

Я.Н. Данько

ЭВОЛЮЦИЯ ТАКСОНОВ И ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЗМОВ

Монография



Сумы
Университетская книга
2013

УДК 575.8
ББК 28.02
Д 17

Рецензенты:

Ю.А. Злобин, доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки и техники Украины;

Е.А. Лебедь, кандидат биологических наук, доктор философских наук, доцент

Данько Я. Н.
Д 17 Эволюция таксонов и эволюция организмов : монография / Я. Н. Данько. — Сумы : Университетская книга, 2013. — 255 с.
ISBN 978-966-680-674-4

В книге рассматривается обобщенная картина эволюции на таксономическом и организменном уровнях. Довольно подробно обговариваются концепции вида, использующиеся в теории эволюции, обсуждаются вопросы постоянства и изменчивости видов во времени, рассматриваются морфологические и таксономические скорости эволюции, динамика разнообразия, фоновые вымирания, великие вымирания и их причины. Критически анализируется проблема соотношения индивидуального и эволюционного развития, комплекс вопросов связанных с адаптацией, коадаптацией, коэволюцией.

Для биологов всех специальностей, а также магистрантов и аспирантов, философов, пишущих об эволюции, преподавателей высшей и средней школы, всех, интересующихся серьезной биологией.

УДК 575.8

ББК 28.02

ISBN 978-966-680-674-4

© Данько Я.Н., 2013

© ООО «ИТД “Университетская книга”», 2013

Оглавление

I	Эволюция таксонов	1
1	Монофилия	2
1.1	Таксон	2
1.2	Токогения и филогения	5
1.3	Репродуктивная изоляция	6
1.4	Структура токогенетических связей	9
1.5	Монофилия	11
	Определение монофилии	11
	Доказательства	13
	Кладистика	15
	Возражения	17
2	«Вид» эволюционистов	21
2.1	Биологическая концепция вида	23
	Анализ БКВ	25
2.2	Эволюционная концепция вида	30
	Анализ ЭКВ	31
2.3	Хеннигова концепция вида	34
	Анализ ХКВ	35
2.4	Монофилетическая концепция вида	38
	Анализ МКВ	39
2.5	Филогенетическая концепция вида	42
	Анализ ФКВ	44
2.6	Качественная специфика вида	46
3	Понятие эволюции	48
3.1	Определение эволюции и концепция вида	49
3.2	Микроэволюция и макроэволюция	51

3.3	Исчерпывает ли видообразование эволюцию?	52
3.4	О доказательствах эволюции	53
4	Виды во времени	55
4.1	Градуализм — прерывистое равновесие	56
4.2	Изменяются ли виды?	57
	Стазис	57
	Изменения при стазисе	59
	Часть видов изменяется	60
	Что преобладает: стазис или изменения?	61
4.3	Быстро ли образуются виды?	63
4.4	Пунктуализм и типострофизм	65
4.5	Кладо- и анагенез	67
5	Скорости эволюции	71
5.1	Морфологические скорости	71
	Единицы измерения	72
	Парадокс Холдейна	74
	Внутренняя скорость	75
	Стазис и парадокс Холдейна	77
5.2	Таксономические скорости	78
	Идеи Дж. Г. Симпсона	78
	Паттерн таксономических скоростей	83
6	Разнообразие во времени	87
6.1	Трудности в оценке разнообразия	87
6.2	Разнообразие типов, классов и отрядов	89
6.3	Эволюционные фауны и флоры	91
	Морские эволюционные фауны	92
	Наземные флоры и фауны	95
6.4	Модели глобальной диверсификации	101
7	Вымирания	105
7.1	Фоновые вымирания	105
	Закон постоянства вымирания	106
7.2	Массовые вымирания	109
	Особенности массовых вымираний	110
	Причины массовых вымираний	116
	Значение вымираний	128
7.3	Необратимость эволюции	129

II Эволюция организмов	131
8 Онтогенез и эволюция	132
8.1 Филогенетическая ретенция	133
Генетическая ретенция	133
Призрак рекапитуляции	138
8.2 Филэмбриогенезы	151
Теория филэмбриогенеза А. Н. Северцова	152
Генетика филэмбриогенезов	153
Морфология филэмбриогенезов	154
Аллометрия	157
Гетерохрония	163
9 Адаптация	182
9.1 Понятие адаптации	182
Панадаптационизм	188
9.2 Степень совершенства адаптаций	190
Сложность и эффективность	191
Сложность и неэффективность	194
Несовершенство адаптации	200
9.3 Дивергенция, радиация, параллелизм	203
9.4 Адаптивная радиация	207
Дарвиновы вьюрки	207
Альянс серебряного меча	211
Цихлиды, ключевая инновация, блочность	211
9.5 Параллелизм	213
9.6 Проблема возрастания адаптированности	216
Гипотеза Красной королевы	216
Проблемы Красной королевы	219
9.7 Коадаптация, коэволюция, кофилогения	220

Предисловие

КОГДА после написания книги, как водится, дело дошло до предисловия, у меня возникли определенные трудности. А именно, как в двух словах сказать, о чем эта книга? Проще сказать, чего в ней нет: в ней вообще не рассматриваются механизмы эволюции и эволюционная история жизни на Земле. Часть того, что после этого осталось от теории эволюции, можно найти на следующих страницах. Возможно, подойдет «образ эволюции», что-то, что формируется после анализа картины эволюции. Под влиянием прочитанного и услышанного у каждого, начиная со школы, формируется свой образ эволюции. Рискну предположить, что даже у многих профессиональных биологов, не занимающихся непосредственно теорией эволюции, он сильно отличается от современного. Перечислю некоторые достаточно распространенные *заблуждения*:

- эволюция процесс медленный;
- виды постоянно изменяются, превращаясь в новые виды;
- существуют древние виды, возникшие сотни миллионов лет назад;
- причина глобальных вымираний — метеориты;
- онтогенез повторяет филогенез;

- неотения очень важный механизм возникновения новых групп;
- в ходе эволюции приспособленность возрастает;
- большинство, если не все признаки — адаптации;
- адаптации организмов очень совершенны;
- коэволюция — хорошо доказанный факт.

Если Вы согласны, что эти утверждения ошибочны, то Вам незачем читать эту книгу. Если же нет, можете попробовать. Хочу предупредить, простой картинке не получится. Как нельзя лучше высказалась психолог Анна Роэ, супруга Дж. Г. Симпсона: «... ученые, даже более, чем прочие смертные, должны терпеливо переносить неопределенность и разочарование» (цит. по [206]).

Часть I

Эволюция таксонов

Глава 1

Монофилия

Что такое эволюция? Несомненно, изменение. Изменение кого или чего? Разумеется, организмов. Но если спросить, какие именно изменения организмов являются эволюционными, то ответ менее очевиден. В ходе онтогенеза организм постоянно изменяется. Изменяется организм и реагируя на воздействия среды. Какое это имеет отношение к эволюции? Сейчас большинство ученых думает, что никакого. Так это или нет, здесь обсуждаться не будет. Но в любом случае, изменения проявляются как различие между поколениями. Эти изменения групп особей, формирующиеся при смене некоторого количества поколений, закрепляются и остаются в качестве постоянных признаков, зачастую на чрезвычайно долгое время. Такие постоянные отличия являются предметом систематики, основой для выделения систематических групп, таксонов. Следовательно, мы приходим к тому, что говорить о результатах эволюции нужно на языке систематики. Начнем же с того, что выясним понятие таксона.

1.1 Таксон

Таксон является фундаментальным понятием систематики. Согласно Дж. Г. Симпсону [206],

таксон — это группа реальных организмов, признанная в качестве формальной единицы любого уровня в иерархической классификации.

Майр [19] обращает внимание на следующие моменты этого определения. Во-первых, таксон — это множество организмов, вид вообще не есть таксон; но данный вид, например, странствующий дрозд (*Turdus migratorius*), представляет собой таксон. Во-вторых, таксон должен быть формально признан систематиками. Естественнее всего использовать здесь язык теории множеств. Любой таксон это множество, элементами которого являются организмы. Скажем, тип Chordata — это таксон, элементами которого являются каждое хордовое животное. Слово «хордовое» относится именно к каждому индивиду, а не к их совокупности. «Хордовое» — это существо, имеющее на определенной стадии развития хорду, совокупность же хордовых не является существом, не имеет хорды и т. п.

Нужно, тем не менее учитывать, что использование теории множеств для формального описания системы организмов может приводить к парадоксам. Наиболее известен парадокс Грегга [37]. Суть его проста. С точки зрения теории множеств, два множества считаются одинаковыми, если содержат одни и те же элементы. Но отряд Tubulidentata (Трубказубые), семейство Orycteropodidae (трубказубовые), род *Orycteropus* (трубказубы) и вид *O. afer* (африканский трубказуб) содержат один и тот же единственный элемент — африканский трубказуб. Поэтому, с точки зрения теории множеств, имеется не четыре таксона, а один. Однако, с точки зрения систематика, логичнее все же считать, что их четыре [206]. Так, принадлежность, скажем, к категории отряда означает эквивалентность с таксонами этого ранга. Степень же отличия трубказуба от видов других отрядов такая же, как и между любыми видами разных отрядов. Такие таксоны, состоящие из одного вида, называются *монотипическими*. Отвлечемся на минуту от проблем систематики и

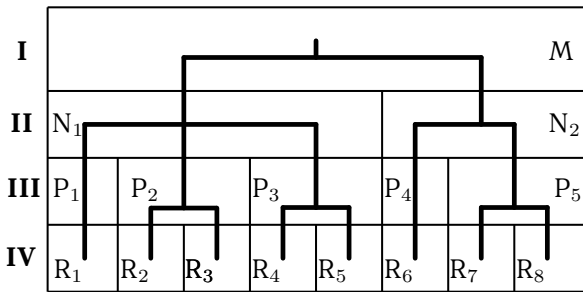


Рис. 1.1. Два способа представления иерархии: через систему прямоугольников и в форме дерева. Латинскими буквами обозначены таксоны. Элементы таксона, особи, образуют площадь каждого из прямоугольников. I, II, III, IV — таксономические категории, представляющие собой последовательные разбиения одного и того же множества особей на все более мелкие подмножества (по [38] с изменениями)

зададим вопрос, касающийся эволюции: как расценить появление такого вида как африканский трубказуб. Правильно ли будет описывать это как видообразование, или больше соответствует фактам утверждение, что образовался новый отряд? И если да, то одинаковы ли механизмы видообразования и отрядообразования или типобразования?

Таксоны иерархически соподчинены друг другу, более объемлющие находятся наверху иерархии, менее объемлющие — внизу. При этом соблюдается условие, что если пересечение двух таксонов A и B не равно пустому множеству, то либо A является подмножеством B , либо B является подмножеством A (если $A \cap B \neq \emptyset$, то $A \subset B \vee B \subset A$). Иерархия таксонов может быть представлена по-разному, например, в форме дерева (таксоны соответствуют точкам ветвления) или посредством системы прямоугольников (рис. 1.1).

Таксономическая категория — это класс, членами которого являются все таксоны, находящиеся на одном уровне в иерархической классификации. «Вид», «род», «семейство»

и т. д. суть категории, включающие таксоны соответствующего ранга. «Вид» как категория и «вид» как таксон принципиально различны: таксон, например *Arabidopsis thaliana*, объединяет действительно сходные организмы, тогда как категория «вид» объединяет все виды вообще. Категория включает таксоны по принципу таксономической эквивалентности, таксон же включает другие таксоны по принципу соподчинения. Можно сказать, что наряду с иерархией таксонов существует метаиерархия категорий. *Ранг* категории — это либо ее абсолютное положение в данной иерархической последовательности категорий либо ее положение относительно других категорий.

1.2 Токогения и филогения

Если начать с любой особи любого вида, перейти к ее непосредственным предкам или предку, от этих предков к предкам предков и так далее, то цепь эта закончится в эпоху возникновения жизни. Связи между особью и ее непосредственными предками и потомками называются *токогенетическими*. У организмов с половым процессом совокупность токогенетических связей образует сеть, или, что то же самое, имеет ретикулярную структуру (рис. 1.2). У организмов же с бесполом размножением, *агамотаксонов*, токогенетические связи имеют форму не сети, а дерева (рис. 1.3). Как только что было сказано, если двигаться по этой сети вниз, то она всюду сплошная. Не так при движении в стороны: здесь в сети то тут, то там имеются разрывы. Такие постоянные разрывы токогенетической сети создают основу для отношений иного рода — *филогенетических* связей. На рис. 1.2 показано образование одного разрыва в токогении. В результате получаются три элемента, два из которых являются потомками одного, предкового. Обычно эти элементы трактуются как виды. Большинство специалистов понимают *филогенетические связи* как связи между

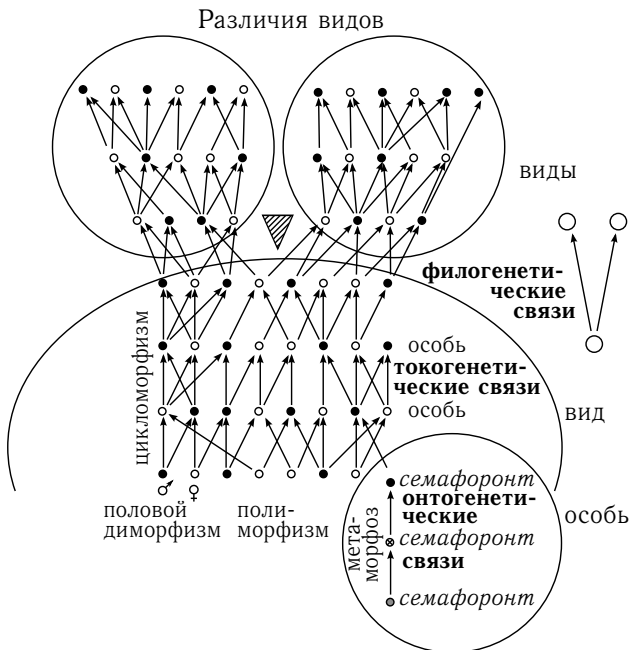
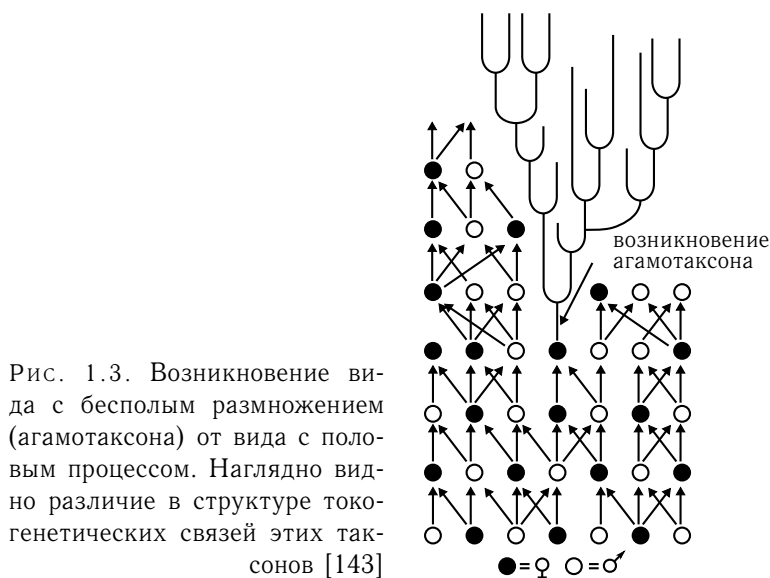


Рис. 1.2. Токогенетические и филогенетические связи по В. Хеннигу [114]

такими образовавшимися видами и предковым видом. Наука, занимающаяся установлением филогенетических связей, называется *филогенетикой*.

1.3 Репродуктивная изоляция

Как было сказано, в токогенетической сети имеются вертикальные разрывы. У агамотаксонов все особи отделены друг от друга такими разрывами, препятствующими обмену генами (рис. 1.3). У организмов с половым процессом разрывы в токогенетической сети называются репродуктивной изоляцией и образуют границы между *популяциями*.



Репродуктивная изоляция — это исключение или затруднение свободного скрещивания между особями разных популяций. Существуют два типа изоляции — *географическая* и *биологическая*.

Географическая изоляция — обособление определенной популяции от других популяций каким-либо географическим барьером. Такие обособленные географическими барьерами популяции называются *аллопатрическими*; если же популяции контактируют друг с другом, то они *симпатрические*. Поскольку для образования географической изоляции биологические изменения необязательны, иногда ее называют *сепарацией*, чтобы резче отграничить от изоляции имеющей биологическую основу. Географическая изоляция (сепарация) может возникнуть в результате 1) изменения физико-географических условий и 2) расселения групп особей, делающего скрещивание между особями разных популяций маловероятным или невозможным. Таким образом,

географическая изоляция имеет место между аллопатрическими популяциями.

Как очевидно из названия, *биологическая изоляция* имеет биологическую основу, поэтому возможна как между сим-, так и между аллопатрическими популяциями (в последнем случае для ее проявления, разумеется, нужен симпатрический контакт). Биологическая изоляция бывает двух видов: *презиготическая* и *постзиготическая*, в зависимости от того, подавляется ли передача генетической информации до или после оплодотворения. Постзиготическая изоляция проявляется как снижение приспособленности гибридов. Степень этого снижения варьирует от едва заметного до несовместимого с существованием и размножением. Презиготическая изоляция более совершенна, репродуктивный потенциал вида при ней разбазаривается на, как правило, неудачные эксперименты по межвидовой гибридизации. Основные виды презиготической биологической изоляции: экологическая, временная, этологическая, механическая и гаметная. Их смысл более-менее понятен из названий, интересующиеся должны обратиться к любому стандартному учебнику эволюции (напр., [5]).

Как правило, репродуктивная изоляция обеспечивается совместным действием нескольких факторов, некоторые из которых могут быть пре-, некоторые — постзиготическими. Например, изоляция *Drosophila melanogaster* и *D. simulans* создается целой группой различных изолирующих механизмов, к числу которых относятся: экологическая изоляция, временная изоляция, этологическая изоляция, стерильность гибридов и разрушение гибридов. Ни один из этих факторов в отдельности не может предотвратить гибридизацию. Однако, действуя совместно, они создают полную изоляцию этих двух симпатрических видов в природе.

1.4 Структура токогенетических связей

Хотя я и оперирую все время термином «вид», подробно концепции вида будут рассмотрены несколько позже (с. 21). Здесь же достаточно понимания того, что репродуктивная изоляция, приводящая к подразделению токогенетической сети, может быть тесно связана с существованием и образованием новых видов. Считается, что большинство видов с половым размножением репродуктивно изолированы друг от друга. В таком случае должно наблюдаться соответствие между способами образования разрывов в токогении и способами видообразования.

Образование репродуктивной изоляции приводит к подразделению токогенетической сети и увеличению числа генетически независимых линий. Исчезновение репродуктивной изоляции может приводить к частичному или полному слиянию независимых участков сети. В пределах одного такого участка с течением времени организмы могут измениться очень сильно. Такие процессы приводят к формированию определенной структуры токогенетических связей.

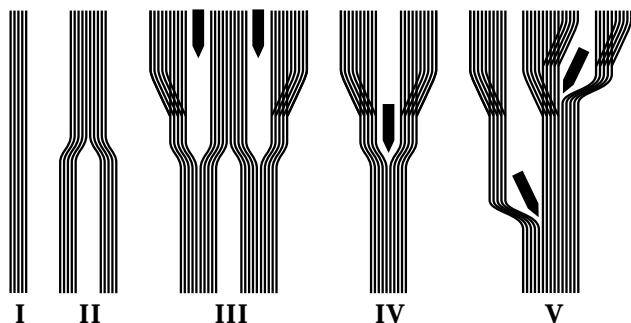


Рис. 1.4. Локальная структура токогенетических связей. Линии символизируют непрерывность токогенетических связей, черные трапеции — образование репродуктивной изоляции

Теоретически мыслимы несколько вариантов локальной структуры токогенетических связей. Одна из возможностей (рис. 1.4, I): новых разрывов в токогении не образуется, но со временем формируются настолько большие отличия, что палеонтологи интерпретируют это как с трансформацию одного вида в другой. Такие следующие друг за другом без подразделения токогенетической сети виды называются *хроновидами*, а процесс — *филетическим* или *анагенетическим* видообразованием. Сейчас большинство филогенетиков отрицает существование хроновидов. Далее, исчезновение репродуктивной изоляции может привести к слиянию линий и уменьшению числа видов, если каждая из линий рассматривалась как отдельный вид (рис. 1.4, II); это — *гибридогенное видообразование*. Полное слияние двух видов также расценивается как редкое явление. Если в результате гибридизации части особей двух линий образуется новая, третья, то количество видов возрастает (рис. 1.4, III). Этот вариант гибридогенного видообразования, очевидно, более обычен. Вероятно, наиболее обычный процесс — образование репродуктивной изоляции между частью одной из линий и ее остатком (рис. 1.4, V). В переводе на более привычный язык это значит, что часть предковой популяции или одна из популяций вида превращаются в новый вид; предковый вид при этом не прекращает существования. В дальнейшем тот же исходный вид может дать начало еще и другим новым видам. Очевидно, что в некоторых случаях возможно расщепление предкового вида с образованием двух новых видов вместо одного старого (рис. 1.4, IV). Если ввести определенные соглашения, то к этому варианту можно свести и предыдущий (что и делается сторонниками Хенниговой концепции вида).