

1. Плохинский Н.А. Биометрия. – Новосибирск: Изд-во Сибир. отдел. АН СССР, 1961. – 364 с.

Рекомендует к печати Изденский В.И.

УДК 575.8

Чадов Б.Ф.
ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЕ ПРЕДНАЗНАЧЕНИЕ ЖИВОГО И
ВИДООБРАЗОВАНИЕ

*Институт цитологии и генетики СО РАН,
г. Новосибирск, Россия
chadov@bionet.nsc.ru*

Введение

Биологи не имеют возможности наблюдать за процессом видообразования в природе и не научились воспроизводить его в лаборатории. По этой причине существующие представления о видообразовании являются теоретическими схемами с привлечением тех или иных фактов. Степень приближения к истине в этом случае зависит и от значимости использованных фактов, и от качества самого теоретического построения. По этим показателям следует и оценивать вновь предлагаемые гипотезы.

В данной статье сделана попытка предложить новую схему видообразования. Она строится на новом теоретическом подходе к акту видообразования и на новых экспериментальных данных. Специфика теоретического подхода состоит в рассмотрении проблемы видообразования в рамках единой концепции, вместе с проблемой существования жизни и проблемой возникновения живого. Каркас статьи собран из взаимосвязанных теоретических положений и предположений. Для большинства из них приведены факты, послужившие их выдвигению. Такой порядок изложения позволяет идти от вывода к аргументам, сосредоточившись на самых важных, оставив на первых порах без внимания всё множество фактов, имеющих отношение к видообразованию.

История представления о видообразовании

Чарльз Дарвин (Charles Robert Darwin, 1809-1882) считал, что виды образуются в результате отбора вариантов по признакам. Отбираются наиболее адаптивные варианты. Фактами для Дарвина были изменчивость и наследственность, отбор предполагался (Дарвин, 1939). Экспериментальные доказательства существования отбора в природе были получены уже после Ч. Дарвина.

С развитием генетики теория естественного отбора Ч. Дарвина трансформировалась в т.н. синтетическую теорию. В ней фактами

были изменчивость в виде мутаций, наследственность по правилам Менделя и отбор мутаций в природе. Существование факта отбора мутаций неопровержимо показано и в естественных популяциях, и в искусственных - типа популяционных ящиков.

В настоящее время факты, употребленные для построения гипотезы естественного отбора и в дарвиновском, и в постдарвиновском смысле не вызывают сомнения. Однако правомочность их теоретического оформления в гипотезу об образовании организма нового вида сомнительна. Сомнение - в том, что функционирующую систему, которой и является живой организм, кардинально перестроить путем *последовательной замены её элементов* в принципе невозможно. Также как, к примеру, невозможно переделать грузовой автомобиль в легковой путем последовательной замены деталей грузового автомобиля на детали легкового, причем делать это «на ходу», не останавливая машину и её двигатель. Анализ современного состояния вопросов видообразования и эволюции в целом (Марков, 2008а) показывает, что решения обозначенной проблемы пока не найдено.

Модель видообразования

1. Старт перестройки системы. Из наблюдений за обликом видов в природе можно заключить, что один вид от другого отличается комплексом признаков, говоря генетическим языком - генетическим блоком признаков. К построению нового генетического блока можно подойти так. В исходной генетической системе разрушить один из её блоков, а затем заняться постройкой нового на месте разрушенного. Поскольку детали для нового блока будут создаваться одновременно, есть возможность подогнать их друг к другу, чтобы вместе они составляли функциональное целое. Вопрос о возможности сохранения жизнедеятельности на период перестройки рассмотрим чуть позже.

В 2000 году у *Drosophila melanogaster* был получен новый класс мутаций. Это условные доминантные летали. Мутация проявляет себя как доминантная леталь в одном генотипе и не проявляет в другом (Chadov, 2000; Чадов и др., 2000;). Было предположено, что мутантному изменению подверглись регуляторные гены, управляющие онтогенезом (Чадов, 2002; Чадов и др., 2004а, б, в). Характерной чертой мутации является её способность переводить геном из стабильного состояния в нестабильное. Нестабильность выражается в: 1) потере или снижении летальности ранее летальных мутаций; 2) потере проявления известных доминантных мутаций в гетерозиготе с найденными мутациями; 3) хромосомной нестабильности в виде потери X-хромосомы в половых и соматических клетках; 4) образовании новых мутаций (с полной и неполной пенетрантностью, а также диморфных), иначе, вторичный мутагенез; 5) появлении единичных и массовых модификаций; 6) массовом образовании

морфозов (Чадов и др., 2004а, 2005, 2008). Отмечены высокие скорости перемещения мобильного элемента 412 (*mdg-2*) в нескольких мутантных линиях (Федорова, 2007б). Выше перечисленные явления позволили считать, что найденные мутации переводят геном из стабильного состояния в нестабильное. В течение нескольких лет наблюдения состояние нестабильности и деструкции генома сохранялось. Можно предположить, что по завершении деструкции, либо в её процессе, начнётся процесс восстановления («регенерации») генома. Поскольку регенерация должна идти во всех разрушенных генах одновременно, их изменения могут оказаться согласованными и увязанными друг с другом, что необходимо для построения регуляторного блока как работающей конструкции.

Мутации описанного класса не редки. При облучении гамма-лучами в 30 Гр частота мутаций в X-хромосоме с учетом их низкой пенетрантности составляет около 5 % (Chadov, 2000), что примерно соответствует частотам возникновения рецессивных леталей в X-хромосоме. Мутации получены не только в X-хромосоме, но и в аутосомах 2 и 3 дрозофилы (Чадов, Федорова, 2003; Чадов и др., 2004в). Полученная картина нестабильности весьма похожа на ту, что возникает у потомков межвидовых скрещиваний (Соколов, 1959) и у потомков дисгенных скрещиваний в пределах одного вида (Kidwell et al., 1977; Engels, 1979). Неоднократно высказывалось мнение, что состояние нестабильности, повышая частоту мутаций, может способствовать видообразованию (Gerasimova et al., 1984; Хесин, 1984; Евгенийев и др., 2001). В работах Беляева с сотрудниками состоянию дестабилизации генома придавалось особо важное значение для формообразования (Беляев, 1981; Беляев, Трут, 1989).

2. Сохранение жизнедеятельности в период перестройки системы. Важнейшее требование к механизму переустройства живой системы состоит в том, что бы процесс перестройки, связанный с деструкцией и потерей функции частей генома, не обернулся гибелью всей живой системы. Должен существовать способ совмещения жизнедеятельности и процесса перестройки.

Полученные мутации показывают, что в живом организме такой способ существует. Некоторые важные функции в организме генетически дублированы. Так, мутации являются доминантными летальными в одном генотипе, но в другом – утрачивают доминантную летальность. Мутации из доминантных леталей становятся либо рецессивными летальными, либо вообще перестают быть летальными (Чадов и др., 2000; Chadov, 2000; Чадов и др., 2004а; Федорова и др., 2004, 2005). Именно в этих состояниях и наблюдали феноменологию нестабильности. Можно предположить, что такая картина проявления мутантов обусловлена тем, что регуляторные пути, в которых мутантные гены являются участниками, дублированы. Существуют

другие гены, с помощью которых можно воспроизвести ту же регуляторную функцию. Раз так, то деструктивные, равно как и восстановительные процессы, могут совершаться в некоем регуляторном пути на протяжении нескольких поколений, привести к самым неожиданным результатам, но не к гибели организма. Это произойдет потому, что для осуществления конкретной функции существует не один, а несколько регуляторных путей. Исполнение функции может пойти у одной особи по нарушенному пути, а у другой - по не нарушенному. Первое закончится гибелью, второе пройдет нормально. Предположение подтверждается фактом снижения плодовитости у мутантов (Чадов и др., 2000; Чадов, 2002). Повидимому, в большинстве случаев выполнение функции у мутантного потомка стартует по пути, разрушенному мутацией. Это и ведет к гибели большей части мутантных потомков (=снижению плодовитости).

Сохранение полученных мутаций в ряду поколений с сохранением феномена нестабильности мутантной линии делает вполне правдоподобным предположение о том, что новация возникает как результат поиска нового генетического пути примерно так, как происходит регенерация поврежденной ткани. Поиск будет иметь место не в одном, а во многих поколениях - всё то время, пока сохраняется нестабильность. Это предположение кардинально отличается от современного взгляда на видообразование как на процесс суммирования мутаций, возникших в одном поколении и пропущенных через отбор. В соответствии с предлагаемой схемой, эволюционное новшество (новация) уже при первом появлении будет выглядеть достаточно сложным и явно многошаговым образованием – тем, что называют сальтацией.

Стоит отметить один любопытный способ снятия летального проявления мутаций. Летальность снимают хромосомные перестройки в геноме (Федорова и др., 2004, 2005). Феномен позволяет понять, почему видообразование столь часто сопровождается появлением хромосомных перестроек в гомозиготе (Федорова и др., 2004, 2005; Федорова, 2007а).

Мысль о значении дублирования функции в эволюции имеет давнюю историю. Она приняла форму предположения о необходимости акта дубликации генетического материала для начала эволюционной перестройки (Bridges, 1919; Серебровский, 1938; Рапопорт, 1940; Хесин, 1984, С.324). В развернутом виде идея представлена в книге Оно (1973). Полученные нами данные придают старой идее новый вид: процесс видообразования может начаться без предварительного специального акта дубликации генетического материала, дублирование функций заложено в самом геноме,

вступающем в процесс видообразования и эволюция может этим воспользоваться.

3. *Существо живого и предназначение эволюционного процесса.* История экспансии жизни на Земле является одновременно и историей образования новых видов. Неслучайно в некоторых определениях жизнь – это «процесс существования объектов биологической эволюции» (Шноль, 1991; Раутиан, 1993, 2006). Живая материя является открытой системой, через которую «протекает» энергия, превращаясь в конечном счете в тепловую и рассеиваясь (диссипируя) в мировом пространстве (Пригожин, Стенгерс, 1986; Чернавский, Чернавская, 2001).

Процесс «протекания энергии через живое» автор этой статьи представил в форме нескончаемой квазициклической химической реакции, начавшейся с момента появления жизни и продолжающейся по сей день (Чадов, 2007а, 2008). Её сосредоточием является квазициклическое взаимодействие между геном и информационным продуктом, образующимся на гене (РНК или регуляторный белок). Продукт, возникнув на одном гене, активирует другой ген, тот в свою очередь продуцирует продукт для третьего и так до бесконечности, образуя от первого живого организма до каждого из современных непрерывную цепь взаимодействий ген-продукт. В модели автора процесс называется «квазицикл ген-проген» (рис.1 и 2). Процесс является энергозахватным. Система, состоящая из квазициклов - аккумулятор энергии в особом состоянии. Своеобразие энергии в том, что она находится в «текущем» состоянии, в постоянных энергетических переходах, сопровождающих химические реакции (Чадов, 2007а, 2008). Негенетические химические взаимодействия в живом, находящиеся под управлением генетической системы, продолжают линию цикличности. Модель квазицикла «ген-проген» является приспособленным к генетике вариантом гиперцикла Ейгена (Ейген, 1973; Ейген, Шустер, 1982).

В согласии с моделью квазицикла считаем, что: 1) жизнь возникла с возникновением непрекращающейся квазициклической химической реакции (Чадов, 2007а, 2008); 2) существо жизни состоит в акцепции и удержании энергии в каскаде квазициклических реакций, протекающих в живом организме (Чадов, 2007а), а 3) эволюция – это прибавление числа квазициклов, происходящих в отдельно взятом живом организме (Чадов, 2008). Живой организм, в согласии с моделью – продукт материализации некоторого энергетического потока в земном веществе. Модель конкретизирует присутствие энергии в живом. Энергия в живом - это сумма отдельных порций энергии, заключенных в химическом цикле (квазицикле). Определив каждый цикл химически и оценив энергию каждого цикла, можно количественно говорить об энергетическом приращении,

произошедшем при образовании организма нового вида. Генетическая система сама работает по принципу квазицикла и представляет собой инструмент для хранения и реализации однажды найденного удачного с энергетической точки зрения варианта материализации энергии.

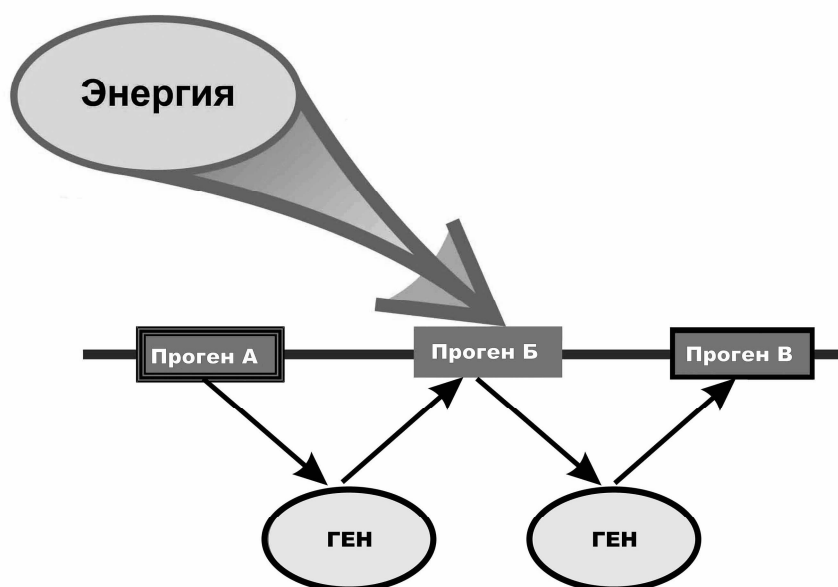


Рис. 1. Квазицикл «ген-проген» (принципиальная схема) (из Чадов, 2007а). Под действием постоянного потока энергии идет процесс последовательной активации прогенов с помощью генов. Ген, образовавшийся на предыдущем прогене, активирует последующий проген

Начиная с У. Палея, английского просветителя и предшественника Ч. Дарвина, и по настоящее время (Dawkins, 1986) популярна аналогия жизни в виде работающего часового механизма (Галимов, 2001. С. 18). Аналогия с часами вряд ли удачна – движение этого рукотворного механизма совершается для достижения цели (определение времени), не имеющей отношения к движению. С точки зрения модели квазицикла, смысл (или цель жизни) состоит в самом движении: нескончаемое движение - это резервуар энергии в особой форме. Более оправдана аналогия жизни в виде каскада вертушек, вращающихся в воздушном потоке (рис.3). Предназначение жизни аналогично превращению кинетической энергии струи воздуха во вращение вертушек. Для максимально полного превращения кинетической энергии струи воздуха число вертушек должно стать максимально большим, а энергозатраты на вращение каждой вертушки - максимально малыми. *Современная живая природа демонстрирует, какие формы и функции живого ей пришлось*

создать, двигаясь по пути «увеличения числа энергозахватных вертушек».

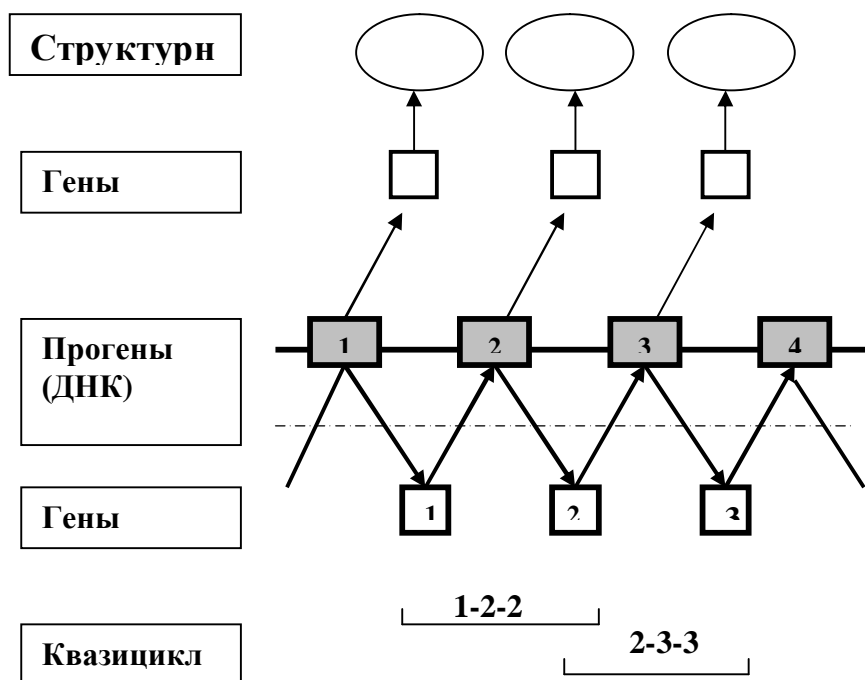


Рис. 2. Два пути реализации наследственной информации прогенома (из Чадов, 2007а). Короткий (проген – РНК ген - структурный белок) и длинный (регуляторный каскад - квазицикл). Квазицикл включает участие регуляторных белков (белковые гены). Квазицикл передает информацию по этапам от 1 до 7. В жирных рамках постоянные компоненты клетки: ДНК (прогены) и структурные белки. В тонких рамках коротко живущие компоненты: РНК гены и белковые гены (регуляторные белки).

В концепции эволюционного упорядочения Э.М. Галимова (2001) эти «формы и функции живого» называются упорядочением (= производством низкоэнтропийного продукта), сопряженным с процессом положительного производства энтропии. С точки зрения модели, всё живое, называй его «формами и функциями живого», «упорядочением предсуществующего хаоса» или «производством низкоэнтропийного продукта», не что иное как итог *материализации энергии в особом состоянии* - в виде квазициклических химических превращений.

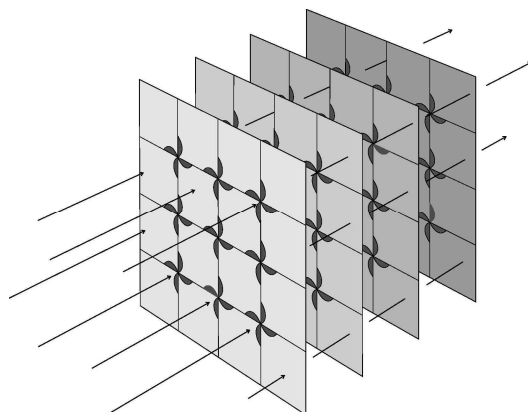


Рис.3. Превращение кинетической энергии воздушного потока в кинетическую энергию вращения (аналогия существа жизни). Циклические и квазициклические химические превращения в живом веществе уподоблены вертушкам, вращающимся в воздушном потоке. Эволюция живого идет в направлении максимально полного усвоения внешней энергии: количество вертушек стремится к максимуму, а энергия, достаточная для вращения каждой вертушки - к минимуму. Увеличение числа вертушек означает увеличение сложности и удельной энергоёмкости живой системы.

Определение жизни в виде энергетического процесса особого рода (акцепции и удержании энергии в каскаде квазициклических реакций) означает, что энергетический процесс провозглашается основной и главной функцией живого. Эта функция определяет и создает живое. В некотором роде она даже независима от структуры. В одном случае структура находится в состоянии циклических энергетических превращений, является *живой*, в другом – теряет это состояние, становится *мёртвой*. Существование структуры без функции не продолжительно, но оно имеет место. Прекращение энергообмена в живой системе – рядовое событие со специальным наименованием (*смерть*). Становление энергообмена в структурах, созданных из косного вещества имеет другое специальное название – *рождение*. Рождение и смерть – специфика живого.

Эрвин Бауэр (1935) предположил, что в процессе биологической эволюции удельная энергоёмкость живого вещества увеличивается. В качестве показателя энергоёмкости он предложил использовать константу Рубнера (Бауэр, 1935). Современные исследования уровня основного обмена у представителей разных таксонов согласуются с предположением, что эволюция идет по линии нарастания энергоёмкости живого (Зотин, Зотин, 1999). Таким образом, *основной смысл эволюции состоит в производстве организмов, являющихся более ёмкими резервуарами энергии, а в глобальном смысле в*

увеличении энергоёмкости всей биосферы. Повышение энергоёмкости - главная составляющая эволюционного процесса.

Энергетический подход составляет основу неравновесной термодинамики и синергетики, меняющих в настоящее время научную картину мира. С точки зрения энергетики впервые получает объяснение существование в живой и в неживой природе, правил и форм, с одной стороны, и исключений из правил, изменчивости форм, с другой. Первые отражают неизбежность и основополагающую важность энергетических переходов, вторые – безразличие к конкретному материальному выражению перехода одной и той же энергетической цены. Одним из способов выполнения энергетической задачи в процессе эволюции является видообразование - создание новых форм живых организмов на основе старых и в дополнение к старым.

4. Выбор и отбор. Генетическая программа живого организма, как предположено, базируется на циклической химической реакции (Чадов, 2008). Нарушение генетической программы означает нарушение порядка цикличности. В одном случае нарушение - в том, что циклические превращения в организме прекращаются, в другом – что превращения продолжают, но по другим траекториям. Оба случая подпадают под широко распространенное в биологии понятие «*биологическая изменчивость*».

По определению Ч.Дарвина видообразование начинается с изменчивости. Изменчивость, закрепленная наследственностью, становится объектом отбора. Во времена Дарвина изменчивостью называли результат (следствие) процесса с тем же названием (Филипченко, 1929. С.10). Изменчивость представляла собой биоразнообразие в пределах вида. Механизм самого процесса ещё предстояло открыть.

Механизм наследственности стал известен благодаря генетике, а механизм образования изменчивости долгое время оставался не ясным. Неясность с механизмом изменчивости осталась и после того, как стала ясна роль мутаций, модификаций и комбинаций в изменчивости (Филипченко, 1929). Ещё предстоит понять и причину изменения генетического кода, и механизм трансформации изменения кода в мутантный признак. Однако под влиянием идеи отбора процесс изменчивости стал восприниматься как форма *отбора в онтогенезе*. Первоначальный смысл понятия «отбор» при этом искажался. Отбор по Дарвину – процесс внешний по отношению к *состоявшейся системе*. Отбор предполагает существование, как минимум, двух состоявшихся систем. Когда возникает вопрос о *становлении изменчивости* речь идет отнюдь не о состоявшейся, а только ещё образующейся, *выбирающей свой путь* системе.

Отбор происходит среди живых объектов и процессов, завершивших своё становление. Только завершённые объекты и процессы могут быть сравнены и оценены, и именно эти акты составляют существо процесса отбора. Так, преимущество красного цвета глаз у дрозофилы перед белым может быть установлено не иначе как при наличии двух мутантных форм, обладающих сформированными глазами со сформированной цветностью. *В процессе отбора организм, объект или процесс является пассивным участником процесса, «объектом отбора».* Пассивным в том смысле, что он не определяет направление отбора и в ходе отбора не располагает возможностью изменить себя в зависимости от того, как складывается отбор. Современная генетика считает, что живой организм – результат реализации генетической программы. В этом случае отбор среди живых организмов – это отбор *сформировавшихся* генетических программ.

Выбор имеет место *в процессе становления* объекта или функции. Сам, являясь процессом, выбор проходит три этапа: начало, развитие и конец (Рис.4). Первый этап, определяющий дальнейшее развитие процесса, назвали «детерминацией выбора», второй «ходом выбора» и третий «исходом выбора». По факту обнаружения нескольких исходов, т.е. *a posteriori*, мы заключаем и о имевшей место «развилке» (бифуркации) в течении процесса, и о числе возможных вариантов в развилке. Акт выбора находится исключительно в компетенции живой системы, хотя в момент выбора система «не знает», каковы будут его последствия. От структуры самой системы зависит и набор возможных вариантов, и конкретный выбор. Слово «выбор» является ключевым термином в теории динамических систем и теории информации (Чернавский, Чернавская, 2001); через «выбор» определяется «информация» (Кастлер, 1967). Не редко для большей определенности употребляют усеченный вариант приведенного выше определения, понимая под выбором только результат процесса (Чернавский, Чернавская, 2001. С. 300). Как будет видно из дальнейшего изложения, такое упрощение может обернуться ошибкой.

У живого организма выбор имеет место в процессе образования и изменения генетической программы. Генетическая мутация – пример выбора: образование мутантной (измененной) последовательности в этом случае предпочитается образованию нормальной последовательности. Выбор может оказаться *правильным*. В этом случае мутация не становится препятствием для продолжения циркуляции энергии и онтогенез благополучно завершается. Возникает мутантный организм. Выбор может оказаться и *не правильным*. Мутация оказывается летальной. Программа циркуляции

энергии нарушается и живое в качестве живого перестает существовать. Важно подчеркнуть, что право делать выборы правильные и неправильные автономное право самой изменяющейся системы. *Правильность* выбора оценивается в пределах самой системы и означает только, что сделанный выбор оказался не во вред системе в целом: она продолжает оставаться живой.

Понятие *выбора пути* или *выбора* (для краткости), изложенное выше, соответствует положению понятия «*изменчивость*» в триаде Ч. Дарвина: изменчивость – наследственность – отбор. Если изменчивость в интерпретации Ч. Дарвина - это результат процесса изменчивости, то *выбор* – это процесс (= механизм) изменчивости. По последствиям выбор шире дарвиновской изменчивости, поскольку дарвиновская изменчивость ограничена жизнеспособными («разрешенными») мутациями, а путем выбора идет образование не только жизнеспособных («разрешенных»), но и летальных мутаций, а также возможных не летальных сочетаний из летальных самих по себе мутаций (*сальтаций*). Понятие выбора предполагает и «отсутствие всякого выбора» - самой частой ситуации, когда онтогенез катится по накатанной дорожке, обустроенной генетической программой (канализированное развитие).

За время существования жизни было сделано бесчисленное количество выборов правильных, и не правильных, но жизнь принципиально оставалась одной и той же – формой сохранения энергии в циркулирующем состоянии. Важно уяснить, что способность к выбору, к каким бы последствиям он не привел (вплоть до летального)- свойство самой живой системы. Энергия, поступающая из вне, инициирует и движение по стандартному пути (акты стандартных выборов), и акты новых выборов. Сколько их окажется и каковы будут их последствия - зависит от структуры организма конкретного вида. На этапе выбора реализуется и само предназначение живого, и его способность давать варианты. Не удивительно поэтому, что гармония частей в целом организме и гармония живого организма с окружающей средой закладывается уже на этапе выбора. На этапе выбора активным началом является сам живой организм, поэтому согласование живого с его окружением с полным правом следует приписать живому организму, а не окружению.

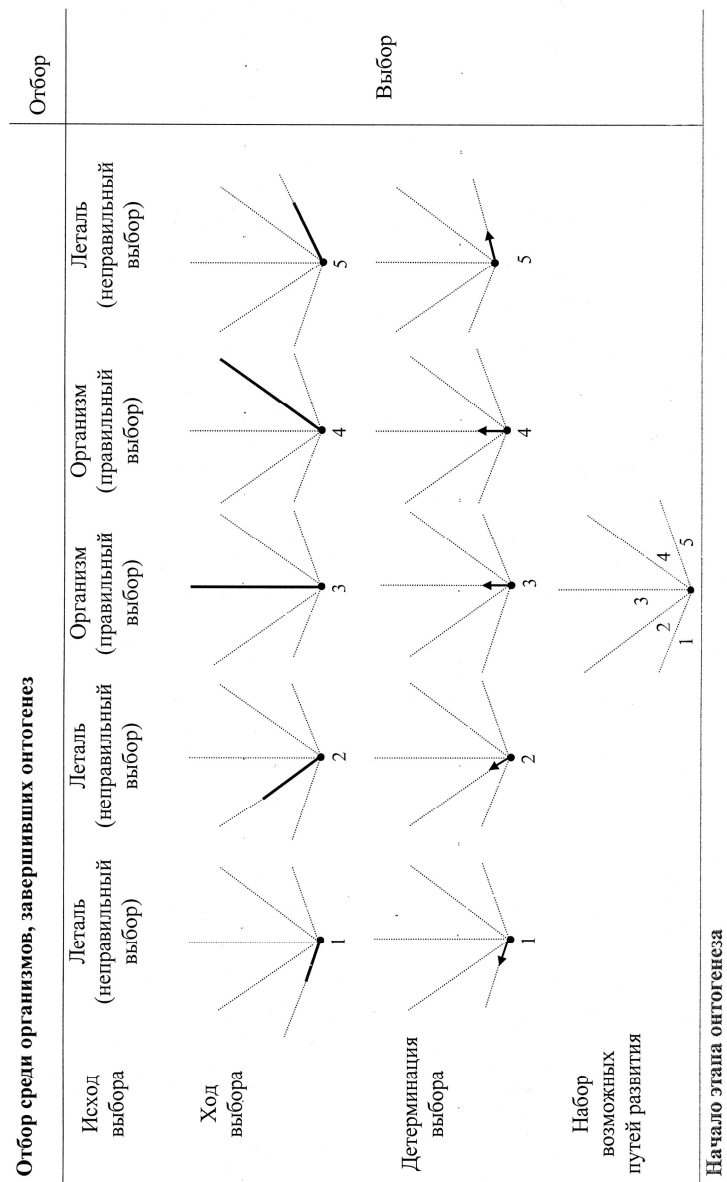


Рис. 4. Выбор в процессе перестройки онтогенеза и отбор среди организмов, благополучно завершивших онтогенез. На условном этапе изменяющегося онтогенеза (первый ряд снизу) возникает набор из 5 возможных путей продолжения онтогенеза (второй ряд снизу, пунктир). Процесс выбора состоит из трех этапов: 1) детерминации выбора (третий ряд снизу, короткая сплошная стрелка); 2) хода выбора (четвертый ряд снизу, сплошная линия) и 3) исхода выбора (пятый ряд снизу, сплошная линия). Правильный выбор изображен линией, доходящей до конца штриховой линии, а не правильные выборы - линиями, не доходящими до конца штриховки. Последние означают прекращение онтогенеза до его завершения. Отбором является процесс, происходящий среди организмов, благополучно завершивших онтогенез (последняя верхняя строка таблицы), т.е. образовавшихся в результате правильного выбора.

После актов выбора, закончившихся образованием жизнеспособного организма, вступает в свои права *отбор*. Он происходит в случае, если имеют место два или более правильных выбора. То, что в биологии называется изменчивостью, не что иное как множество правильных выборов. *Объектами отбора являются благополучно окончившие индивидуальное развитие организмы*. В процессе отбора они оцениваются по способности сохранить себя в потомстве. Отбор по Дарвину называют ещё дифференциальной плодовитостью. Один генотип воспроизводит себя в большем числе копий, другой – в меньшем. Говорят: «отбор идет в пользу первого генотипа, аллеля и т.п.» В процессе отбора идет сравнение состоявшихся (завершивших онтогенез и вступивших в размножение) организмов.

Отбор происходит только в определенном диапазоне различий между организмами. Отбора не будет, если различий нет или они очень малы, чтобы влиять на приспособленность. В последнем случае они просто останутся незамеченными (Шмальгаузен, 1968, С. 153). Отбора между двумя формами не будет и в том случае, если различия между ними слишком велики. В этом случае организмы - не конкуренты друг другу. К примеру, говорить об отборе между представителями разных таксонов не приходится.

Путем выбора идёт развитие любой системы, а не только живой (Пригожин, Стенгерс, 1986; Чернавский и Чернавская, 2001). Так наращивается ценная информация, усложняющая систему. По определению Чернавских: «Информация есть запомненный выбор одного варианта из нескольких возможных и равноправных» (Чернавский и Чернавская, 2001. С.299). В отечественной биологической литературе термин «*выбор*» в приложении к эволюционирующей биологической системе прозвучал у М.В.Волькенштейна и Д.С. Чернавского в предисловии к книге Эйгена и Шустера (1982). Авторы пишут: “Здесь следует говорить не об отборе, а о выборе одного из возможных вариантов; при этом достигается не абсолютный оптимум, а один из приемлемых. Результат процесса заранее не предопределен, он зависит от случайного выбора”. Смысл понятия «выбор» близок «*генетическому поиску*» Ю.В.Чайковского (1976). В значении «выбор» Г.А. Заварзин употребляет менее подходящее для этого слово «*подбор*» (Заварзин, 2007а. С.339). Важно, что в процессе образования новой формы (вида) выше названные авторы выделяют самостоятельный процесс, отличный от дарвиновского отбора и ему (отбору) предшествующий. С полным правом этот самостоятельный процесс можно называть механизмом изменчивости или «изменчивостью», поставленной Ч. Дарвиным во главе триады «изменчивость-наследственность-отбор».

Можно указать несколько кардинальных отличий отбора от выбора: 1) процесс отбора происходит между реально существующими

живыми организмами, а в процессе выбора обозначается перспективный (правильный) выбор развития организма среди неперспективных (неправильных) выборов; перспективным или правильным называется тот, после которого развитие продолжается; 2) каждый из вариантов, между которыми происходит процесс отбора, имеет возможность занять соответствующую нишу в отсутствии других вариантов, а в процессе выбора при отсутствии правильного варианта живого просто не существует; 3) выбор по отношению к живому организму - внутренний процесс, а отбор – внешний; 4) в процессе выбора решающее значение имеет существующая структура самого живого организма (внутренняя среда), а в процессе отбора - внешняя среда; 5) в процессе отбора всегда можно указать признак, в пользу которого или против которого идет отбор; в процессе выбора результат не предсказуем; процесс выбора – это случайный процесс, своеобразное средство, которым с помощью проб и ошибок сохраняется и развивается единожды возникший квазициклический процесс жизни; б) отбор - обратимый процесс, выбор необратим.

Употребление специального термина «выбор» для обозначения механизма изменчивости весьма желательно. Практика использования термина «отбор» для обозначения производства и отбраковки самим организмом вариантов развития не верна по сути. Кроме того, хотя бы того авторы или нет, она приводит к тому, что активная роль самого организма в процессе эволюции игнорируется. Этот порок наметился в теории естественного отбора Ч. Дарвина и развился в синтетической теории эволюции.

В случае производства большого количества вариантов именно в отбраковке с наибольшей силой проявляется специфика системы. Отбраковка в виде гибели тех или иных вариантов на стадии онтогенеза «дело рук самой системы», а не внешней среды, примерно так же, как смерть состарившегося организма – результат внутренних, а не внешних средовых факторов. Гибель в процессе выбора характеризует сам организм, гибель в процессе отбора – внешние условия, в которых он оказался. С введением понятия «выбор» в представлении об эволюции узакониваются элементы саморазвития, известные под названием ортогенеза и номогенеза (Берг, 1922; Коваленко, 2003; Попов, 2005; Савостьянов, 2007; Михеев, 2008). Положительно то, что в этом случае они теряют статус альтернативы отбору, а становятся дополнением к нему.

Выбор и отбор – два фундаментальных процесса, происходящих с живым. Они не сводятся один к другому, но, вместе с тем, имеют общие черты, поскольку и тот, и другой определяют два исхода живой системы – продолжение или прекращение жизни. Детальный анализ взаимоотношений между ними ещё предстоит

сделать. Здесь отметим только, что значимость выбора и отбора для эволюции зависит от сложности живого организма. Для организма с примитивным онтогенезом все или подавляющее большинство событий выбора заканчиваются образованием живого организма и они являются объектами отбора. В этом случае биоразнообразие нарастает без видообразования. Это, по-видимому - случай с микроорганизмами, которые «выпадают» из классической эволюционной схемы (Заварзин, 2006, 2007а, б). *Микроорганизмы – яркий пример того, как наличие отбора наследуемых признаков ещё не означает наличие видообразования.*

По мере усложнения онтогенеза всё больше актов выбора становятся недоступными для их пошаговой оценки отбором. Значение выбора нарастает. Отдельные удачные последовательности актов выбора приводят к появлению организмов значительно удаленных от родительских форм (форма с признаками вида). Отбору остается «отшлифовать» появившуюся форму с признаками вида. Это не снижает, однако, значения отбора в определении судьбы этой формы как вида. Роль выбора и отбора станет более понятной при рассмотрении конкретных сценариев изменения онтогенеза.

5. Схема онтогенеза и два сценария изменения онтогенеза. Изменяемым объектом при видообразовании является геном, а способ его изменения - мутагенез. В результате видообразования один ход онтогенеза меняется на другой. Рассмотрим, как мутагенез может изменить ход онтогенеза. На рисунке 5 представлена схема онтогенеза, предложенная автором данной статьи в одной из предшествующих работ (Чадов и др., 2004а). Схема основана на факте существования генов двух категорий: структурных и регуляторных, а также особом проявлении мутаций последних (Чадов, 2006, 2007б). Схема не противоречит современному представлению об онтогенезе, построенному на данных о генетическом контроле отдельных его этапов (Davidson et al., 2002).

На рис.5 регуляторные гены разной иерархии составляют протяженные регуляторные пути, заканчивающиеся структурными генами. Сам онтогенез - стадийный процесс. Справа показано, как сигнальные регуляторные гены, отработавшие на предшествующих стадиях, перестают быть активными, оставляя в активном состоянии структурные гены.

Возможны два сценария мутагенеза. Первый - мутирование отдельного гена в пределах выделенного отрезка цепи при сохранении в исходном нормальном состоянии остальных генов цепи. Второй - мутирование регуляторного гена, приводящее к дестабилизации генома, разрушению участка цепи и построению на его месте нового участка («регенерация» участка).

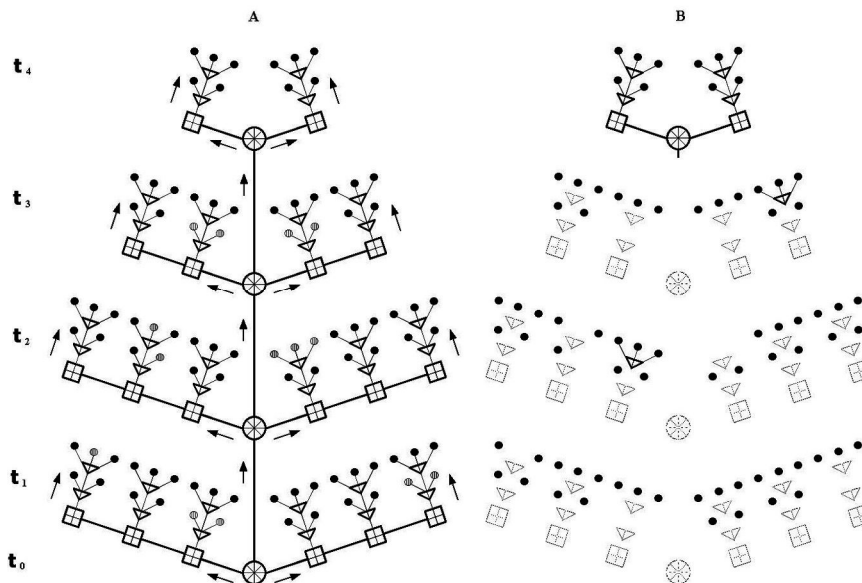


Рис. 5. Генетическая модель онтогенеза (из Чадов и др., 2004а). А – гены и сигнальные пути. Геном особи состоит из структурных генов (темные кружки) и регуляторных генов (онтогенов) разных рангов (светлые кружки, квадраты и треугольники). Онтоген представлен набором цис-аллелей (разделение значков на сектора). t_{0-4} – стадии онтогенеза. Активация генома идет по регламентированной системе сигнальных путей (линии между генами, стрелки). Сигнальные пути завершаются включением структурных генов. Онтогенез представляет собой процесс последовательного включения онтогенов разного ранга по принципу эстафеты. При переходе от предыдущей стадии онтогенеза к последующей отключаются онтогены, работавшие на предыдущей стадии, а также структурные гены, обеспечивавшие появление презумптивных структур (заштрихованные кружки). Б – онтогенез на одной из последних стадий (t_4). Пунктиром показаны отключенные гены и недействующие сигнальные пути. Остается включенной большая часть структурных генов и некоторые онтогены, близкие к ним по времени включения (регуляторные гены стволовых клеток)

6. Сценарий 1: мутация в отдельном гене без последствий для всего генома. Предположим, что перестройка участка пошла по пути типичного мутагенеза – случайного образования мутации в отдельном гене. Для генов, функционально объединенных в единый регуляторный путь, этот сценарий мутагенеза не ведет к видообразованию. Те мутации, которые произойдут в регуляторных генах высокой иерархии и могут кардинально изменить ход онтогенеза, будут элиминированы как доминантные летали. Это

произойдет потому, что мутантный продукт гена отключит в регуляторной цепи весь набор генов «ниже по течению». Мутации генов на периферии цепи скорее всего не будут летальными, но они и не приведут к радикальному изменению хода онтогенеза из-за своего периферического расположения в цепи. Это - мутации структурных генов. Серии мутаций структурного гена представляют собой серии правильных выборов на самых периферических отрезках регуляторного пути. Они жизнеспособны. Ими насыщены природные популяции. Они известны со времен Менделя. Среди них идет естественный отбор, но признаков видообразования при этом не наблюдается (Алтухов, 2003). *Изменчивость, вызванная одношаговым выбором, к видообразованию не ведет.* Она не обеспечивает ни существенного изменения онтогенеза, ни необратимости изменения.

7. Сценарий 2: множественный мутагенез, построение новой регуляторной цепи. Участок регуляторной цепи подвергается деструкции в результате дестабилизации генома и начинается его застройка *de novo*. Этот сценарий подходит для видообразования. В процессе «регенерации» может возникнуть набор генов, который: 1) образует функциональную цепь и 2) завершающуюся структурными генами. Новые регуляторные цепочки могут возникнуть в результате мутантных изменений в нескольких генах или благодаря новым комбинациям существующих генов. В этих уникальных случаях за счет изменения генов высоких иерархий возможно появление нового регуляторного варианта в полноценном онтогенезе. К тому же, при регенерации может произойти увеличение числа регуляторных генов в цепи (= приращение нового квазицикла), а значит, увеличится энергоёмкость нового организма.

Гипотетический процесс регенерации частично разрушенного генома представлен на рис. 6. Слева изображен фрагмент регуляторного пути исходного родительского генома. Предполагается, что это он будет разрушен в результате дестабилизации генома, и на его месте начнётся строительство новой регуляторной цепи – сценарий 2 (правая часть схемы). У исходного генома (левая часть схемы) процесс выбора идет только на заключительном этапе. Это три правильных выбора, заканчивающихся образованием трёх вариантов жизнеспособных организмов. Варианты представляют собой мутации структурного гена на периферии регуляторной цепи. Между ними идет процесс отбора. Вся остальная часть регуляторной цепи изменяется по сценарию 1, но не приводит к образованию нового варианта регуляции (см. раздел 6).

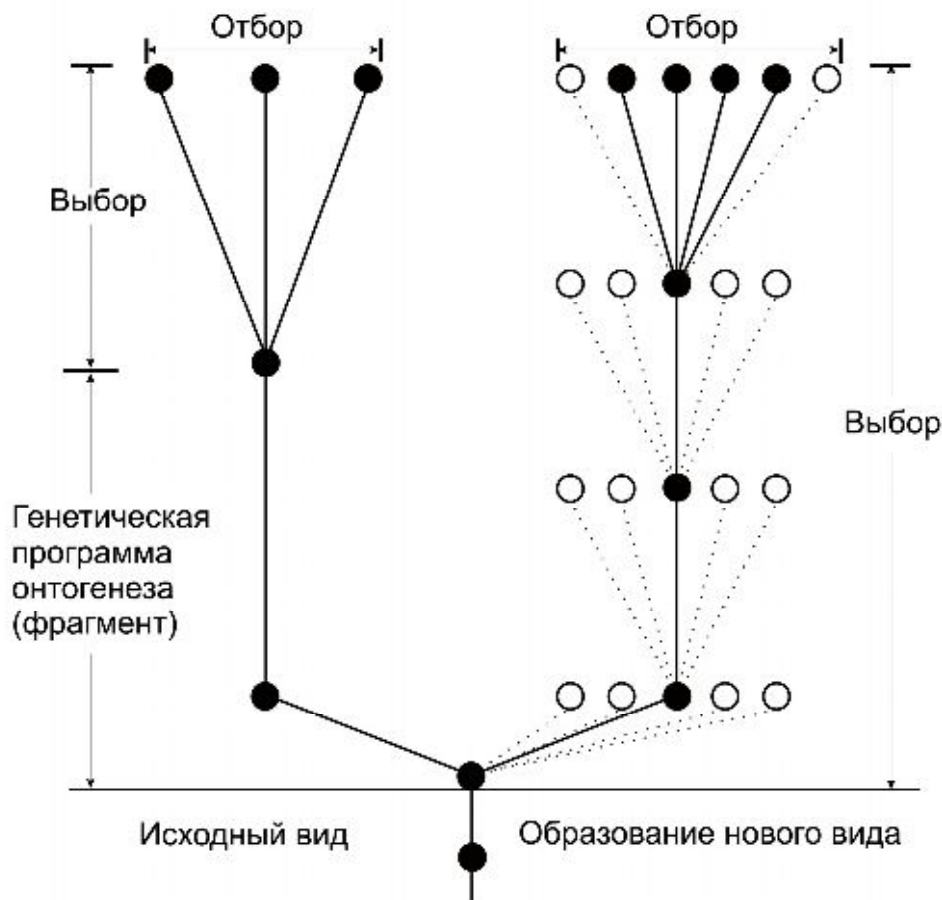


Рис. 6. Выбор и отбор в норме и при видообразовании. Слева участок регуляторной цепи онтогенеза вне процесса видообразования, справа процесс регенерации этого участка после разрушения в результате дестабилизации генома. Цепи состоят из регуляторных генов и структурных генов на концах цепей (кружки). Процесс регуляции идет по цепи генов снизу вверх. Линиями обозначены пути действия генов. Сплошными линиями обозначены правильные выборы, в результате которых процесс онтогенеза заканчивается образованием жизнеспособной особи. В норме (вне процесса видообразования) процесс выбора имеет место только на конечном участке цепи (образование вариантов по структурному гену). В процессе видообразования выбор идет на всех этапах. Неправильные выборы изображены пунктирными линиями и не закрашенными кружками. Процесс отбора идет между вариантами структурного гена на конце регуляторной цепи. Процесс видообразования отличается многоэтапным выбором и увеличением числа регуляторных генов в цепи

Процесс образования новой регуляторной цепи (сценарий 2) состоит из 4 этапов выбора, на один этап больше, чем у исходного

вида. В новой цепи одним регуляторным геном больше (увеличение числа квазициклов). На каждом этапе по 5 вариантов, из которых только один правильный (темный кружок). Только он позволяет процессу выбора перейти к следующему этапу. На заключительном этапе на моменте выхода на фенотип есть 4 правильных выбора из 6 возможных. Между ними идет отбор. В отличие от нормы (рис.6 слева) при видообразовании выбор идет на четырех этапах. Вероятность образования жизнеспособного потомка на каждом из первых трех этапов видообразования условно равна 0.2 (1/5), а на последнем 0.8 (4/6). В итоге она составляет 0.0064 (0.2 x 0.2 x 0.2 x 0.8). Жизнеспособный потомок возникнет только в случае совпадения всех 4 правильных выборов. Только в этом случае возникнет функционально полноценная регуляторная цепь. По схеме нормального онтогенеза вероятность образования жизнеспособного потомка равна 1.0.

Из представленной схемы видно, что отбор и выбор имеет место и в норме, и при видообразовании, но в последнем случае процесс выбора происходит на всех этапах формирования регуляторной цепи. Вероятность образования жизнеспособного варианта даже при формальном подсчете очень мала. Тем не менее, *многошаговый выбор может обеспечить и значительное отклонение онтогенеза от исходного родительского, и необратимость состоявшегося выбора. Такой выбор может привести к видообразованию.*

По обоим сценариям мутированию подвержены все гены без исключения. Однако изменённые варианты генов высоких иерархических уровней, как правило, не дают онтогенезу дойти до конца (сценарий 1). Относительно открытыми для изменений являются самые периферические участки цепей. Они известны как менделевские мутации структурных генов. Относительная свобода к изменениям из-за положения в цепи сочетается с невысоким рангом этих генов в процессе развития по той же причине. Реально (в форме живого организма) вариантов по регуляторам высокого ранга не образуется. Раз нет живых вариантов – нет отбора. Единственным способом, с помощью которого сложному биологическому объекту можно добиться эволюционно значимой изменчивости, так это построить заново целую регуляторную цепь или большой её отрезок, совершив серию удачных (правильных) выборов (сценарий 2). Залогом успеха является энергия, являющаяся двигателем любого процесса и сам живой организм, способный к образованию и более энергоёмких структуры и более энергоёмких химических превращений.

Проведенное рассмотрение процессов выбора и отбора позволяет прийти к нескольким выводам. Во-первых, оба процесса имеют место при образовании нового вида. Во-вторых, восстановление регуляторных участков самого высокого ранга идёт по

типу выбора. Отбором этот процесс не регулируется. Выбор происходит в соответствии с теми возможностями, которые существуют в исходной системе. Иными словами, процесс идёт ортогенетически как реализация потенциалов, заложенных в самом организме (Попов, 2005). В-третьих, в восстановлении регуляторных периферических участков отбор играет важную роль. Роль отбора как регулятора биоразнообразия в природе несомненна, однако *без процесса выбора не подконтрольного отбору* процесс видообразования мало вероятен.

Выбор является собой механизм широко распространённого в живом мире явления изменчивости. Изменчивость, как сказано выше, возникает в результате существования не одного, а нескольких *правильных* (не препятствующих завершению онтогенеза) выборов. В подавляющей своей массе правильные выборы - результат изменения периферии регуляторных цепей, а изменчивость – выражение этих изменений. Поскольку правильные выборы – лишь часть всех возможных выборов, изменчивость живого, представляющая естествоиспытателю, не является ни всеобъемлющей, ни бесконечной, как мыслилось Дарвину (Коваленко, 2003, Попов, 2005).

Не эти правильные выборы и не эта изменчивость определяют направление развития. Решающее значение для видообразования имеет изменчивость высоких регуляторных звеньев, не имеющая пошагового выражения, но способная к образованию новых регуляторных ансамблей. Логику создания таких ансамблей следует искать не в последовательностях ДНК матрицы как таковых, а в регуляторных продуктах, возникающих на её основе, и их взаимодействиях.

Специально выделяя область функционирования живого под названием «выбор», мы переориентируем исследование мутагенеза в процессе эволюции с изучения мутаций, проявляющихся в F1 и F2, и их отбора на популяционном уровне на изучение образования скрытых мутаций и их онтогенетической судьбы в чреде поколений. Это - новое направление в исследовании мутагенеза.

В дарвиновской теории естественного отбора изменчивость и отбор – два начала, обеспечивающих эволюцию путем взаимодействия между собой, т.е. путем саморазвития. В трактовке саморазвития вопрос об энергетическом обеспечении эволюции не возникает. В нашей трактовке отбор и выбор - события, вытекающие из специфичного для живого *энергозависимой* квазициклической химической реакции и, следовательно, энергетическая сторона отбора и выбора выходит на первый план. Прорисовывается новое направление в изучении мутагенеза – исследование «энергетического облика» возникающих мутаций (Галимов, 2001).

Процесс генерации изменчивости, в котором решающую роль играет выбор, происходит скрыто в зародышевой линии клеток. Изучение этих процессов ещё впереди. Молекулярные исследования в принципе могут проследить за чередой изменений в наследственном материале, которые, как предполагается, приводят к образованию новых видообразующих признаков. Уже сейчас можно предположить одно жесткое ограничение на спектр мутаций. Находясь в единичной дозе мутация не должна нарушать базовые процессы в живой клетке, митоз, мейоз, процесс сингамии, а также все стадии развития зиготы до момента выделения клеток зачаткового пути, иначе говоря, всё то, что обеспечивает непрерывность живого.

С исторической точки зрения понятия отбор и выбор описывают всё тот же круг событий, происходящих с живым, который Ч. Дарвин обозначил как изменчивость и отбор. Однако в первом случае события рассматриваются более детально, а граница между отбором и выбором проходит в другом месте, нежели её проводят между изменчивостью и отбором.

Ч. Дарвин изменчивостью называл конечный результат процесса изменчивости. На рисунках 4 и 6 он примерно соответствует финальной стадии «результат выбора». Во времена Ч. Дарвина оснований для более детального рассмотрения процесса изменчивости не было. Соответственно, дарвиновский отбор оперировал живыми формами, окончившими онтогенез.

С развитием генетики стали известны мутации, погибающие на разных стадиях онтогенеза (Nadorn, 1961). На рисунках 4 и 6 они соответствуют вариантам неправильного выбора. Гибель в результате неправильного выбора стали расценивать как *отбор на стадии онтогенеза*. Иначе говоря, конечные стадии выбора: «результат выбора» и «развитие после детерминации выбора» (рис. 4) относили к процессу отбора. Область действия дарвиновского отбора при этом расширялась, а его значимость для эволюции увеличивалась. Этот расширенный вариант толкования дарвиновского отбора присутствует в синтетической теории эволюции (Шмальгаузен, 1968; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). Объем понятия «процесс изменчивости» в таком случае сужен до стадии «детерминация выбора» (рис. 4), являющейся только одной из трех стадий выбора.

Представление о циклической сущности живой системы позволяет снять неопределенность в определении границы между выбором и отбором, а значит, и между изменчивостью и отбором. Завершенным *биологическим* циклом является живой организм, закончивший онтогенез. Циклы более низкого уровня являются не биологическими, а химическими (= биохимическими). В таком случае понятие биологического отбора как процесса, оперирующего

состоявшимися биологическими сущностями, может быть отнесено только к живым организмам, окончившим онтогенез, и не может быть отнесено к организмам на стадии развития. Нарушения цикличности до завершения онтогенеза - всего лишь этапы пути к новому биологическому циклу, т.е. этапы выбора. Граница между выбором и отбором в случае образования новой формы проходит по завершении всех трёх стадий выбора.

8. Адаптация. Энергетическое предназначение живого реализуется в виде экспансии живого в мировом пространстве. Экспансия осуществляется особым путем. Энергия живого тратится на видоизменение самого живого сообразно с объектами пространства (адаптация), но не на уничтожение этих объектов с целью занять их место. Не являясь ни существом живого, ни его целью, *адаптация выступает в качестве способа (формы) реализации предназначения живого.*

Видообразование, являясь одним из проявлений адаптации наравне с другими формами такими как, физиологическая адаптация, адаптация в виде образования ценозов и биосферы в целом, не может быть понято в отрыве от понимания предназначения самой адаптации. Действительно, организм гармонизируется с окружающей средой, адаптируется к ней, но это делается для того, чтобы доступными средствами оптимизировать захват и удержание энергии в циркулирующем состоянии. Понятие окружающей среды достаточно условно и соотносится с возможностями организма, равно как понятие «приспособление к окружающей среде». «Приспособлением» может быть как наращивание ещё одной теплозащитной оболочки для благополучной зимовки, так и образование крыльев, чтобы покинуть замерзающее болото навсегда.

Под понятием адаптации, которое использует современная биология при анализе видообразования, кроются, по меньшей мере, три задачи: 1) усовершенствование энергетики при образовании нового вида; 2) обеспечение преемственности между новой формой и исходной родительской и 3) обеспечение совместимости новой формы с условиями окружающей внешней среды. Последняя задача – традиционная проблема «естественного отбора», и поэтому специально её рассматривать не будем. Задачи 1 и 2 рассмотрим подробнее.

Процесс адаптации или, гармонизации нового вида с окружающей средой, начинается с усовершенствования его энергетики. Факт экспансии живого на Земле, образование новых более сложных форм живого говорит о том, что идет перетекание внешней энергии в энергию живого вещества. Получается, что акцепция энергии живым веществом является актом гармонизации живого с внешней средой, актом адаптации. Хорошо известен факт

высокого уровня биоразнообразия в низких широтах и низкого уровня – в высоких широтах. Палеонтологические данные С.В. Мейена позволяют рассматривать этот феномен как исторический (Назаров, 2007). Справедливо считать поэтому, что эволюция живого на протяжении биологической истории является актом адаптации живого к энергетической составляющей внешней среды.

Процесс адаптации продолжается при выборе пути. Выбор пути, по определению, процесс, предполагающий адаптацию. Полагается, что из серии возможностей будет выстроена такая последовательность генетических шагов, которая приведет к построению биологической структуры или процесса, *работающего* в живом организме конкретного вида. Залог успеха - в том, что реконструируется небольшая часть, но не вся система онтогенеза. Это относится и к самой генетической системе и организму в целом. Современная генетика располагает данными о существовании множества генов-ортологов, сохраняющих свою неизменность у организмов, находящихся на разных ступенях эволюционной лестницы. Это означает, что и генетическая система, и организм как её производный развиваются *путем надстраивания или перестраивания небольших частей в гармонии с остающейся без изменения основой.*

В процессе выбора правильного пути возникает много случаев неправильного выбора, приводящих к остановке онтогенеза и гибели развивающегося организма. Возникает искушение процесс выбора назвать *отбором в пользу живого*, что часто делалась и делается до настоящего времени. Можно с полной определенностью заявить, никакого *отбора в пользу живого* со стороны косной материи нет и быть не может. Делом сохранения и изменения себя с момента возникновения занималось само живое. Употребление понятия "отбор" просто необходимо ограничить сферой живого, называя отбором соревнование между закончившими своё развитие живыми организмами за оставление потомства, как изначально и предлагалось Ч. Дарвиным. Сделав так, мы уберем себя от последствий расширительного толкования отбора, в частности, отождествления эволюционного процесса с отбором среди взрослых особей.

Предложение использовать термин «выбор» для обозначения механизма изменчивости не означает отрицания существования отбора на стадии онтогенеза. Отбор может происходить в онтогенезе, как и на всех прочих стадиях существования живого организма. Однако, говоря об отборе в онтогенезе, мы обязаны, придерживаясь единого толкования понятия «отбор», подразумевать под отбором в онтогенезе сравнение эффективности *генетически сформированных систем*, в том числе и на стадии онтогенеза, но ни в коем случае не сам процесс формирования и переустройства генетической системы в

онтогенезе. Дарвиновским отбором не следует подменять дарвиновскую же изменчивость.

Адаптация в онтогенезе проявляется уже в том, что новая морфологическая структура (или процесс) не мешает онтогенезу дойти до конца. Возьмем для примера морфозы - нарушения индивидуального развития (рис.7). Несмотря на свой экстремальный облик и явно нарушенный онтогенез, многие морфозы не мешают особям достигнуть взрослой стадии и даже оставить потомство. Сосуществование уродства и нормы в пределах одного организма – не что иное как адаптация одного к другому, хотя для существования организма (в данном случае мухи) в привычной среде уродство не адаптивно.

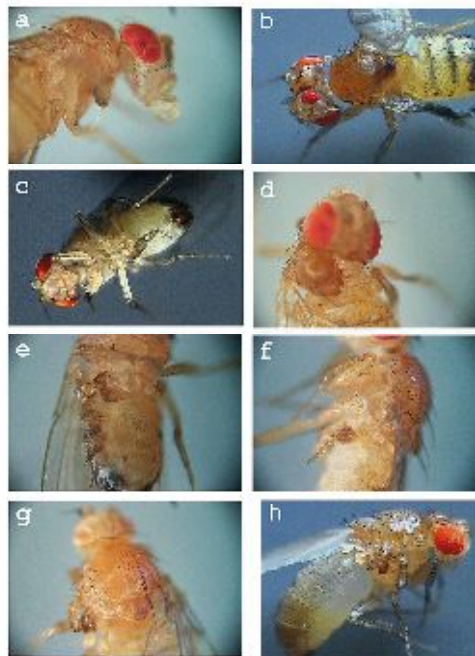


Рис. 7. Эндогенные морфозы у *Drosophila melanogaster* (из Чадов, Федорова, 2003): (a) мешкообразное выпячивание по средней линии груди; (b) две головы; (c) дополнительная третья метаторакальная нога; (d) отсутствие правой половины груди; (e) частичное отсутствие правой метаторакальной ноги; (f) отсутствие бедра и голени левой метаторакальной ноги; (g) отсутствие левого крыла и щетинок на левой стороне груди; (h) четыре придатка на месте правого крыла.

Морфологи-теоретики в соответствии с правилами физики и химии могут предсказать варианты тех или иных морфологических структур, которые могут возникнуть, не нарушив жизнеспособности всего организма. Некоторые из вариантов оказываются задействованными у представителей тех или иных таксонов (Гудо, Гутман, 2003; Савостьянов, 2007). Иными словами, адаптация,

происхождение которой традиционно приписывается отбору, возникает ещё на стадии выбора пути в онтогенезе, когда объекта отбора в дарвиновском смысле просто ещё нет.

Как конкретно проходит процесс выбора пути, как возможные морфологические варианты оказываются генетически детерминированными - вопросы дальнейших исследований. С теоретической точки зрения представляет интерес "bi-state" модель В.Н. Компаниченко (Kompanichenko, 2004; Компаниченко, 2008), предназначенная для объяснения возникновения живого из неживого. Она применима и для описания образования нового регуляторного пути в процессе регенерации. Согласно модели, в точке бифуркации оказываются правильный и неправильный выборы. Правильный означает продвижение процесса на следующие ступени, неправильный к остановке процесса и гибели. Наличие даже одного правильного выбора среди множества не правильных позволяет системе не погибнуть, а потом увеличить вероятность правильного выбора. Механизм бифуркации, работающий в режиме осцилляции (Компаниченко, 2008) может привести к образованию нового регуляторного пути. Сохранность изменяющейся системы будет обеспечиваться периодическим включением правильной родительской цепи развития, о чем уже говорилось в разделе 2, а вновь образующиеся варианты новой цепи периодически будут проверяться на пригодность, когда по воле случая процесс пойдет по ним. Феноменологически успех генетического поиска пути должен проявиться в виде внезапного появления нового фенотипа среди потомства генетически нестабильной линии, обладающей к тому же низкой плодовитостью.

Из представленной схемы видообразования следует, что приспособленность или, точнее, способность существовать в данных условиях окружающей среды, формируется не только на последнем третьем этапе (отбор), но и на первом (дестабилизация), и на втором (выбор). Особо следует сказать о внешней среде, которая задействована в любом онтогенезе. Каждому биологу известны те рамки температуры, газового состава атмосферы и парциального давления, за пределами которых развитие живого организма прекращается. Значения температуры, давления, содержания O_2 и CO_2 в атмосфере обязаны сказаться на процессе образования новации не менее, чем исходные морфологические структуры организма, которые послужат основой для новации. Поэтому нет ничего удивительного в том, что кардинальные изменения в климате Земли, изменения газового состава атмосферы не только учитываются при видообразовании, но и могут создавать грандиозные тренды.

Предлагаемая схема не отвергает, а наоборот, предполагает влияние внешней среды на видообразование. Однако в отличие от

многих ранее высказанных гипотез, *влияние внешней среды состоит не в инициации видообразования в результате изменения условий, а в придании процессам переустройства генома, наступающих в результате дестабилизации, характера видообразования.* Видимость решающего влияния изменения окружающих условий на видообразование, закрепленная в известном тезисе об эволюции как процессе достижения максимальной адаптации, создается потому, что акты инициации нестабильности, по-видимому, возникают достаточно часто, но в стабильных условиях заканчиваются видообразованием редко.

Для завершения состояний дестабилизации образованием нового вида нужно многое. В это многое как отдельный пункт входит и изменение условий внешней среды. Для естествоиспытателя связь видообразования с внешними условиями не могла пройти незамеченной. Она, действительно, существует, однако состоит, как предположено выше, не в инициации перестройки стабильного генома, а в увеличении вероятности построения новой регуляторной цепи, если такое построение совершается в иных условиях внешней среды.

Процесс видообразования, начавшись с дестабилизации генома, продолжается приращением новых квазициклов, совершенно безразличных к тому, как они далее будет воплощены в реальных структурах. Они приобретают это воплощение, исходя из потенций старой конструкции организма. К концу онтогенеза, благодаря индивидуальной изменчивости и отбору процесс заканчивается, обретая форму дотолы неизвестной адаптации.

В представленной схеме отчетливо видна роль энергии, без которой не мыслимо живое. Обозначено направление развития, обусловленное этой энергией – тот ортогенез, о котором столько сказано (Попов, 2005). Совершенно понятными выглядят те комплексные морфологические ответы эволюционирующего живого, которые из-за их системного характера не могут быть ответами на отбор и не могут рассматриваться в качестве таковых. Они обязаны иметь комплексный и взаимоприемлемый характер, поскольку возникают в результате одновременного заполнения «пустоты», наступающей после деструкции и дестабилизации.

Отбор по Дарвину в этой схеме – заключительный этап видообразования. Он не запланирован специально для видообразования, это - процесс, постоянно сопровождающий живое в окружающем его мире. Дарвиновский отбор идет и тогда, когда нет видообразования и тогда, когда оно идет. Результат его всегда один и тот же: из множества вариантов одного онтогенеза, остаются на потомство наиболее приспособленные к данной среде. Наиболее приспособленные – это оптимальные с точки зрения выполнения

энергетической задачи. Не зря в дополнение к дарвиновскому отбору, якобы ведущему к видообразованию и названному «движущим», И. И. Шмальгаузен (1968) добавил «стабилизирующий» отбор, закрепляющий норму и не ведущий к видообразованию.

9. От чего зависит, возникнет или нет новый вид.

Видообразование по Дарвину происходит ради адаптации к условиям внешней среды. Поскольку предела адаптации нет, эволюция живого по Дарвину обязана быть бесконечной. С точки зрения нашей модели ограничения для видообразования есть. Согласно модели, эволюция подталкивается потоком внешней энергии (рис.2). Можно предполагать поэтому, что эволюция будет продолжаться до тех пор, пока энергетический поток извне не будет реализован полностью. На этом пути возможны неожиданности. К примеру, на смену одним энергетическим ресурсам могут придти другие ранее не доступные.

Главным ограничителем эволюции являются сами эволюционирующие системы, их возможность к усложнению. Трудно сказать, исчерпаны или нет возможности биологической эволюции, но уже ясно, что появились новые над биологические способы аккумуляции энергии. Это - аккумуляция энергии в виде социальных культурных и информационных структур.

С большой долей уверенности можно говорить о том, что с появлением новых приобретений усовершенствование некоторых систем теряет свою актуальность. Так развитие мозга и высшей нервной деятельности обещают живому такие возможности для экспансии в космосе, которые не сравнятся по эффективности с совершенствованием мышц или органов чувств. Вопросы в том, всегда ли усовершенствование системы энергозахвата должно приводить к биологическому видообразованию, как долго может продолжаться процесс видообразования и в каких формах. Ответить на них трудно. Во всяком случае, катастрофы в прекращении процесса видообразования, не просматривается. Уже ясно, что эволюция продолжается и без видообразования. Что же касается отбора, он существует всё время, пока существует живое.

10. Видообразование - лишь один из путей реализации предназначения живого. Особо проницательные биологи выступают против отождествления предназначения живого с видообразованием. Г.А. Заварзин (2006, 2007а, б) указывает, что громадная биомасса прокариот на Земле является важнейшей составной частью всего живого. Она играет важную роль в жизни и эволюции всей биоты, но, вместе с тем, видообразования так такового не знает. В разделе 3 представленной модели определено предназначение живого. Оно состоит в захвате и сохранении энергии в квазициклической реакции. Раз так, что видообразование закономерный, но не обязательный элемент живого. Существование живого без видообразования

(например, микроорганизмов), «оправдано». К этому стоит добавить, что и масштаб процесса видообразования у живого в целом, различен. Если у животных с их «венцом творения»- человеком он максимален по результату - достигнутой сложности, у растений - весьма скромно. Дальше схемы « корень – стебель - лист» эволюция у растений не пошла. Про микроорганизмы, лишенные процесса видообразования, уже было сказано.

Определение предназначения живого как акцептора энергии (см. раздел 3) собирает под единые знамёна эволюции и такие её виды как эволюция социальная культурная и интеллектуальная. Последние опираются на энергетические запасы биологических объектов, но накапливают энергию в над биологических (социальных, культурных) структурах. Вряд ли кто-то усомнится в том, что энергетические возможности высоко цивилизованного человеческого общества выше возможностей и первобытного общества с учетом поправок на различия в численности. Таким образом, рассматривая живое в качестве своеобразного резервуара энергии, нет противоречия в том, что видообразование может идти, а может и не идти, идти с высокой скоростью или с низкой.

Рассматривая процесс эволюции живого в целом, можно заметить, что для видообразования необходим определенный уровень сложности организма, определенный уровень сложности онтогенеза. Видообразование состоит из последовательных актов выбора, выливающих в образование функциональных цепей. Процесс образования цепи необратим. Считается, что «необратимость начинается тогда, когда сложность эволюционирующей системы превосходит некий порог» (Пригожин, Стенгерс, 1986. С. 373). Микроорганизмы, повидимому, слишком просты для того, чтобы из выборов могли сложиться цепи. Не летальный выбор у них имеет одношаговый характер и всегда оказывается во власти отбора. Можно предположить, что по указанной причине у микроорганизмов при широчайшем диапазоне изменчивости видообразования не происходит.

Видообразование не происходит не только у слишком простых организмов, но и, повидимому, у слишком сложных. С уверенностью сказать, что на основе *Homo sapiens* новый вид образоваться не сможет, пока нельзя. Однако приходится констатировать, что эволюция после появления человека разумного стала активно продвигаться над биологическим путем.

Заключение

В представленной схеме видообразования есть теоретические блоки, построенные на новых данных, но много и известных блоков, часто рассматриваемых при обсуждении видообразования (Марков,

2008б). Важно, что в одной схеме оказалось возможным непротиворечиво объединить разные блоки. Удалось соединить казалось бы прямо противоположные точки зрения. Так, факт существования дарвиновского отбора совмещен с отрицанием главенствующей роли отбора в видообразовании, признание влияния внешней среды на процесс видообразования - с отрицанием среды как инициатора видообразования, ортогенез (выбор) совмещен с отбором (селекцией). Видообразование, как процесс переустройства живой системы, рассмотрено в рамках энергетической концепции. Новый вариант этой концепции (квазицикл «ген-проген»), позволяет рассматривать вопрос о существовании жизни, её происхождении и эволюции в едином ключе, что видится совершенно необходимым для понимания процесса видообразования. Автору давно казалось, что новая теория видообразования, которая придет на смену теории Ч. Дарвина, удивит современников возможностью органичного синтеза многих ранее высказанных идей. Мысль о необходимости синтеза высказывалась не однократно (Sintonen, Siren, 1993; Савинов, 2008).

Главным мотивом к построению целостной концепции видообразования стали данные о факультативных доминантных летелях у дрозофилы. Этот новый класс мутаций побудил сменить ориентацию на структурные гены, традиционную для синтетической теории эволюции, ориентацией на регуляторные гены. В результате получили решение два труднейших вопроса видообразования: вопрос об условиях начала процесса и вопрос о возможности перманентной перестройки генома без риска для жизни.

Необычные свойства обнаруженных мутаций послужили основанием для вывода о существовании двух типов генов, введения терминов «ген» и «проген», а также функциональной единицы под названием « квазицикл: ген-проген». С помощью последней проведено определение жизни как особого энергетического состояния. Определив циклические и квазициклические энергетические превращения в качестве существа живого, этим превращениям отведена роль « мотора» живого. Все атрибуты видообразования, как то: изменчивость, выбор, отбор, адаптация стали производными энергетического круговращения. В новой концепции это - неперенные атрибуты жизни, но с них снята возложенная на них классической биологией непосильная ноша постоянного присутствия и «обязательства одушевлять» живую материю.

С точки зрения автора введение понятия «выбор» при рассмотрении проблемы видообразования является очень важным. Оно позволяет ограничить употребление понятия «отбор», фиксирующего пассивную роль организма при видообразовании, более строгими рамками, а с помощью понятия «выбор» представить

активность самого организма при видообразовании намного большей, чем это принято в настоящее время.

В заключение необходимо сказать, что проблема видообразования, тесно связанная с проблемой эволюции, настолько масштабна, что всё выше изложенное представляется пока не более, чем наброском общей схемы, попыткой нового видения поля деятельности под названием «проблема видообразования» и обозначением узловых моментов для первоочередной разработки.

Автор признателен А.В. Маркову, И.Ю. Попову, М.П. Мошкину, С. И. Малецкому, и Н.Б. Фёдоровой за проявленный интерес к исследованиям автора по проблеме эволюции и ценные замечания, а также Российскому фонду фундаментальных исследований за финансовую поддержку генетической части работы (грант 08-04-00094-а).

Литература

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – М.: ИКЦ Академкнига», 2003. – 431 с.
2. Бауэр Э.С. Теоретическая биология. – М.: ВИЭМ, 1935. – 206 с.
3. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикиации // Генетика и благосостояние человечества. – М.: Наука, 1981.–С.53-66.
4. Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. – М.: Наука, 1989. – С. 155-169.
5. Берг Л.С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей // Труды географического института. Т.1. – Петербург: Гос. изд., 1922. – 306 с.
6. Галимов Э.М. Феномен жизни: между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. – М.: Едиториал УРСС, 2001. – 256 с.
7. Гудо М., Гутман М. Конструкция, реконструкция и эволюционные механизмы // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке. / Под ред. Г.С.Левита, И.Ю.Попова и др. – Санкт-Петербург: Fineday Press, 2003. – С.174-191.
8. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 539 с.
9. Евгеньев М.Б., Зеленцова Е.С., Полуэктова Е.С., Пятков К.И., Великодворская В.В., Шостак Н.Г., Лезин Г.Т. Инвазия мобильных элементов – причина взрывного сальтационного видообразования //Эволюционная биология. Т.1. (под ред. В.Н.Стегния). Материалы Международной конференции” Проблемы вида и видообразования”, г. Томск: Томский государственный университет, 2001. – С.37-49.
10. Заварзин Г.А. Составляет ли эволюция смысл биологии? //

- Вестник РАН. – 2006. – Т.76. №6. – С. 522-543.
11. Заварзин Г.А. Бытие и развитие: эволюция, сукцессия, хаэссеитас // Вестник РАН. – 2007а. – Т.77. № 4. – С.334-340.
 12. Заварзин Г.А. Ариаднина нить или паутина Арахны? // Вестник РАН. – 2007б. – Т.77. № 6. – С.517-519.
 13. Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции: термодинамические и экспериментальные основы. – М.: Наука, 1999. – 320 с.
 14. Кастлер Г. Возникновение биологической организации. – М.: Мир, 1967.
 15. Коваленко Е. Альтернатива концепции Ч. Дарвина // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке. Под ред. Г.С.Левита, И.Ю.Попова и др. – Санкт-Петербург: Fineday Press, 2003. – С.192-217.
 16. Компаниченко В. Н. Фундаментальные свойства биологических систем и их формирование в процессе зарождения биосферы // Материалы конференции «Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле», п. Листвянка Иркутской области, март 2008 г. С.1-10.
 17. Марков А.В. Проблемы эволюции. 2008а. <http://macroevolution.narod.ru/>.
 18. Марков А.В. Проблема эволюционных новообразований. - 2008б. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://macroevolution.narod.ru/news.htm>.
 19. Михеев А.Н. О соотношении селектогенетических и номогенетических механизмов филогенеза // Фактори експериментальної еволюції організмів. – Київ: Логос. – 2008. – Том 4. – С.24-29.
 20. Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. – М.: Издательство ЛКИ, 2007. – 520 с.
 21. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Мир, 1973. – 227с.
 22. Попов И.Ю. Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эволюции. – СПб.: Изд-во С.- Петерб. ун-та, 2005. – 207 с.
 23. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 432 с.
 24. Рапопорт И.А. Многократные линейные повторения участков хромосом и их эволюционное значение // Журн.общ.биологии. – 1940. – Т.1, №2. – С.235-270.
 25. Раутиан А.С. О природе генотипа и наследственности // Журн. общ. биологии. – 1993. – Т.54. №2. – С.131-148.
 26. Раутиан А.С. Букет законов эволюции // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю.Розанова. – М.: Т-во научных

изданий КМК, 2006. – С. 20-38.

27. Савинов А.Б. Интегративная теория эволюции (К 35-летию выхода статьи А.А. Любищева «О постулатах современного селектогенеза» // XXII Любичевские чтения. Современные проблемы эволюции. Т. 1. – Ульяновск: УлГПУ, 2008. – С. 107-116.

28. Савостьянов Г.А. Селектогенез и номогенез – перспективы синтеза // Материалы конференции « Современные проблемы биологической эволюции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея 17-20 сентября 2007. – Москва, 2007. – С.308-309.

29. Серебровский А.С. Гены *scute* и *achaete* у *Drosophila melanogaster* и гипотеза их дивергенции // ДАН. – 1938. – Т.19., № 1-2. – С.77-81.

30. Соколов Н.Н. Взаимодействие ядра и цитоплазмы при отдаленной гибридизации животных. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 147 с.

31. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – Москва: Наука, 1969. – 407 с.

32. Хесин А.Б. Непостоянство генома. - М.: Наука, 1984. – 472 с.

33. Федорова Н.Б. Новый взгляд на роль хромосомной перестройки в видообразовании // Материалы конференции «Современные проблемы биологической эволюции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея». 17-20 сентября 2007. Москва, 2007а. – С.196-197.

34. Федорова Н.Б. Геномная нестабильность в линиях дрозофилы с факультативными доминантными летальными // Проблемы молекулярной и клеточной биологии: Сб. материалов Международной молодежной научно-методической конференции 9-12 мая 2007 г. / Под ред. В.Н. Стегния. Томск: Томский государственный университет, 2007б. – С. 204.

35. Фёдорова Н.Б., Хоцкина Е.А., Чадов Б.Ф. Хромосомная перестройка и видообразование: объяснение связи между событиями // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития (Труды III Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров, Москва, 6-12 июня 2004). - Москва. 2004. – Т.2. – С.274.

36. Фёдорова Н.Б., Хоцкина Е.А., Митрёнина Е.Ю., Чадов Б.Ф. Хромосомная перестройка и видообразование: объяснение связи между событиями // «Эволюционная биология» / под ред. В.Н.Стегния). – Томск : Томский государственный университет, 2005. – Т.3. – С. 107-120.

37. Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы её изучения. М.-Л.: Госиздат, 1929. – 275 с.

38. Чадов Б.Ф. « Образ» регуляторного гена в опытах на дрозофиле // Генетика. – 2002. – Т.38. №7. – С.869-880.

39. Чадов Б.Ф. Новый этап в развитии генетики и термин “эпигенетика” // Генетика. – 2006. – Т.42. №9. – С. 1261-1275.
40. Чадов Б.Ф. Квазицикл «ген-проген» – имманентное свойство живого // Философия науки. – 2007а. - №1 (36). – С.129-156.
41. Чадов Б.Ф. Онтогены у *Drosophila melanogaster*: генетические особенности и роль в онто- и филогенезе // Современные проблемы генетики, радиобиологии, радиоэкологии и эволюции (труды Второй Международной Конференции, посвященной 105-й годовщине со дня рождения Н.В. Тимофеева-Ресовского, Ереван, 9-11 сентября 2005 г. / Под общ. ред. В.Л. Корогодиной, А.А. Чиньи, М. Дуранте; Сост. В.Л. Корогодина. – Дубна: ОИЯИ. – 2007б. – Т.1. 447. – С. 8с. фото. С. 80-91.
42. Чадов Б.Ф. Квазицикл «ген-проген» и эволюция (в печати).
43. Чадов Б.Ф., Фёдорова Н.Б. Элементарное событие онтогенеза // Доклады РАН. – 2003. – Т. 389. №3. – С. 408-412.
44. Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А., Федорова Н.Б. Новый класс мутаций у *Drosophila melanogaster*// Доклады РАН. – 2000. – Т.373, №5. – С.714-717.
45. Чадов Б.Ф., Е.В. Чадова, С.А. Копыл, Е.А. Хоцкина, Н.Б. Фёдорова. Гены, управляющие онтогенезом: морфозы, фенкопии, диморфы и другие видимые проявления мутантных генов // Генетика. – 2004а. – Т.40. №3. – С. 353-365.
46. Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Хоцкина Е.А., Артемова Е.В., Фёдорова Н.Б. Главное действие хромосомной перестройки – изменение работы регуляторных генов // Генетика. – 2004б. – Т. 40. № 7. – С. 893-902.
47. Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А., Артемова Е.В., Хоцкина Е.А., Фёдорова Н.Б. От генетики внутривидовых различий к генетике внутривидового сходства // Генетика. – 2004в. – Т.40. №9. – С. 1157-1172.
48. Чадов Б.Ф., Е.В. Чадова, Е.А. Хоцкина, Н.Б. Фёдорова. Мутация в онтогене – дестабилизация генома – формообразование // Эволюционная биология. Т.3. (под ред. В.Н.Стегния). Материалы III Международной конференции “Проблемы вида и видообразования”. – Томск : Томский государственный университет, 2005. – С. 92-106.
49. Чадов Б.Ф., Е.В. Чадова, Е.А. Хоцкина, Н.Б. Фёдорова. Условно летальные мутации переводят геном из стабильного состояния в нестабильное // Генетика. – 2009. (в печати).
50. Чернавский Д.С., Чернавская Н.М. Генерация ценной информации // Современные проблемы радиобиологии, радиоэкологии и эволюции: Труды Междунар.конф., посвященной 100-летию со дня рождения Н.В. Тимофеева-Ресовского. – Дубна: ОИЯИ, 2001. – С.297-312.
51. Чайковский Ю.В. Проблема наследования и генетический поиск (описание проблемы и простейший пример поиска) // Теоретическая и

- экспериментальная биофизика. Межвузовский сборник. – Калининград, 1976. – Вып.6. – С. 148-164.
52. Шноль С.Э. Жизнь – процесс существования объектов биологической эволюции //Философский анализ оснований биологии. Природа биологического познания. – М.: Наука. 1991. –С.189-201.
53. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – Москва: Наука, 1968. – 451 с.
54. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. Москва: Мир, 1973. 216 с.
55. Эйген М, Шустер П. Гиперцикл, принципы самоорганизации макромолекул. – Москва: Мир. 1982. – 270 с.
56. Bridges C.B. Duplications // Anat.Rec. - 1919. – V.15. – P.357.
57. Chadov B.F. Mutations in the regulatory genes in *Drosophila melanogaster* // Proc. Intern. Conf. Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000, - P.16-18. IC@G, Novosibirsk, 2000.
58. Davidson E. H., Rast, J. P., Oliveri, P., et al. A genomic regulatory network for Development // Science. - 2002. – V. 295. – P. 1669-1678.
59. Dawkins R. The Blind Watchmaker. - Norton, New York. Longman, London, 1986. – 358 p.
60. Engels W.R. Germline aberrations associated with a case of hybrid dysgenesis in *D. melanogaster* males // Genet. Res. – 1979. – V. 33. – P. 137-146.
61. Gerasimova T. I., Mizrohi L. J., Georgiev G.P. Transpositions bursts in genetically unstable *Drosophila melanogaster* // Nature. - 1984. - Vol. 309. – P. 714-716.
62. Hadorn E. Developmental genetics and lethal factors. – London: Methuen & CO LTD, New York:John Wiley& Sons, INC, 1961. – P.355.
63. Kidwell M.G., Kidwell J.A., Sved J.A. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: the syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination // Genetics. – 1977. – V.86. – P. 813-833.
64. Kompanichenko V. Systemic approach to the origin of life // Frontier Perspectives. – 2004. – V. 13(1). – P. 22-40.
65. Sintonen M., S.Siren(eds). Theory of Evolution – In Need of a New Synthesis? Fitty 50. – Tampere.1993.

Рекомендует к печати Куртичев И.В.