



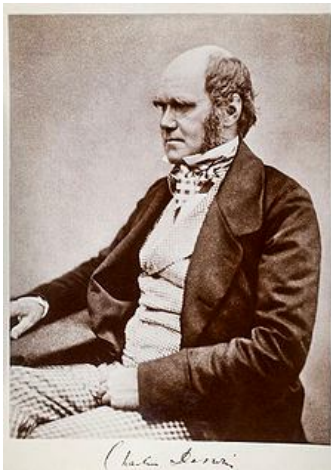
Н. В. Шадрин, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

О НЕОБХОДИМОСТИ НОВОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА И УЧАСТИЯ В НЁМ ГИДРОБИОЛОГОВ (к 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина)

Рассмотрены некоторые основные факты и идеи, которые демонстрируют недостаточность Синтетической теории эволюции и необходимость нового эволюционного синтеза. Показаны основные перекрёстки интересов гидробиологов и эволюционистов.

Ключевые слова: Синтетическая теория эволюции, Ч. Дарвин



2009-й год – год 200-летия со дня рождения Ч. Дарвина и 150-летия выхода в свет его знаменитой книги «Происхождение видов». Синтез эмпирических фактов и правдоподобных (на тот момент) гипотез дал могучий толчок к научному изучению и осмысливанию феномена эволюции в различных науках, не только биологических.

Научное открытие наследственности и создание генетики внесли новую струю в изу-

чение закономерностей эволюционного процесса. Всё это привело к накоплению данных и обобщений, которые позволили, кое в чём урезав концепцию Дарвина, создать Синтетическую теорию эволюции (СТЭ). История её создания достаточно хорошо изучена [5]. СТЭ, действительно, – выдающееся достижение коллективных интеллектуальных усилий. К сожалению, многими биологами она была воспринята как истина в последней инстанции, почти как рациональная религиозная догма. И автор этих строк многие годы считал её непогрешимой и достаточно всеобъемлющей теорией. Но собственные разноплановые исследования, как и работы генетиков, экологов, палеонтологов, микробиологов, привели к выводам, что слишком многое игнорируется СТЭ, она слишком популяционно-видоцентрична, оторвана от эволюции систем более высоких уровней – экосистемы, биосферы, планеты, не учитывает новых открытий в генетике. По мнению известного генетика Л. И. Корочкина [14], «...основным логическим недостатком СТЭ является определённый разрыв в ней онто- и филогенеза... как индивидуальное, так и историческое развитие осуществляется на основе фундаментальных преобразований единой

Фото Ч. Дарвина из:
<http://mail.google.com/a/ibss.org.ua/?ui=1&view=att&th=120d863efa43f296&attid=0.1&disp=inline&zw>

субстанции – ДНК. Поэтому едва ли реально мыслить развёртывание заключённой в ДНК наследственной информации принципиально разными способами в случае онто- и филогенеза». «Дарвиновская теория (подразумевается СТЭ) представляется разумной, пока механизм эволюции рассматривается как чёрный ящик. Однако когда биохимики открыли чёрный ящик и увидели молекулярный механизм работы жизни в его невероятной сложности, возник вопрос, как всё это может эволюционировать», – пишет М. Дж. Бехе [38]. С какой стороны ни посмотри, а гидросфера – крупнейшая часть биосферы, её биота (гидробионты) – основной игрок в биосфере. Прокариоты создали современную биосферу, они же основной агент, поддерживающий её в состоянии пригодности для жизни более высокоорганизованных эукариот [9, 10]. Строго говоря, все прокариоты – гидробионты. Следовательно, данные о функционировании и эволюции водных экосистем, организмов, которые они вмещают, должны занять подобающее им место в новом синтезе эволюционных знаний. И в этом также будет заключаться одно из отличий нового синтеза от СТЭ, обобщившей знания, прежде всего, об эволюции и изменчивости наземных позвоночных и насекомых.

Нужно ли отказываться от СТЭ? Конечно, нет. Вероятно, все обобщения СТЭ верны, но как частные случаи. Необходим новый синтез, где будет очерчена область применения СТЭ, скорее всего, как одного из механизмов видообразования и поддержания генетического полиморфизма – механизма существования вида в меняющейся среде. Встаёт вопрос: готова ли современная наука к созданию такого синтеза? Думаю, нет. Однако время обсуждать пути такого синтеза пришло, и уже идут активные обсуждения возможных направлений создания новой концепции, как сторонниками СТЭ [5, 37], так и её оппонентами [15, 20]. Что положить краеугольными камнями в новый синтез? На какой концептуальной основе его создавать? Единого мнения нет. А может ли оно быть? Если не забывать великий принцип

дополнительности Н. Бора, то однозначно следует, что невозможно в рамках какого-либо одного концептуального подхода развить достаточно полное целостное понимание эволюции жизни на планете. Третий эволюционный синтез будет не единой непротиворечивой концепцией, а скорее, набором/системой дополнительных друг к другу концепций, имеющих определённые точки сопряжения, подобные тем, что имеют волновая и квантовая физики.

Ниже не делается попытка предложить какую-то конкретную концепцию, цель – дать некоторую обобщённую информацию, которая может, по замыслу автора, стимулировать участие гидробиологов в разработке концепций нового эволюционного синтеза. Необходимость участия гидробиологов в адекватном эволюционном синтезе диктуется, как тем, что гидробионты, включая бактерий, сыграли ключевую роль в создании биосферы и сейчас играют в её функционировании, так и тем, что основные этапы эволюции жизни прошли в гидросфере. При написании данных записок автор был ограничен в количестве библиографических ссылок, поэтому ссылки даны или на наиболее принципиальные/обобщающие публикации или же по принципу «в частности».

Генетический базис нового синтеза.

Со времени создания СТЭ новые факты кардинально изменили концептуальные основы генетики. Особенно необходимо отметить достижения геномики, открывшие принципиально новые возможности для анализа не только отдельных групп генов, но и целых геномов. Это заставляет по-новому взглянуть на фундаментальные вопросы теории эволюции [36]. Методами молекулярной генетики показано, что горизонтальные (латеральные) переносы генов играли и играют роль одного из основных инструментов в создании инноваций в эволюции живого, развития адаптивного потенциала клеток и организмов. Особенно ярко это проявляется в мире прокариот [7]. К. Вуз, создатель современной схемы мегатаксонов, подчеркивал, что именно взаимодействие векторов горизонтального переноса и вертикальных

ных путей усложнения клеток и являлось основной движущей силой на ранних этапах биологической эволюции [45]. И сейчас механизмы горизонтального переноса генов продолжают играть существенную роль в биосфере [7, 13].

На смену понимания генома в СТЭ, как совокупности аллелей, пришло понимание целостности регуляторной системы генотипа в онто- и филогенезе [23]. Молекулярная биология реабилитировала на новом уровне и идеи Ж.Ламарка (впрочем, сам Ч. Дарвин не отвергал полностью идею Ламарка о наследовании благоприобретенных признаков). Возник даже термин «молекулярный ламаркизм» [20]. Система молекулярно-генетического управления, как показано [23], обладает уникальным свойством: кодируются необратимые функциональные изменения модулей управляющей системы, наследуемые далее по клеточной линии,

– эпигенетическая наследственность. Показано, что существуют системы менделеевских генов с обратными связями (двухперонные триггеры), которые способны наследовать функциональные состояния, названные эпигенами. Определённые адаптивные приспособления, оказывается, могут несколькими путями передаваться потомкам в виде, например, эпигенов. Открытие прионов – возбудителей некоторых наследственных заболеваний, которые вообще не содержат генов, позволяет говорить о наличии негенетической наследственности [23]. У прионов функциональные белки, продукты генов хозяев, контактно передают конформационно-функциональное состояние при заражении. Можно, следовательно, говорить об отсутствии однонаправленности (только от ДНК к белкам) в передаче наследуемой информации.

Существует мощная система молекулярных механизмов репарации ДНК. Спонтанные мутации объясняются не столько воздействием мутагенных факторов, сколько ошибками механизмов молекулярной репарации, зависящих от состояния клетки/организма. Отсюда следует вывод, что мутации не так уж спонтанны, т.е. уровень мутационной активно-

сти в определённой степени задаётся организмом. Ряд концепций отводит основную роль в видообразовании скачкообразным изменениям – системным мутациям, которые переформируют процессы индивидуального развития, открывая новые морфогенетические пути, и приводят к появлению, так называемых, «счастливых монстров», или «перспективных уродов» Р. Гольдшмидта [5, 14, 20]. Сальтационное, т.е. скачкообразное через структурные мутации происхождение вида давно постулировалось рядом генетиков. Однако системные мутации долгое время оставались лишь предположением, пока генетик В.Н.Стегний [28] не обнаружил их у малярийных комаров. Они приводят к трансформации архитектоники яйцеклетки, выражаясь в изменении хромосомно-мембранных отношений и состояния хромоцентра. Гетерозиготность по архитектонике генома ни разу не отмечалась, и это может свидетельствовать о скачкообразном преобразовании. Главной причиной системных мутаций/ перестроек в геноме выступает нарушение гомеостаза внутренней среды организма, причины которых могут находиться во внешней среде. В этих условиях популяция переходит к инбридингу, в ней активизируются МГЭ (мобильные генетические элементы), усиливается мутагенез и через 1 – 2 поколения она становится гомозиготной по всем хромосомам и генным локусам – происходит рождение нового вида [23, 28].

В 1978 г. в Придунайском районе Чёрного моря, одном из наиболее загрязнённых, впервые обнаружили аномальные особи полихеты *Nereis succinea*, у которых отсутствовала 5-я пара парагнат. В 1982 – 1983 гг. подобные особи массово встречались на всей акватории междуречий, составляя в пробах 10 – 100% от общего числа нереисов [18]. К сожалению, генетически и с эволюционной точки зрения этот случай не проанализирован, а ведь возможно, что это – один из случаев сальтационного видообразования.

Ещё Ч. Дарвин отметил, что при попадании групп организмов в непривычные условия в них усиливается изменчивость [6].

Позднее изучение изменчивости у самых различных видов организмов в природе и опытах подтвердило, что при попадании групп/популяций организмов в непривычные/неблагоприятные условия происходит дестабилизация онтогене-за с возрастанием как генетической, так и эпи-генетической изменчивости в них [2, 5, 12, 21, 25, 35]. Частота и характер как точечного, так и хромосомного мутирования находятся под контролем организма, реагирующего на изменения среды, как биотической, так и абиотической, т.е. и на давление отбора, что показано в многолетних экспериментах на различных группах беспозвоночных и позвоночных животных [29]. Подобный вывод получен и в результате анализа скоростей изменения ДНК в процессе эволюции, что позволило В.Ф. Левченко [17] написать: «мутации случаются там, где они нужны, и тогда, когда они нужны, а естественный отбор, таким образом, работает не со всей наследственной информацией, а лишь с небольшой рабочей её частью...». Гидробиологи уделяют сейчас достаточно много внимания внутривидовой изменчивости различных гидробионтов, но, в основном, лишь в связи с биоиндикацией состояния устойчивых, как они считают, популяций и экосистем. Наиболее загрязнённые акватории, вероятно, в настоящее время вмещают наиболее дестабилизированные экосистемы, где наблюдаются всплески разнообразной внутривидовой изменчивости и где, возможно, достаточно часто происходят случаи сальтационного видообразования. Возникновение нового вида происходит через дестабилизацию регуляторных механизмов генома исходного вида. В исследованиях изменчивости в таких местообитаниях просматривается один из перекрёстков гидробиологии и эволюционных исследований.

Современные данные свидетельствуют о блочно-модульной организации, как гена, так и генома в целом. Молекулярно-генетические исследования привели к представлению о наличии в геноме двух подсистем: одна, более изменчивая (открытая), отвечает за внутривидовой полиморфизм - существование в

изменчивой среде, а другая (мономорфная) через системные мутации обеспечивает макроэволюционные преобразования вида [14, 23, 28]. Многолетние популяционные исследования, прежде всего гидробионтов, независимо привели к подобному выводу [1]. Следовательно, основную роль в макроэволюции играют не точечные случайные мутации с очень медленной аккумуляцией их эффектов, а отчасти регулируемые перестройки генома. Модули генома перекомбинируются, бывает и с включением инородных блоков ДНК/РНК, создавая новое. При этом идёт внутриклеточный отбор подходящих новых блоков [31].

О роли современной молекулярной генетики в понимании процессов эволюции русский генетик С.В. Шестаков сказал [36], что молекулярная эволюция геномов – изменения в макромолекулах – позволяют судить о генетическом родстве видов, но не отражают в достаточной степени историю происхождения и эволюцию вида. Далее в цитируемой работе он добавляет: «В планетарном же масштабе представления о биологической эволюции базируются на понимании закономерностей эволюции сообществ, формирование и судьба которых определяются состоянием и динамикой геосферно-биосферной системы в целом (Заварзин, 2000)».

Экосистемный характер эволюции. Большинство биологов всё ещё полагают, что разнообразие жизни на нашей планете происходит от единственного исходного вида – «универсального предка», а понимание эволюционного процесса – лишь объяснение происхождения новых и новых видов. Этим и обусловлена видоцентричность дарвинизма и СТЭ. В то же время существует и другая точка зрения, сформулированная В.И. Вернадским [4]: «Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни». Исходно был круговорот элементов – сообщество, позже дифференцировавшееся в отдельные виды организмов.

Эта точка зрения исходит из того, что Жизнь – есть круговорот элементов; устойчивое существование биосферы возможно только при условии относительной замкнутости биогеохимических циклов. Наиболее аргументировано и плодотворно в последнее время такой взгляд на зарождение и раннюю эволюцию жизни развивается Г.А. Заварзиным [9, 10], который считает, что организм, способный в одиночку замкнуть круговорот, столь же не-возможен, как и вечный двигатель. К этому мнению примыкают и крупнейшие молекулярные биологи [27, 43], которые видят возможность происхождения (пред)жизни в виде гетерогенной колонии РНК во временно пересыхающих водоёмах. Не рассматривая детально все аргументы в пользу именно такого сценария происхождения биоты, отметим, что считаем его одним из наиболее аргументированных. В таком случае вопрос происхождения жизни сводится не к происхождению общего предка, а, в первую очередь, к происхождению экосистемы. Появление первичных видов организмов уже явилось результатом эволюции первичной экосистемы. Данная точка зрения недавно получила мощное подтверждение: показана возможность переключения бактерии *Bacillus subtilis* к существованию и размножению без клеточной стенки [42]. Авторы открытия считают, что именно такими были первые клетки на Земле.

С момента зарождения жизнь была биосферно-экосистемным феноменом, новая теория эволюции должна базироваться на этом. Для реализации этого балансовые подходы к изучению и описанию экосистем необходимо дополнить новыми подходами-концепциями, такими как концепция экологического метаболизма [30] и информационно-генетическая концепция, учитывающая горизонтальную передачу наследственной информации [13]. В настоящее время накапливается всё больше данных о наличии в воде общих для сообщества пулов ферментов, витаминов, генов (экзоДНК/РНК), о роли экзоферментных реакций, горизонтальном переносе генов. Для прокариот это – давно и достаточно изученная вещь, но в

последние годы накапливается всё больше данных, что РОВ и экзоДНК могут использовать и некоторые водные животные [30, 39].

Если с точки зрения круговорота элементов экосистема представляется иерархией вложенных друг в друга циклов элементов, то с позиций кибернетики её можно представить иерархией вложенных друг в друга контуров управления. Можно выделить следующие контуры: генотип и сома, функциональные системы в организме, особи в популяции, популяции в сообществе/экосистеме. Все эти контуры действуют на основе стохастических процессов по принципу обратной связи. В водных экосистемах на всех уровнях в качестве одного из управляющих параметров действует концентрация различных метаболитов в воде. Регулирующий пул метаболитов формируется совокупным метаболизмом всех организмов. Влияние метаболитов в воде на клетки, организмы может осуществляться как через вовлечение их в материально-энергетический обмен, так и через сигнальные/триггерные эффекты. В частности, влияние метаболитов одного вида на изменение экспрессии генов других видов с модификацией онтогенеза показано для различных гидробионтов в экспериментах В. В. Хлебовича и других исследователей [32]. Галлообразующие и паразитические организмы обладают способностью изменять генетическую программу хозяина «желательным» для них образом. Некоторые экспериментальные данные показывают, что в этом участвуют бактериальные плазмиды, способные переносить генетический материал. Недавно возможность этого обнаружена и у свободно живущих коллаток [39].

Канализированность процесса эволюции биосферы. «...эволюция жизни на нашей планете является не только эволюцией на организменном и экосистемном уровнях, но и на биосферном, причём происходит она под управлением автоканализационных механизмов» [17]. Возможности изменений любой системы определяются имеющейся в ней информацией / структурой (закон гомологических

рядов Н. И. Вавилова). Однако реализуется лишь то, что «позволено» законами физики, структурой генома и вмещающими данную систему системами более высокого уровня (для биосферы – планета, Солнечная система) [10]. Каждая из вмещающих систем имеет свои ритмы и необратимые изменения, которые и являются одной из внешних причин канализованности эволюции биосферы, макроэволюции биоты. Биогеохимическая сукцессия – одна из основных причин, обуславливающих эволюцию атмосферы, ландшафтов, экосистем и биосферы в целом [9, 10]. Изменение биогеохимической обстановки на планете в результате деятельности биоты неоднократно приводило к коренной перестройке биохимического базиса самой биоты и, как следствие, её таксономической структуры [8]. Понимание этих перестроек может дать лишь изучение реликтовых сообществ в экстремальных местообитаниях, таких, например, как гиперсолёные водоёмы Крыма, сообщества которых подобны докембрийским. Изучение биоты экстремальных местообитаний расширяет также представления о феномене жизни и абиотических границах его проявления, без чего невозможно понять реальный ход эволюции.

Жёсткий отбор vs внутривидовая регуляция. Есть ли внутривидовая отбор в природе? Безусловно, есть, но каковы его формы и функции в эволюции? Однозначного ответа нет, да, вероятно, и не может быть. Большинство сторонников СТЭ естественный отбор принимается основным (и единственным!) фактором, направляющим эволюционный процесс. В результате борьбы за существование выживают и оставляют потомство победители этой борьбы, т.е. наиболее приспособленные. Внутривидовая борьба/конкуренция является наиболее важной в эволюции. Это является основой основ СТЭ. При этом, как правило, упускают, что термин «борьба за существование» Ч. Дарвин использовал в метафорическом смысле, понимая под ним разнообразные взаимоотношения организмов с факторами среды и друг с другом, а не только

прямую борьбу/конкуренцию. Ряд исследователей к идее борьбы за существование, как движущей силе эволюции, альтернативно выдвинул идею взаимопомощи в живой природе. Ярким примером этой точки зрения явилась впервые вышедшая в 1902 г. книга П. Кропоткина [16]. Накопленные к настоящему времени факты позволяют сделать вывод, что взаимопомощь (в широком смысле) и конкуренция являются взаимодополнительными явлениями в системе саморегуляции популяции. Кратко коснёмся аргументов в пользу такой точки зрения:

1. Эколого-физиологические факты. Зависимость поведения, обмена, скорости потребления пищи и скорости развития от плотности популяции показана для самых разных гидробионтов: копепоид, рыб, водных личинок насекомых [33]. Отмеченное уменьшение обмена и скорости потребления пищи выгодно группе/популяции, но не отдельной особи. Увеличение плотности популяции ведёт к росту изменчивости скорости роста, что снижает конкуренцию между особями. В популяции особи воздействуют друг на друга двумя путями: опосредованно, через используемые ресурсы, и непосредственно через информационные каналы, в том числе и через выделяемые метаболиты [33]. Если первый тип взаимодействия определяет конкуренцию за ресурс, то второй – согласованный отклик особей на среду и плотность своей группы/популяции.

2. Внутривидовая регуляция апоптоза и фенотоза. Апоптоз (запрограммированная смерть клетки) и фенотоз (запрограммированная смерть многоклеточного организма) – феномены, достаточно хорошо известные, играющие важную роль в динамике популяций про- и эукариот [26]. В первую очередь, это показано для многих гидробионтов: достаточно вспомнить лососёвых, различия в продолжительности жизни самцов и самок копепоид и т.д. Оба процесса в определенной степени регулируются состоянием популяции [7].

3. Плотность популяции влияет на экспрессию генов, в частности, на выбор креода (канала) развития. Классический пример –

саранча (крылатая и бескрылые формы).

Вытеснение вида конкурентами vs экосистемный отклик/потеря лицензии. Утверждение, что межвидовая борьба усиливает и обостряет внутривидовую борьбу, является одним из фундаментальных как у Дарвина, так и у его последователей. Не беря во внимание случаи симбиоза – взаимосоотрудничества видов, рассмотрим, насколько это соответствует накопленным данным. Виды-вселенцы, как видно из обобщения огромного фактического материала, не ведут, как правило, к непосредственному конкурентному вытеснению аборигенных видов, хотя, способствуя понижению их численности, могут повышать вероятность их исчезновения из-за других причин, например, климатических флуктуаций или антропогенных воздействий. «Эгоистичные» вселившиеся виды/популяции, не включённые в экосистемные регуляторные контуры, через несбалансированное сверхпотребление могут вести к дестабилизации экосистемы, её разрушению и собственному «выпадению» из экосистемы. Разрушая сложившиеся топические и трофические структуры, вселенцы могут приводить к формированию новых сообществ, где нет места (экологических лицензий) для некоторых аборигенных видов. Здесь, вероятно, надо сделать отступление для объяснения ещё не столь распространённого термина «экологическая лицензия», введённого К. Гюнтером [40]. Более конкретно понятие было переосмыслено В. Ф. Левченко и Я. И. Старобогатовым [17]. Лицензия может быть определена, как способность экосистемы предоставить существующей в ней популяции (или вселяющейся в неё): 1) определённое положение в пространстве и времени, 2) определённое положение в градиенте факторов среды и 3) определённую роль в потоках вещества, энергии и информации. Нельзя в связи с этим не остановиться на некорректном использовании популярного термина «ниша/экологическая ниша», поскольку он отражает не материальную сущность, а отношение между двумя материальными системами – экосистемой и видом/по-

пуляцией/ особью. Это часто упускается из виду в выражениях типа «освободившаяся ниша», чем грешил и автор этих строк. Для того чтобы ниша появилась, должны быть отношения, т.е. экосистема должна вместить вид/популяцию. Только тогда можно говорить о нише /реализованной нише, до этого никакой потенциальной/незанятой ниши нет. Есть с одной стороны (у вида) потребности и возможность выполнения нужных для экосистемы функций, а с другой (экосистемы) – необеспеченность/ потребность в обеспечении каких-то функций и возможность удовлетворения потребностей вида. И экосистеме, можно сказать, всё равно, кто будет обеспечивать выполнение этих функций, например, хищники или паразиты. Ниша «родится» тогда, когда имеющаяся в экосистеме лицензия начинает «использоваться» вселившимся в неё видом, который может в ней удовлетворять в той или иной степени свои потребности и выполнять необходимые функции. Стратегия вида в сообществе – способ использования видом лицензии для формирования своей уникальной экониши. В этом смысле прав А. А. Протасов, говоря, что в сообществе столько жизненных стратегий, сколько видов входит в его состав [22].

В дестабилизированной экосистеме появляются новые лицензии, которые могут быть использованы новыми видами-вселенцами, что вызывает поток новых вселений. К подобному выводу приводят и описания причин вымирания разных групп организмов, собранные крупным палеонтологом Л. Ш. Давиташвили и другими [20]. Анализ данных по организм-вселенцам в различных водоёмах позволил сформулировать гипотезу экосистемного иммунитета [34], как способности экосистем/сообществ сопротивляться вторжению новых видов. Дестабилизация экосистемы ведёт к уменьшению экосистемного иммунитета, что, как и в случае дестабилизации онтогенеза, увеличивает потребность и возможность системы искать/получать новое, трансформироваться. Случайный поиск позволяет системе найти новое устойчивое состояние. При дестабилизации

онтогенеза активируются «спящие» гены, при дестабилизации экосистемы – «спящие» виды. В случае их недостаточности в условиях дестабилизации экосистема становится более открытой к потокам информации /новым видам, как популяция, у членов которой дестабилизирован онтогенез, открыта для латеральных потоков генов. Акцент на трансформациях водных экосистем в настоящее время становится дополнительным к изучению устойчивости экосистем [11, 44], что, вероятно, будет способствовать пониманию трансформаций экосистем, происходивших в процессе эволюции биосферы. Вероятно, вопросы трансформации экосистем через поиски нового устойчивого состояния являются одним из основных перекрёстков интересов экологии и теории эволюции.

Естественный отбор: стабилизирующий регулятор vs движущая сила эволюции. Может ли естественный отбор в непредсказуемо меняющейся среде, когда от года к году меняется направление вектора изменений, быть направляющей силой эволюции? Логически рассуждая, это сложно представить. Ссылка при обосновании роли естественного отбора на искусственный отбор, осознанно проводимый человеком, логически не оправдана. Искусственный отбор имеет цель, заданную селекционером, и неизменный вектор отбора. А. Р. Уоллес, независимо и одновременно с Ч. Дарвином, пришедший к идее отбора в природе, в своём эссе, посланном Дарвину из Индонезии, писал: «Действие этого принципа (борьбы за существование) в точности подобно принципу паровой машины, которая отмечает и исправляет любые погрешности почти до того, как они станут заметными...» [38]. Отбор – регулятор, он обеспечивает стабилизацию геномов возникающих видов, поддерживает в меняющейся среде адаптационный полиморфизм популяций. Однако вряд ли он может играть существенную роль в возникновении новых геномов, новых регуляторных структур, новых креодов развития, новых таксонов. Предстоит понять, какова реальная роль отбора в эволюции биологических систем разных уровней организации.

Когерентная и некогерентная эволюция. Впервые понятие об этих двух типах эволюции введено В. А. Красиловым в 1969 г: когерентная – под контролем складывающейся устойчивой структуры экологического сообщества, в условиях острой конкуренции, и некогерентная – в условиях распадающейся экологической системы и ослабленной конкуренции [15]. Периоды устойчивого состояния экосистемы (сообщества), в которой идут процессы когерентной эволюции в результате космических, планетарных, климатических или других существенных изменений, во вмещающих экосистему надсистемах будут сменяться периодами её дестабилизации/разрушения с массовым вымиранием, прежде всего, специализированных видов. «Включается» процесс некогерентной эволюции. На этом этапе ослабевает конкуренция между немногочисленными оставшимися, в основном, малоспециализированными высокотолерантными видами. Механизмы репродуктивной изоляции чаще дают сбои. Для использования вакантных лицензий происходит вспышка видообразования, в которой большую роль играют системные мутации, гибридизация и горизонтальный перенос генов, а не микроэволюционные процессы.

Чрезвычайно сложным вопросом является понимание внутренних причин наступления кризисов биоты, биотической предопределённости дестабилизации экосистем. Дискутируемо само наличие такой предопределённости, как и вопрос о внутренней причине вымирания таксонов различного ранга. С конца 19 в. многие крупнейшие палеонтологи считали, что таксоны разного ранга имеют внутренне определённую продолжительность существования, а затем вымирают [20]. В настоящее время, используя новые данные, эта точка зрения, вроде бы, получает дополнительные подтверждения. Анализ пространственно-временного распространения 140 вымерших видов моллюсков показал, что за время своего существования виды проходят стадии роста, расцвета и упадка [41]. После появления вида площадь его ареала и частота встречаемости постепенно

растут в течение нескольких миллионов лет, ненадолго достигают максимума и затем постепенно снижаются. Находясь на пике численности, виды редко вымирают внезапно. Вымиранию обычно предшествует длительный период упадка. Для семейств морских ежей при помощи сходной методики был получен похожий куполообразный усреднённый график [19]. Из этого авторы перечисленных работ делают вывод, что новому виду требуется несколько миллионов лет, чтобы полностью реализовать свой эволюционно-экологический потенциал, то есть реально заселить все места, которые он в принципе способен заселить. Вероятно, этими же причинами можно объяснить и обобщение, что успешные вселенцы, как правило, относятся к ювенильным видам. Если всё происходит действительно так, то палеонтологическая история вида позволяет судить о вероятности его вымирания в наши дни: наибольшей опасности подвергаются те виды, которые уже миновали пик развития и находятся в фазе упадка. Если есть внутренне обусловленная продолжительность жизни таксонов, а палеонтологическая летопись свидетельствует о неравномерном ходе филогенеза и вымирания таксонов, то, наверное, есть и некоторая внутренняя для биоты причина наступления периодов дестабилизации экосистем [24]. Новое ведь, как правило, приходит на смену старому через периоды дестабилизации существующих систем. Переход от одной устойчивой организации экосистемы к другой происходит через неустойчивое состояние, когда прежняя

дестабилизированная структура разрушается, а новая создающаяся ещё не стабилизировалась.

Мы рассмотрели лишь часть обобщений в различных науках и фактов, которые необходимо учесть при разработке общих концепций нового эволюционного синтеза. Однако, на взгляд автора, их достаточно, чтобы понять необходимость нового эволюционного синтеза. Для данного синтеза необходим не только, и даже не столько, поиск новых ответов на старые вопросы, но и постановка новых вопросов, переакцентирование старых. Гидробиологи в последние десятилетия не так много внимания уделяли развитию теории эволюции, в большинстве своём безоговорочно принимая все положения СТЭ. И это понятно, так как она прекрасно сочеталась с доминировавшим балансово-энергетическим подходом, с его акцентом на устойчивость водных экосистем. Сейчас идёт интенсивное переосмысливание концептуальных основ гидробиологии; следовательно, настало время, когда гидробиологи должны активнее включиться в создание основ для нового 3-го эволюционного синтеза. Гидробиологические исследования могут многое дать для познания, как механизмов эволюции (закономерностей изменчивости и перестройки на всех уровнях организации живого), так и реального хода эволюции через изучение жизни в реликтовых экстремальных биотопах. В конце, вероятно, следует вспомнить, что Чарльз Дарвин, по большому счёту, был и гидробиологом.

1. Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Журн. общ. биол. – 1972. – 33, №3. – С. 281 – 300.
2. Бейтсон Г. Шаги в направлении экологии разума. Избранные статьи по теории эволюции и эпистемологии. – М.: Комкнига, 2005. – 248 с.
3. Беляев Д. К., Бородин П. М. Влияние стресса на наследственную изменчивость // Эволюционная генетика. – Л.: Наука, 1982. – С. 35 – 59.
4. Вернадский В. И. О биогеохимическом изучении явлений жизни // ДАН. Сер. А. – 1931. - № 1. – С. 137 – 140.
5. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: КМК, 2004. – 430 с.
6. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений // Чарльз Дарвин. Сочинения. Т. 4. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – С. 81 – 780.
7. Ермилова Е. В. Молекулярные аспекты адаптации прокариот. – С.-Петербург.: Изд. СПбГУ, 2007. – 299 с.
8. Еськов К. Ю. История Земли и жизни на ней. – М.: МИРОС, 2000. – 352 с.
9. Заварзин Г. А. Недарвиновская область эволюции // Вестн. РАН. – 2000. – 70. – С. 403 – 411.

10. Заварзин Г. А. Становление системы биогеохимических циклов. // Палеонт. журн. – 2003. – 6. – С. 16 – 24.
11. Загородняя Ю. А., Батогова Е. А., Шадрин Н. В. Многолетние трансформации планктона в гиперсолёном Бакальском озере (Крым) при колебаниях солёности. // Мор. экол. журн. – 2008. – 7, №4. – С. 41 – 50.
12. Ковалёв А. В. Изменчивость планктонных копепод в морях Средиземноморского бассейна // Биология моря. – 1969. – Вып.17. – С. 144 – 191.
13. Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. – Киев: Наук. думка, 1982. – 264 с.
14. Корочкин Л. И. Биология индивидуального развития. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 263 с.
15. Красилов В. А. Модель биосферных кризисов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. – М.: Изд. Палеонтол. Ин-та. – 2001. – С. 9 – 16.
16. Кропоткин П. А. Взаимопомощь как фактор эволюции. – М.: Самообразование, 2007. – 240 с.
17. Левченко В. Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. – С.-Петербург: Наука, 2004. – 166 с.
18. Лосовская Г. В. Многолетние изменения состава и распространения многощетинковых червей северо-западной части Черного моря // Гидробиол. журн. – 1988. – 24, № 4. – С. 87 – 94.
19. Марков А.В., Наймарк Е.Б. Динамика филогенетических процессов в надвидовых биосистемах // Палеонтол. журн. – 1994. – 94, № 3. – С. 3 – 12.
20. Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину. Смена эволюционной модели. – М.: КомКнига, 2005. – 520 с.
21. Протасов А. А. Фенотипическое разнообразие популяции *Dreissena polymorpha* в озерной системе, используемой в качестве охладителя тепловых электростанций // Вестн. зоол. – 2002. – 36. – С. 23 – 33.
22. Протасов А. А. Концепция жизненных стратегий: к вопросу о значимости видов в сообществе // Мор. экол. журн. – 2009. – 8, № 1. – С. 5 – 16.
23. Ратнер В.А. Генетика, молекулярная кибернетика. – Новосибирск: Наука, 2002. – 272 с.
24. Раутиан А.С., Жерихин В.В. Модели филогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биол. – 1997. – 58, № 4. – С. 20 – 47.
25. Сергеева Н. Г. Морфологическая изменчивость *Terchellingia longicaudata* de Man, 1907 (Nematoda, Monhysterida) в Черном море // Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. – Рыбинск, 1991. – С. 117 – 129.
26. Скулачев В. П. Феноптоз: программируемая смерть организма // Биохимия. – 1999. – 64, № 12. – С. 1679 – 1685.
27. Спирин А. С. Происхождение, возможные формы существования и размеры первозданных особей // Палеонт. журн. – 2005. – 4. – С. 5 – 32.
28. Стегний В. Н. Реорганизация структуры интерфазных ядер в онто- и филогенезе малярийных комаров // ДАН СССР. – 1979. – 249, 5. – С. 1231 – 1234.
29. Трут Л. Н. Проблема дестабилизирующего отбора в развитии // Современные концепции эволюционной генетики. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. – С. 7 – 21.
30. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. – Киев: Наук. думка, 1971. – 252 с.
31. Хесин Р. Б. Непостоянство генома. – М.: Наука, 1984. – 472 с.
32. Хлебович В. В. Новое окно в эпигенетику // Природа. – 2006. – № 7. – С. 22 – 29.
33. Шадрин Н. В. Влияние биотических факторов на энергетический баланс гидробионтов // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 102 – 118.
34. Шадрин Н. В. Виды-вселенцы в Азовском и Черном морях: причины и последствия // Виды-вселенцы в Европейских морях России – Апатиты. – 2000. – С. 76-90.
35. Шадрин Н. В., Миронов С. С., Веремеева Е. В. Флуктуирующая асимметрия двустворчатых моллюсков песчаной сублиторали у берегов Крыма (Черное море) // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 93 – 98.
36. Шестаков С. В. О ранних этапах биологической эволюции с позиции геномики // Палеонтол. журн. – 2003. – 6. – С. 50 – 57.
37. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.: Наука, 1982. – 228 с.
38. Behe M. J. Darwin's black box. The biochemical challenge to evolution. – N.Y.: Simon & Shuste, 1998. – 307 p.
39. Gladyshev E. A., Meselson M., Arkhipova I. R. Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers // Science. – 2008. – 320. – P. 120 – 1213.
40. Günther K. Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des Begriffs „ökologische Lizenz“ für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tierreichs. // Ornithologie als biologische Wissenschaft. 28. Beiträge als Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann (22 November, 1949). – Heidelberg : C. Winter-Universitätsverlag. – 1949. – P. 23 – 54.
41. Foote M., Crampton J. S., Beu A. G., Marshall B. A. et al. Rise and Fall of Species Occupancy in Cenozoic Fossil Mollusks // Science. – 2007. – 318. – P. 1131 – 1134.

42. Leaver M., Domínguez-Cuevas P., Coxhead J.M., Daniel R.A., Errington J. Life without a wall or division machine in *Bacillus subtilis* // Nature. – 2009. – **457**, № 7231. – P. 849 – 853.
43. Monnard P. A. Does the RNA-World Still Retain its Appeal after 40 Years of Research // J. Origins of Life and Evolution of Biospheres. – 2007. – **37**, № 4-5. – P. 387 – 390.
44. Scheffer M., van Nes E. H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size // Hydrobiology. – 2007. – **584**. – P. 455 – 466.
45. Woese C. R. Interpreting the universal phylogenetic tree // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2000. – **97**. – P. 8392 – 8396.

Поступила 10 апреля 2009 г.

Про необхідність нового еволюційного синтезу і участі в ньому гідробіологів. М. В. Шадрин. Розглянуті деякі основні факти і ідеї, які демонструють недостатність Синтетичної теорії еволюції і необхідність нового еволюційного синтезу. Показані основні перехрестя інтересів гідробіологів і еволюціоністів.

Ключеві слова: Синтетична теорія еволюції, Ч. Дарвін

About necessity of a new evolutionary synthesis and of participation in it of hydrobiologists. N. V. Shadrin. Some new facts and ideas which show insufficiency of the Synthetic theory of evolution and necessity of new evolutionary synthesis are presented. Crossroads of hydrobiology and evolution theory are discussed.

Key words: Synthetic theory of evolution, Ch. Darwin

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ЭКОСИ-ГИДРОФИЗИКА»

ВЫШЛА В СВЕТ МОНОГРАФИЯ:

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). VII. Турбеллярии (*Turbellaria*). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – 109 с.

Седьмая монография из серии работ автора по паразитам, болезням и вредителям мидий Мирового океана посвящена представителям плоских червей, – турбелляриям, или ресничным червям, встречающимся у этих моллюсков. Приведены сведения об истории изучения, морфологии, биологии, экологии, распространении турбеллярий, выявленных в мидиях. Особое внимание уделено взаимоотношениям турбеллярий с мидиями и значению отдельных видов ресничных червей в марикультуре этих моллюсков.

Для малакологов, паразитологов, биологов, экологов, работников санитарно-ветеринарных служб, специалистов в области культивирования моллюсков, а также студентов биологических факультетов.