркалье»), который гласит: «В этом мире нужно бежать изо

всех сил, только для того, чтобы остаться на месте», и отражает самое существо борьбы за существование

Большинство живых организмов погибает или исключается из размножения не под действием физических факторов, а в результате влияния других видов - паразитов, хищников, конкурентов. Климат меняется постоянно и непредсказуемо, но необязательно во вред живым организмам. Хищник во вред жертве совершенствует свои методы охоты, а жертва во вред хищнику совершенствует способы защиты от него. Паразит меняется таким образом, чтобы использовать максимум ресурсов из организма хозяина, а тот совершенствует средства борьбы с паразитом***. Возникает замкнутый круг, когда изменения жертвы в противостоянии хищнику влекут за собой улучшение способов охоты у хищников, которое в свою очередь влечет за собой усовершенствование жертвы, и так круг за кругом. Всем видам, входящим в экосистему, приходится «бежать из всех сил, только для того, чтобы остаться на месте» — приходится постоянно меняться, чтобы сохранить своем место в экосистеме. Последствия борьбы за существование прекрасно прослеживаются и при анализе современных животных (см. статью А.В.Чернышева) и в палеонтологической летописи (см. статью С.В.Наугольных).

Против тезиса о неизбежности борьбы за существование было много возражений. Выдающийся русский ученый П.А.Кропоткин написал замечательную книгу о кооперации и взаимопомощи в природе. На самом деле внутривидовая взаимопомощь — весьма эффективный способ борьбы за существование, если мы, следуя Дарвину, понимаем ее «в широком и метафорическом смысле, включая не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства». Если мы вни-

^{*} *Трут Л.Н.* Обретет ли человек нового друга // Природа. 2007. №6. С.11—18.

^{**} *Бородин П.М., Рогачева М.Б., Ода С.И.* Домовая землеройка на пути к видообразованию // Природа. 2002. №9. С.3—12.

^{***} *Беэр СА*. Паразитизм // Природа. 1996. №12. С.19—26.

мательно проанализируем примеры «самопожертвования», то обнаружим, что животные, как правило, жертвуют собой ради своих потомков или других близких родственников. Во внутривидовой кооперации почти всегда участвуют представители близкородственных групп. В результате доля потомков и родственников особей, проявляющих взаимопомощь, оказывается более весомой в составе следующего поколения, чем доля потомков и родственников особей, не вступающих в кооперацию*.

Естественный отбор

Дифференциальное размножение особей в зависимости от их успеха в борьбе за существование Дарвин называл естественным отбором или переживанием наиболее приспособленных. Особи, более приспособленные к данным условиям сре-

ды, оставляют больше потомков, чем менее приспособленные. Таким образом, частота аллелей, которые определяют высокую адаптивность их носителей, увеличивается в генофонде популяции, и ее генетический состав меняется.

Примеры естественного отбора, приводимые Дарвином в своей книге, были чисто умозрительными. Сегодня наука накопила огромное количество доказанных и детально документированных примеров естественного отбора. Здесь и занятная история с березовыми пяденицами, и трагические примеры эволюции самых страшных болезней человека**, развития лекарственной устойчивости у возбудителей туберкулеза, малярии, СПИДа под действием естественного отбора (см. статью Г.Б.Смирнова).

Выживание организмов — важный, но не единственный

^{**} Коренберг Э.И. Происхождение возбудителей природных очаговых болезней // Природа. 2006. №10. С.33—40.

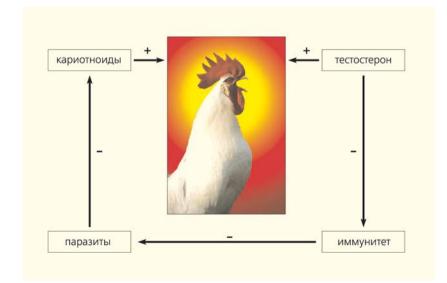


Рис. 2. Гребень петуха и половой отбор. Яркость гребня у петухов напрямую зависит от содержания тестостерона в крови и от степени зараженности паразитами. Чем выше уровень тестостерона, тем ярче гребень, а чем больше паразитов, тем он бледнее. Известно также, что тестостерон угнетает иммунную систему. Однако, несмотря на высокий уровень тестостерона, самцы с ярким гребнем обладают такой эффективной иммунной системой, которая обеспечивает их устойчивость к паразитам. Выбирая ярких самцов, самки выбирают хорошие гены для своих потомков.

компонент естественного отбора. Другим таким компонентом служит привлекательность для особей противоположного пола. Дарвин назвал это явление половым отбором, который он впервые упомянул в «Происхождении видов», а затем подробно проанализировал в книге «Происхождение человека и половой отбор».

Уже в XX в. в работах Р.Фишера, А.Захави и других исследователей были предложены две основные гипотезы механизмов полового отбора. Самки выбирают тех самцов, которые им больше всего нравятся. Как правило, это наиболее яркие самцы, но почему именно они?

Согласно гипотезе «хороших генов», самка «рассуждает» следующим образом: «Если этот самец, несмотря на его яркое оперение и длинный хвост, какимто образом умудрился не погибнуть в лапах хищника и дожить до половой зрелости, то, следовательно, он обладает хорошими генами, которые позволили ему это сделать. Значит, его стоит выбрать в качестве отца для своих детей: он передаст им свои хорошие гены». Яркость окраски перьев и гребней у птиц, чешуи и хвоста у рыб служит надежной характеристикой здоровья (рис.2). Так, у рыбки корюшки чем ярче окраска самца, тем более он привлекателен для самок и тем менее заражен паразитами.

Согласно гипотезе «привлекательных сыновей», логика выбора самок несколько иная. Если яркие самцы по каким бы то ни было причинам привлекательны для самок, то стоит выбирать яркого отца для своих будущих сыновей, потому что его сыновья унаследуют гены яркой окраски и будут привлекательными для самок в следующем поколении. Таким образом, возникает положительная обратная связь, которая приводит к тому, что из поколения в поколение яркость оперения самцов все более и более усиливается.

6

^{*} *Резникова Ж.И.* Жизнь в сообществах: формула счастья. 2008. №8. С.23—34.

Объясняя эти гипотезы, мы старались понять логику действия самок птиц. Может, мы слишком много от них ожидаем, и такие сложные расчеты приспособленности им вряд ли доступны. На самом деле в выборе самцов самки не более и не менее логичны, чем во всем остальном своем поведении. Когда животное хочет пить, оно не рассуждает, что ему следует попить воды для восстановления водно-солевого баланса в организме, - оно идет на водопой, потому что чувствует жажду. Когда рабочая пчела жалит хищника, напавшего на улей, она не вычисляет, насколько своим самопожертвованием она повышает совокупную приспособленность своих сестер, — она следует инстинкту. Точно так же и самки, выбирая ярких самцов, следуют своим инстинктам им нравятся яркие хвосты. Все те, кому инстинкт подсказывал иное поведение, не оставили потомства. Таким образом, мы обсуждали не логику самок, а логику борьбы за существование и естественного отбора слепого и автоматического процесса, который постоянно из поколения в поколение формировал все удивительное разнообразие форм, окрасок и инстинктов, наблюдаемое в мире живой природы.

Законы вариации

Это, пожалуй, единственная глава «Происхождения видов», которая безнадежно устарела. В свете наших знаний о механизмах хранения, передачи и реализации наследственной информации она представляет лишь исторический интерес. Когда Дарвин готовил к публикации шестое издание своей книги, работа Менделя уже увидела свет. Дарвин ее не заметил. Не заметил он и того, что сам находился в одном шаге от открытия законов Менделя. Перелистаем страницы «Происхождения» назад. Вот глава 1, «Ва-

риации при доместикации»: «Потомство от первого скрещивания двух чистых пород (как я убедился на голубях) достаточно, а порою и вполне однородно в своих признаках...». Вот вам и первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения! Читаем дальше «...и все кажется крайне простым; но как только скрешивают эти помеси между собой в течение нескольких поколений, едва ли два из них похожи между собой...». А это, если хотите, закон расщепления, которого Дарвин не заметил.

Затруднения встречаемых теорий

Глав под такими удивительными названиями, насколько я знаю, не было ни в одной научной книге (их, полагаю, несколько миллионов). Среди них ни до 1859 г., ни за прошедшие 150 лет мы не найдем глав под такими или сходными по смыслу названиями. Ученые тоже люди, и ничто человеческое им не чуждо. Это очень естественное свойство — закрывать глаза на затруднения, встречаемые любимой теорией, и гордо игнорировать разнообразные возражения против нее.

Глава о затруднениях появилась в первом издании «Происхождения видов», но идея ее возникла у Дарвина гораздо раньше. В первом наброске 1842 г. находим раздел, посвященный трудностям в приложении теории естественного отбора к эволюции, а в рукописи 1844 г. Дарвин выносит трудности в оглавление.

Появились ли новые трудности с применением дарвиновской идеи к решению проблем эволюции, выдвинуты ли новые возражения против теории естественного отбора? Если кратко ответить на эти два вопроса, ответ будет — нет, новых трудностей не появилось. Что же до возражений, то если не обращать внимания на терминоло-

гию, ничего принципиально нового высказано не было.

Ирония ситуации заключается в том, что большинство трудностей разрешил сам Дарвин. А те, которые представлялись ему неразрешимыми, благополучно разрешились в пользу дарвиновской теории. С разнообразными возражениями примерно та же история. На подавляющее их большинство Дарвин ответил в седьмой главе книги, суммировав их следующим образом: «Эти трудности и возражения могут быть разделены на четыре группы: Во-первых, если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Во-вторых, возможно ли, чтобы животное, например, с образом жизни и строением летучей мыши, могло образоваться путем модификации другого животного с совершенно иным образом жизни и строением? Можно ли поверить, что естественный отбор мог произвести, с одной стороны, орган такого ничтожного значения, каков хвост жирафы. служащий только для того, чтобы отгонять мух, а с другой стороны, такой изумительный орган, каким является глаз? В-третьих, могут ли инстинкты быть приобретены и модифицированы посредством естественного отбора? В-четвертых, как объяснить, что виды при скрещивании оказываются стерильными или производят стерильное потомство, между тем как при скрещивании разновидностей фертильность их не страдает?».

Как мы видим эти проблемы сейчас.

Переходных форм между ныне существующими видами обнаружено великое множество. Блестящий пример тому — виды с кольцевыми ареалами: история с серебристой чайкой и клушей-хохотуньей вошла во все учебники. И это далеко не единственный пример. Сходные фе-

номены описаны на калифорнийских саламандрах, на формах зеленой пеночки, населяющих Сибирь и Китай, и многих других видах. К той же категории можно отнести и многочисленные случаи незавершенного видообразования, когда границы между видами, разновидностями и популяциями трудно уловить (примеры переходных форм, обнаруженные в палеонтологической летописи, см. в статье А.Ю.Журавлева).

Эволюция глаза шла разными путями в разных типах животных (рис.3). Благодаря естественному отбору независимо возникло множество форм глаза, и человеческий глаз — только один из них, причем не самый совершенный. Если внимательно рассмотрим конструкцию глаза человека и других позвоночных животных, обнаружим целый ряд странных несообразностей. Свет, попадая в глаз человека, проходит через хрусталик и достигает светочувствительных клеток сетчатки. Свет вынужден пробиваться через густую сеть капилляров и нейронов, чтобы оказаться на фоторецепторном

слое. Как это ни удивительно, но нервные окончания подходят к светочувствительным клеткам не сзади, а спереди! Более того, нервные окончания собираются в оптический нерв, который отходит от центра сетчатки, и создает тем самым слепое пятно. Чтобы компенсировать затенение фоторецепторов нейронами и капиллярами и избавиться от слепого пятна, наш глаз постоянно движется, посылая в мозг серию проекций одного и того же изображения. Наш мозг производит сложнейшие операции, складывая эти изображения, вычитая тени и вычисляя реальную картину. Всех этих сложностей не было бы, если бы нервные окончания подходили к светочувствительным клеткам не спереди, а сзади, как, например, v осьминога.

Само несовершенство глаза позвоночных проливает свет на механизмы эволюции путем естественного отбора. Мы уже говорили, что отбор всегда действует «здесь и сейчас». Он сортирует разные варианты уже существующих структур, выбирая и слагая вместе луч-

шие из них: лучшие «здесь и сейчас», безотносительно к тому, во что эти структуры могут превратиться в далеком будущем. Поэтому ключ к объяснению и совершенств и несовершенств современных структур следует искать в прошлом. Считается, что все современные позвоночные произошли от подобных ланцетнику животных. У ланцетника светочувствительные нейроны находятся на переднем конце нервной трубки. Перед ними расположены нервные и пигментные клетки, прикрывающие фоторецепторы от света, попадающего спереди. Ланцетник принимает световые сигналы, приходящие с боков его прозрачного тела. Можно думать, что у общего предка позвоночных глаз был устроен сходным образом. Затем эта плоская структура стала преобразовываться в глазной бокал. Передняя часть нервной трубки впячивалась внутрь, и нейроны, находившиеся впереди рецепторных клеток, оказались поверх них. Процесс развития глаза у эмбрионов современных по-

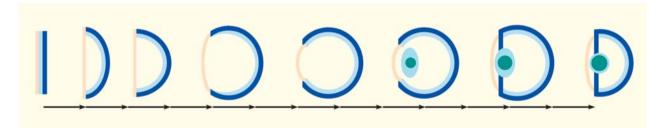


Рис. 3. Результаты компьютерного моделирования эволюции глаза.

Как такая сложнейшая структура, как глаз человека, могла появиться путем естественного отбора случайно возникавших мутаций? Видимо, эволюция глаза началась с небольших групп светочувствительных клеток на поверхности тела наших очень далеких предков, живших около 550 млн лет назад. Способность различать свет и тьму повышала их шансы на жизнь по сравнению с абсолютно слепыми сородичами. Случайно образовавшееся искривление «зрительной» поверхности улучшило зрение, это позволяло определить направление на источник света. Возник глазной бокал. Вновь появлявшиеся мутации могли вести к сужению и расширению отверстия глазного бокала. Сужение постепенно улучшало зрение — свет стал проходить через узкую диафрагму. Так каждый шаг повышал приспособленность особей, менявшихся в «правильном» направлении. Светочувствительные клетки формировали сетчатку. Со временем в передней части глазного яблока образовался хрусталик, выполняющий функцию линзы. Он возник, видимо, как прозрачная двухслойная структура, наполненная жидкостью. Недавно попытались смоделировать этот процесс на компьютере. Выяснилось, что глаз, подобный сложному глазу моллюска, мог возникнуть из слоя фоточувствительных клеток при относительно мягком отборе всего за 364 тыс. поколений. Иными словами, животные, у которых смена поколений происходит каждый год, могли сформировать полностью развитый и оптически совершенный глаз менее чем за полмиллиона лет. Эта очень короткий срок для эволюции, если учесть, что средний возраст вида у моллюсков составляет несколько миллионов лет.

природа • № 3 • 2009

звоночных в известном смысле воспроизводит последовательность событий, происходивших в далеком прошлом.

Инстинкт

В восьмой главе Дарвин пытался ответить на третий пункт из своего списка затруднений: могут ли инстинкты быть приобретены и модифицированы посредством естественного отбора. Его ответ на этот вопрос положительный, и сегодня он подтверждается. Еще в начале XX в. возникла новая наука — генетика поведения, которая убедительно показала, что инстинкты и другие особенности поведения наследуются точно так же, как и морфологические признаки. По ним, как по морфологии, существует огромная наследственная изменчивость. Поставлено множество селекционных экспериментов, демонстрирующих, насколько сильно меняется поведение под действием отбора. Сейчас многие гены, контролирующие поведение, картированы на хромосомах человека, лабораторных и домашних животных, расшифрована последовательность этих генов и детально прослежена цепь молекулярных и онтогенетических событий от гена до поведения.

Гибридизация

Дарвин ясно понимал, какую важную роль в видообразовании играет ограничение свободного скрещивания. Он пришел к верному заключению, что «стерильность видов при первом скрещивании и их гибридных потомков не может быть приобретена путем сохранения последовательных, благоприятных степеней стерильности. Эта стерильность — побочный результат различий в воспроизводительной системе родительских видов». Но тогда, 150 лет назад, ничего не зная о генах, хромосомах и мейозе, Дарвин не мог понять, что это за различия и как они возникают. Тем не менее он допускал, что некоторые виды растений могут иметь гибридное происхождение. Сейчас мы знаем, что это действительно так (см. статью Л.А.Першиной).

Теоретически проблему ограничения решили в начале XX в. У.Бэтсон. Ф.Добжанский и Г.Мёллер. Модель Добжанского-Мёллера базируется на дарвиновском предположении, что естественный отбор строго контролирует плодовитость особей внутри популяции. Геномы особей, составляющих единую популяцию, постоянно проверяются на совместимость друг с другом. Однако если единая популяция географически разделяется на две или несколько изолированных, скрещивания между ними прекращаются. Одновременно прекращается и естественный отбор на совместимость геномов между их представителями. Если две популяции долгое время географически изолированы друг от друга и не «сверяют» свои генофонды на совместимость, то в конечном счете они могут стать генетически несовместимыми, даже если живут в одинаковых условиях*. Современная генетика подтвердила справедливость модели Добжанского-Мёллера: найдены, картированы и секвенированы гены гибридной стерильности.

О неполноте геологической летописи

Во времена Дарвина палеонтологическая летопись начиналась с кембрийского периода (530 млн лет назад) и в ней оставалось много пробелов. Сейчас эти пробелы постепенно заполняются. Палеонтологи нашли и охарактеризовали множество окаменевших остатков животных, растений и микроорганизмов, живших на Земле в отдален-

ные эпохи. Современные методы физики и химии позволили очень точно датировать окаменелости по соотношению изотопов различных химических элементов в самих остатках и окружающих их породах. Согласно палеонтологическим данным, микроорганизмы обитали на Земле 3.8 млрд лет назад, а самые древние эукариотические клетки обнаружены в породах, возраст которых превышает 2 млрд лет. Чем ближе к нашему времени, тем меньше пробелов остается в палеонтологической летописи, тем подробнее она становится. Мы видим последовательное и постепенное появление новых форм. Между рыбами и амфибиями, амфибиями и рептилиями, рептилиями и млекопитающими найдено так много переходных форм, что зачастую трудно сказать, к какому классу позвоночных их следует относить (о современных палеонтологических открытиях см. статьи С.В.Наугольных и А.Ю.Журавлева).

Географическое распространение

Биогеография возникла благодаря трудам Ч.Дарвина и А.Уоллеса (см. статью М.Д.Голубовского). Дарвин посвятил биогеографии значительную часть «Путешествия на Бигле» и две главы «Происхождения видов». Главная проблема, стоявшая тогда перед исследователями, заключалась в том, что, по словам Дарвина, «ни сходство, ни различия между обитателями разных областей не могут быть вполне объяснены климатическими и другими физическими условиями».

Еще во времена Дарвина было ясно, что острова и отдельные части континентов могут менять свои очертания, возникать, поднимаясь над уровнем моря, исчезать, скрываясь под водой. Но ни Дарвин, ни его современники не могли себе представить, что в далеком прошлом континенты располагались от-

^{*} Бородин П.М., Д'Адреа П.С., Баррейрос-Гомес С.К. Естественная история зверя пунаре в $8^{1}/_{2}$ главах // Природа. 2005. №2. С.11—19.

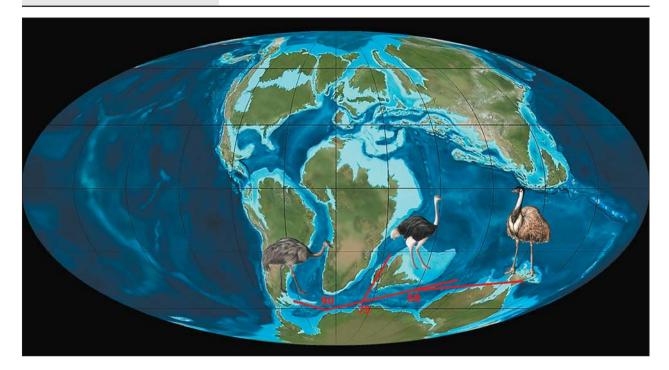


Рис. 4. Эволюция бескилевых птиц. Цифрами обозначено время дивергенции, определенное на основе молекулярных данных. Африканские страусы и их австралийские (эму и казуары) и южноамериканские (нанду) сородичи относятся к древнейшему отряду бескилевых птиц. Представители этого отряда утратили способность летать и имеют крайне редуцированные крылья. Географическое распределение представителей этого отряда долгое время оставалось загадкой. Как нелетающие птицы могли заселить такие далекие друг от друга континенты, как Африка, Австралия и Южная Америка? По-видимому, общие предки всех бескилевых птиц обитали на юге древнего материка Гондвана. Раскол этого материка на Африку, Южную Америку, Австралию и Антарктиду (где также обнаружены ископаемые остатки бескилевых) привел к изоляции и независимой, но параллельной эволюции бескилевых птиц. Однако молекулярно-генетический анализ преподнес новую загадку. Он показал, что линия африканских страусов отделилась от общего ствола бескилевых около 75 млн лет назад. В то же время известно, что Африка оказалась полностью изолированной от Южной Америки, Австралии и Антарктиды 90 млн лет назад. Решение этой загадки кроется... в Индии. Этот субконтинет долгое время сохранял связь с Антарктидой. Эта связь прервалась примерно 75 млн лет назад, когда Индийский субконтинет отправился в долгое плавание на север с предками африканских страусов на борту. Примерно 35 млн лет назад они прибыли в Азию. Страусы расселились по Евразии и около 20 млн лет назад проникли в Африку, где процветают и посейчас.

носительно друг друга совсем не так, как сейчас. Теперь мы знаем, что 250 млн лет назад все континенты представляли собой единый гигантский материк Пангея, который около 200 млн лет назад раскололся. Его фрагменты медленно двигались, то отдаляясь друг от друга, то вновь соединяясь, на те места, которые они занимают сейчас. Дрейф материков - это факт, подтвержденный данными геологии. Но особенно важно для нас то, что дрейф материков объясняет те особенности расселения животных и растений, которые были необъяснимы во времена Дарвина (рис.4).

Взаимное родство организмов

Эволюция, бывшая гипотезой во времена Ламарка и Эразма Дарвина, стала теорией во времена Дарвина и Уоллеса. Сейчас, когда расшифрованы геномы человека, шимпанзе, многих других видов животных, растений и микроорганизмов, когда палеонтологи знают последовательность биологических событий, происходивших на Земле в течение 3 млрд лет, когда мы знаем, как работают гены и как на основе инструкций, записанных в генах, возникает все разнообразие жизненных форм, эволюция — неопровержимый факт.

Благодаря современным достижениям молекулярной биологии и генетики удалось расшифровать геном человека, шимпанзе, мыши, кошки, собаки, дрозофилы, малярийного комара, риса и сотен других видов животных, растений, грибов и микроорганизмов*. Можно сравнивать гены разных организмов и анализировать сходство и различия между ними, изучать гены не только ныне живущих организмов, но и давно вы-

10

^{*} Алешин В.В., Петров Н.Б. Условно нейтральные признаки // Природа. 2003. №12. С.25—34.

мерших видов, используя следы ДНК в ископаемых остатках.

Сравнение генов разных видов дает ключ к построению единой родословной всего живого на Земле. В общих чертах эта родословная хорошо соответствует той, что была построена на основе сравнительно-анатомических и эмбриологических данных. Однако молекулярная генетика более точно описывает родственные связи между таксонами, и вот тут-то и выявляется самое интересное и неожиданное (см. статью В.В.Малахова).

Последние 20 лет ознаменовались радикальным пересмотром всего родословного древа млекопитающих с использованием данных молекулярной генетики (рис.5).

Ранние и самые принципиальные этапы онтогенеза всех этих животных контролируются одним и тем же набором генов. Они определяют градиент распределения некоторых белков, участвующих в транскрипции, в клетках эмбрионов и тем самым детерминируют формирование основных осей тела: спинная — брюшная сторона, голова — хвост, левая — правая сторона. Они задают правила сегментации развивающихся зародышей, количество сегментов и их особенности: где возникнет голова, грудь, брюшко, на каком сегменте и какого типа конечности должны возникнуть.

В ходе эволюции количество генов, отвечающих за сегментацию тела, удваивалось несколько раз. Это создавало условия для увеличения сегментов и общего усложнения организации за счет специализации каждого сегмента. Иногда такая возможность реализовалась, иногда нет. У членистоногих, организованных сложнее червей, этих генов больше, чем у червей. У большинства позвоночных таких генов вчетверо больше, чем у членистоногих. Видимо, и здесь vвеличение количества генов сегментации способствовало их дальнейшей дивергенции и повлекло за собой усложнение

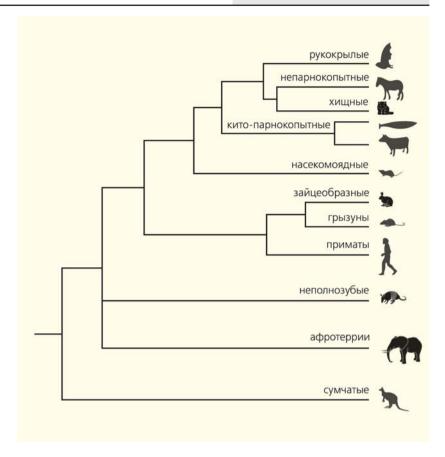


Рис.5. Молекулярное древо млекопитающих. До сих пор филогенетическое древо выглядело вовсе не как древо, а как куст: все его ветви, отряды, отходили от корня. Сейчас оно начинает приобретать вид древа, на котором видны последовательные ветвления. На нем теперь выделяются три главных ствола — афротеррии (слоны, сирены, даманы, трубкозубы, златокроты и др.), неполнозубые (эндемики Южной Америки — броненосцы, ленивцы и муравьеды) и лавразиотеррии (все остальные плацентарные млекопитающие). Эти три ствола образовались из-за раскола древнего материка Пангеи на Гондвану (Африка, Индия, Южная Америка, Антарктида и Австралия) и Лавразию (Евразия и Северная Америка). Гондвана затем раскололась на составляющие материки, причем первой откололась Африка, где и развивался надотряд афротерриев. Ствол лавразиотерриев образует две ветви. Одна из них ведет к приматам, зайцеобразным и грызунам, а другая ветвится дальше на насекомоядных (кроты, ежи, землеройки) и хищнокопытно-рукокрылых. Как бы ни безумно выглядела последняя группа, ее общее происхождение убедительно подтверждают молекулярные данные. Более того, они показывают, что дальнейшее ветвление внутри этой группы происходило вовсе не так, как можно заключить из внешнего облика животных, ее составляющих. Первыми отделились кито-парнокопытные. Нет, это не опечатка. Именно так — кито-парнокопытные. В старом, до-молекулярном, древе китов выводили прямо от корня куста млекопитающих. Сейчас оказалось, что ближайший родственник китов — бегемот. Другая ветвь, пегасохищные, делится на непарнокопытных (лошади, тапиры, носороги), хищных (кошки, собаки, медведи, моржи и др.) и рукокрылых (летучие мыши). Порядок ветвления в пределах надотряда пегасохищных пока не вполне понятен, но есть указания, что первыми выделились рукокрылые, а уже потом произошло разделение непарнокопытных и хищных. Но совершенно определенно то, что последний общий предок лошади и кошки существовал дольше (т.е. ближе к нашему времени), чем последний общий предок лошади и коровы.

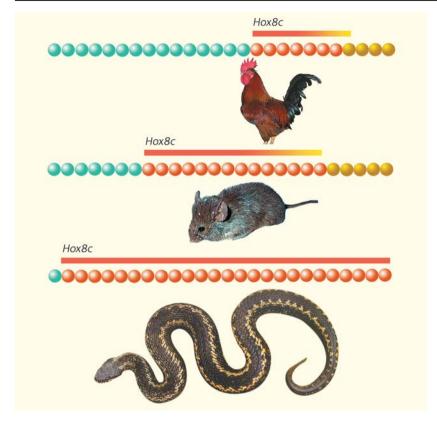


Рис.6. Проявление гена *Hox8c* в онтогенезе позвоночных. Змеи, птицы и млекопитающие отличаются по множеству признаков. Один из них — количество и положение ребер. Ген, индуцирующий развитие грудной клетки, у всех них (как и у остальных позвоночных) один и тот же — *Hox8c*; отличаются лишь его регуляторные элементы. Из-за этого у змеи этот ген работает почти во всех клетках эмбриональной хорды, у курицы — в ее задней части, а у мыши — в передней. Поэтому у змеи ребра образуются вдоль всего позвоночника от головы почти до кончика хвоста, у курицы — ближе к хвосту, а у мыши — ближе к голове.

организации. Однако у некоторых видов рыб генов сегментации вдвое и даже вчетверо больше, чем у большинства амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, и при этом они остаются рыбами, т.е. у них возможность усложнения организации осталась нереализованной.

Увеличение количества генов создает предпосылку для усложнения организации, но было бы большой ошибкой считать этот процесс основным механизмом эволюции. Новые органы и функции возникают постепенно под действием отбора мутаций, каждая из которых лишь незначительно модифицирует проявление основных генов-регуляторов онтогенеза (рис.б).

12

На основе сходного набора генов в ходе эволюции возникло поразительное разнообразие форм и функций. Конкретные пути эволюционных преобразований только начинают открываться в исследованиях по биологии развития. Уже сейчас ясно, что в этих изменениях решающую роль сыграло опосредованное естественным отбором накопление малых мутаций в регуляторных областях генов, контролирующих ключевые этапы развития. Они модифицировали уровень транскрипции этих генов, время и место их включения и выключения, и это постепенно приводило к значительным изменениям в развитии.

* * *

В последней главе Дарвин написал пророческую фразу: «Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге и м-ром Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории». Сегодня взгляды Дарвина и Уоллеса на эволюцию стали общепринятыми, что привело к глубокому перевороту в биологии, и не только в ней. Благодаря Дарвину мы совсем по иному видим окружающий нас мир и наше место в нем. Эволюция — это не только и не столько истории про динозавров и австралопитеков. Эволюция — это факт автобиографии каждого из нас.

Дарвин писал: «Когда я рассматриваю все существа как прямых потомков немногих существ, живших задолго до отложения первых пластов кембрийской системы, они облагораживаются в моих глазах». Действительно, представьте на минуту всю бесконечно длинную цепь ваших собственных предков: родителей, дедушек и бабушек и так далее в глубь времен, до самого первого живого организма. Эта цепь тянется на миллиарды лет и состоит из миллиардов особей. Она неразрывна. Ни один из ваших предков не был убит на войне, не упал в пропасть, не умер от инфекции, от жары, от холода, не был съеден саблезубым тигром, динозавром, амебой (иными словами, не погиб ни от одной из множества напастей, от которых погибли десятки, сотни, тысячи его соплеменников) до тех пор, пока не произвел хотя бы одного потомка, который следовал за ним в этой цепи ваших, именно ваших предков. Миллиарды гибли, не оставив потомков, но среди них не было ни одного из ваших предков. Все мы — наследники победителей в борьбе за существование.■

природа • № 3 • 2009