

«ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ ...». 150 ЛЕТ СПУСТЯ

П.М. Бородин

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия; Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия, e-mail: borodin@bionet.nsc.ru

В этом году мы отмечаем 200-летие со дня рождения Чарлза Дарвина и 150-летие с момента выхода в свет «Происхождения видов ...» – книги на все времена (Darwin, 1859). Она была задумана Дарвином в 1838 г. и впервые опубликована 24 ноября 1859 г. Дарвин называл эту книгу одним длинным доказательством, доказательством эволюции на основе естественного отбора случайных наследственных уклонений. Перечитывая ее сейчас, главу за главой, нельзя не удивляться, насколько она современна, насколько хорошо в нее встраиваются все новейшие открытия в самых разных областях: генетики, биологии развития, молекулярной биологии, геологии, палеонтологии и исторической географии. Мы можем заменить в ней факты, приведенные Дарвином, на факты, добытые в последние годы, но логика книги, ее основные выводы и заключения останутся теми же.

Ключевые слова: Дарвин, «Происхождение видов ...», эволюция, отбор.

Глава 1. Вариации при domestikации

Дарвин начинает свое длинное доказательство с проблемы, которая, на первый взгляд, не имеет отношения к происхождению видов в природе. Он анализирует происхождение разнообразных пород домашних животных. На основе фактов, известных в то время, он убедительно доказывает, что все породы голубей произошли от одного предкового вида. Сейчас это утверждение не приходится доказывать. С использованием современных методов молекулярного генетического анализа родословные деревья созданы для большинства домашних животных: кошек, лошадей, собак и др. (рис. 1). И корень каждого из этих деревьев произрастает из единственного дикого предка (Zeder *et al.*, 2006).

Дарвин показал, что причиной расхождения признаков у пород домашних животных и сортов растений является отбор наследственных уклонений. Вся современная селекция строится на этом принципе. Сейчас мы можем выявлять эти уклонения, анализируя геномы растений, животных и микроорганизмов. Мы можем создавать новые, полезные уклонения, используя методы адресованного мутагенеза, геномной и хромосомной инженерии. Но за всем

этим следует отбор. Именно он, комбинируя эти изменения, позволяет создавать новые сорта и породы.

Замечательным примером фантастической мощи отбора в создании новых форм случит эксперимент по domestikации лисиц, начатый Д.К. Беляевым ровно через 100 лет после публикации «Происхождения видов ...» и продолжающийся в наши дни. Отбор животных по поведению привел не только к появлению у лисиц таких психических особенностей, которых никогда не было у их предков (привязанность к человеку, способность к распознаванию невербальных сигналов человека), но и к коренной перестройке их морфологии, физиологии, биологии их репродукции (Трут, 2007; Trut *et al.*, 2009).

Глава 2. Вариации в природе

До Дарвина индивидуальная изменчивость рассматривалась как досадная помеха для надежной классификации видов. Дарвин был первым, кто показал, насколько разнообразны природные популяции, насколько условны наши попытки классифицировать это разнообразие на виды, подвиды и индивидуальные вариации.

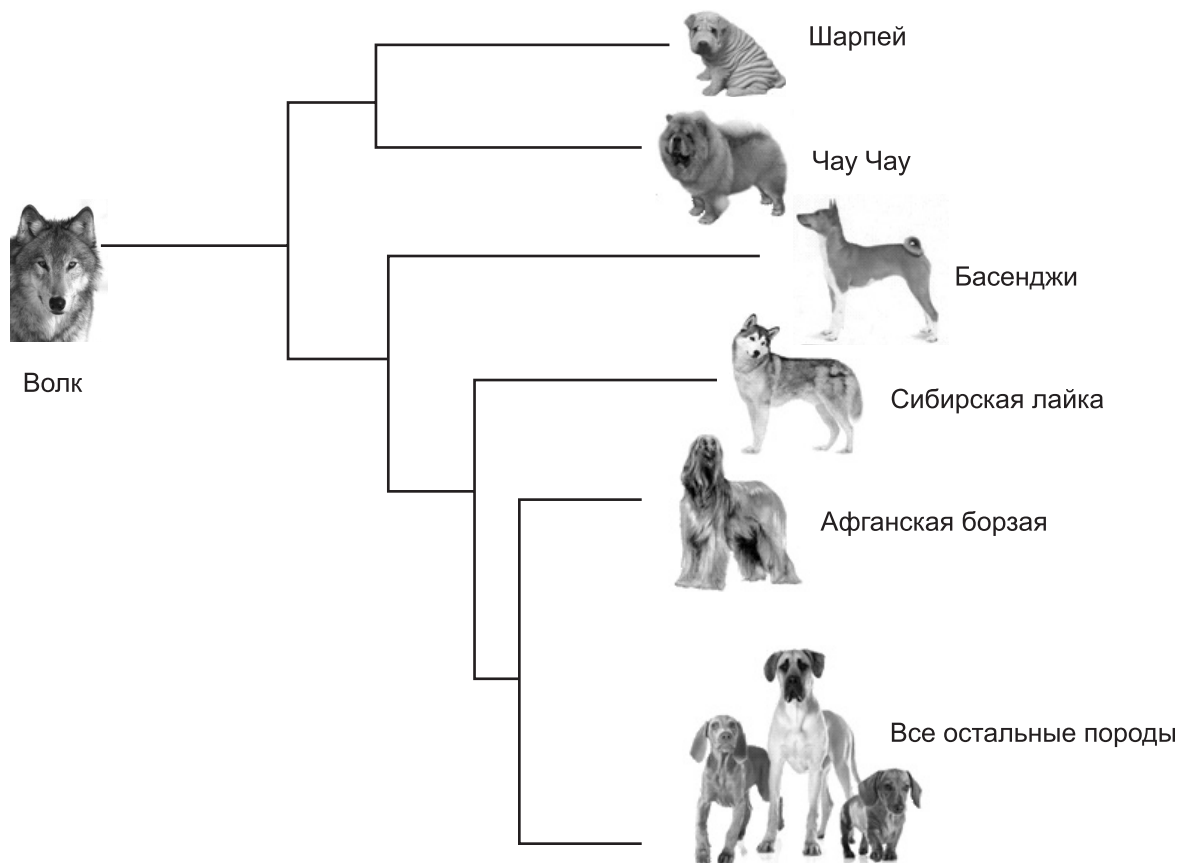


Рис. 1. Молекулярная филогения пород собак (Parker *et al.*, 2004). Показательно, что абсолютное большинство самых разнообразных пород собак (на рисунке они обозначены как все остальные) возникло относительно недавно – в течение последних 200 лет.

Он был первым, кто понял, что индивидуальная изменчивость является основой эволюции.

Современные данные подтверждают, насколько он был прав. Более того, оказалось, что Дарвин недооценивал размах наследственной изменчивости, накопленной в природных популяциях. Еще в 1920-е гг. отечественные генетики С.С. Четвериков, А.С. Серебровский и Ф.Г. Добржанский выявили гигантские запасы скрытой наследственной изменчивости. Одному из них, С.С. Четверикову, принадлежит крылатая и такая верная фраза: «Вид впитывает изменчивость, как губка» (Четвериков, 1983). Но и они не представляли, насколько велики эти запасы. Современные методы молекулярной генетики позволили вскрыть новые пласты вариации по кодирующим областям генома. И кто знает, сколько еще изменчивости скрывают некодирующие (читай – регуляторные) районы геномов.

Современный опыт исследования природных популяций показал, насколько прав был Дарвин, когда говорил об условности представлений о видах и разновидностях. Детальный анализ видов-двойников, изолированных популяций того, что считается одним видом, показал, насколько условны границы между видами, подвидами и популяциями.

Одним из множества примеров такого рода может служить обыкновенная буроzubка (*Sorex araneus*). Этот вид населяет леса и лесостепи северной части Европы и Азии, где ее ареал достигает окрестностей озера Байкал и характеризуется беспрецедентным для млекопитающих хромосомным полиморфизмом. К настоящему времени описано более 70 хромосомных рас этого вида, а их реальное число, по-видимому, превышает 100. Предполагается, что предковый кариотип данного вида состоял из акроцентрических хромосом, а ныне наблюдаемый

полиморфизм обусловлен возникновением и фиксацией различных Робертсоновских и полноплечевых реципрокных транслокаций.

В настоящее время большую часть Западной Сибири населяет новосибирская раса. Предки этой расы заселили эту территорию из ледникового рефугиума, который, по-видимому, располагался в на юге Уральской горной системы. В настоящее время Урал заселяет несколько рас, весьма сходных по кариотипам с новосибирской. Томская раса имеет ряд кариотипических характеристик, позволяющих отнести ее к восточносибирской группе рас, которые ведут свое происхождение от предков, переживших ледниковый период в рефугиумах на юге Сибири. После отступления ледника предки томской расы расселялись в северном и западном направлениях. При смыкании ареалов новосибирской и томской рас между ними образовалась узкая гибридная зона. Анализ распределения представителей двух рас выявил неожиданную закономерность: положение гибридной зоны совпадает с изолинией 200 метров над уровнем моря, которая, как принято считать, разделяет два типа растительности – лесостепную и горнотаежную. Несмотря на то, что в месте непосредственного контакта двух рас не выявлено ни отчетливого физического барьера, ни резкой смены типов растительности и ландшафта, ширина гибридной зоны весьма незначительна и колеблется в пределах от одного до нескольких километров. В районе гибридной зоны наблюдается значительная нехватка гибридов первого поколения. Это явно указывает на существование прекопулятивной изоляции.

Хромосомные различия между родительскими расами также вносят вклад в репродуктивную изоляцию. Иммунофлуоресцентный анализ мейотических хромосом показал, что в части генеративных клеток самцов гибридов перестроенные хромосомы способны образовывать нормальные синаптические конфигурации. Однако в большинстве сперматоцитов (от 40 до 85 % у разных гибридов) мы наблюдали образование унивалентов хромосом и других синаптических aberrаций. В то же время у представителей родительских рас и рекомбинантов частота мейотических клеток с нарушениями спаривания хромосом не превышала 5–10 %. Даже в тех клетках гибридов, где спаривание

хромосом было нормальным, мы наблюдали достоверное уменьшение частоты рекомбинации как в мультивалентах, так и в бивалентах. Случайное расхождение таких некросоверных хромосом должно приводить к образованию до 50 % анеуплоидных несбалансированных гамет. Эти данные свидетельствуют о том, что плодовитость самцов гибридов первого поколения должна быть значительно снижена.

Таким образом, как пре-, так и посткопулятивные механизмы репродуктивной изоляции, по-видимому, существенно ограничивают поток генов между хромосомными расами обыкновенной бурозубки в районе гибридной зоны. Под действием случайных генетических процессов (возникновения и накопления хромосомных перестроек и нейтральных генных мутаций) и под действием естественного отбора в разных экологических условиях они дивергировали как кариотипически, так и генетически до состояния частичной хромосомной и генетической несовместимости. Это позволяет нам рассматривать новосибирскую и томскую хромосомные расы как биологические виды на ранней стадии видообразования (Vorodin, 2008).

Глава 3. Борьба за существование

В третьей главе «Происхождения видов ...» Дарвин пишет о неизбежности борьбы за существование. Эта борьба не прекращается ни на минуту. В каждом поколении рождаются особи, которые генетически отличаются друг от друга. Среди них выживают только те, кто наилучшим образом приспособлен к тем условиям, которые есть «здесь» и «сейчас» – в данной экологической нише и в данный момент времени. Но внешние условия непостоянны. В таких условиях преимущество в борьбе за жизнь получают особи, которые способны адаптироваться ко всему спектру этих изменений. Борьба за жизнь происходит каждую минуту, но победителями в этой борьбе оказываются те, кто продержится дольше, те, кто обладает наиболее надежными и хорошо скоординированными адаптациями.

Сейчас мы гораздо яснее, чем во времена Дарвина, понимаем, что жизнь каждого организма зависит не только от абиотических условий, но и от множества других видов животных, растений, микроорганизмов, с которыми

ми он так или иначе взаимодействует. Каждое усовершенствование любого вида в экосистеме ведет к ухудшению условий для других видов. Поэтому для того чтобы выжить, все виды, входящие в экосистему, должны непрерывно эволюционировать. Эта закономерность получила название «принцип Красной Королевы» (Salathe *et al.*, 2008) по имени героини книги Л. Кэрролла «Алиса в Зазеркалье» (Salathe *et al.*, 2008). Крылатая фраза Красной Королевы «В этом мире нужно бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте» (Кэрролл, 1990) отражает самое существо борьбы за существование.

Большинство живых организмов погибает или оказывается исключенными из размножения не под действием физических факторов, а в результате действий других видов – паразитов, хищников, конкурентов. Климат меняется постоянно и непредсказуемо, но он меняется не обязательно во вред живым организмам. Хищник всегда меняется во вред жертве, совершенствуя свои методы охоты. Жертва меняется во вред хищнику, совершенствуя способы защиты от него. Паразит меняется таким образом, чтобы использовать максимум ресурсов, которые он может черпать из организма хозяина, а хозяин развивает и совершенствует все новые и новые средства борьбы с паразитом. Возникает ситуация замкнутого круга, когда усовершенствование жертвы в противостоянии хищнику влечет за собой усовершенствование способов охоты у хищников, которое в свою очередь влечет за собой усовершенствование жертвы, и так круг за кругом. Всем видам, входящим в экосистему, приходится «бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте» – приходится постоянно меняться только для того, чтобы сохранить свое место в экосистеме.

Против тезиса о неизбежности борьбы за существование было много возражений. Выдающийся русский ученый П.А. Кропоткин написал замечательную книгу о кооперации и взаимопомощи в природе (Кропоткин, 2007). На самом деле внутривидовая взаимопомощь является весьма эффективным способом борьбы за существование, если мы, следуя Дарвину, понимаем ее «в широком и метафорическом смысле, включая не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства». Если мы внима-

тельно проанализируем примеры «самопожертвования», мы обнаружим, что животные, как правило, жертвуют собой ради своих потомков или других близких родственников. Во внутривидовой кооперации почти всегда участвуют представители близкородственных групп. В результате доля потомков и родственников особей, проявляющих взаимопомощь, оказывается более значительной в составе следующего поколения, чем доля потомков и родственников особей, не вступающих в кооперацию (Herbers, 2009).

Глава 4. Естественный отбор

Дифференциальное размножение особей в зависимости от их успеха в борьбе за существование Дарвин называл естественным отбором или переживанием наиболее приспособленных. Более приспособленные к данным условиям среды особи оставляют больше потомков, чем менее приспособленные. Таким образом, частота аллелей, которые определяют более высокую приспособленность их носителей, увеличивается в генофонде популяции. Генетический состав популяции меняется.

Примеры естественного отбора, которые привел Дарвин в своей книге, были чисто умозрительными. К сегодняшнему дню наука накопила огромное количество доказанных и детально документированных примеров естественного отбора. Здесь и замечательные исследования П. Гранта и Р. Гранта на галапагосских вьюрках (Grant P.R., Grant B.R., 2008). Здесь и трагические примеры эволюции самых страшных болезней человека, развития лекарственной устойчивости у возбудителей туберкулеза, малярии, СПИДа под действием естественного отбора (Mertens, 2009).

Развитие молекулярной генетики сделало возможным выявление следов движущего отбора на основе анализа соотношения частот фиксации синонимических и несинонимических замен у представителей родственных таксонов. Таких следов обнаружено великое множество. Была убедительно доказана адаптивная эволюция основных регуляторов онтогенеза позвоночных (Гунбин и др., 2007).

Особенно показательной является направляемая отбором эволюция цветного зрения

(Stavenga, Arikawa, 2006; Jacobs, Nathans, 2009). Первые белки, обладающие фоточувствительностью, опсины, возникли, по-видимому, у общих предков всех современных животных вскоре после их отделения от филогенетической линии параметазой (губок). Как всегда в эволюции, эта новая функция возникла не с чистого листа, а путем небольшой модификации уже существующей функции. Опсины формируют подсемейство в большом семействе серпантинных белков. Эти белки есть у всех животных, губок, хоанофлагеллат и грибов. У дрожжей эти рецепторы чувствительны к феромонам. Более того, передача сигнала от них осуществляется белками, гомологичными неопсиновым белкам фототрансдукции животных.

Светочувствительность опсиновых белков обусловлена их способностью связывать реагирующие на свет молекулы, хромофоры. Функцию связывания хромофоров выполняет лизин в седьмом пронизывающем мембрану участке опсинов. Нетрудно представить, что мутация, приводящая к возникновению лизина в этом участке у светонечувствительного серпантинного белка, могла привести к появлению фоточувствительности.

Возникновение светочувствительности было только самым первым шагом в эволюции зрительных белков. Их дальнейшая эволюция шла по обычному для множества белков пути – за счет дубликаций возникали новые копии генов, кодирующих эти белки, затем в этих копиях возникали и фиксировались мутации, несколько изменяющие свойства белков. У представителей разных таксонов животных мы наблюдаем фантастическое разнообразие генов семейства опсинов. Некоторые вовсе утратили свойства фоторецепции.

У позвоночных предковый опсин радужной оболочки дал начало длинноволновому и коротковолновому (ультрафиолетовому) опсином. Ген, кодирующий ультрафиолетовый опсин, в свою очередь дублировался несколько раз, и его копии преобразовались в гены опсинов, чувствительных в фиолетовой, синей и зеленой областях спектра.

Тетрахроматическое зрение, обусловленное наличием четырех опсиновых генов, давало их носителям очевидные селективные преимущества. Однако при переходе к ночному

образу жизни эти преимущества утрачиваются, и вслед за ними могут быть утрачены и гены цветного зрения: делетированы или необратимо повреждены мутациями. Именно это и произошло с 2 из 4 опсиновых генов млекопитающих. Предполагается, что предки млекопитающих, населявшие Землю в течение юрского и мелового периодов, были ночными животными. При переходе к дневному образу жизни у некоторых млекопитающих цветное зрение возникло вновь. Показательно, что оно возникло параллельно и независимо у отдельных таксонов приматов Старого и Нового Света. Естественно, утраченные гены восстановлению не подлежали. Новые опсиновые гены повторили путь старых. Вновь возникла и зафиксировалась дубликация гена красного опсина, которая затем преобразовалась в ген зеленого опсина. При этом сдвиг по чувствительности к определенным длинам волн происходил в предсказанном Дарвином режиме – путем последовательной фиксации мелких уклонений – по несколько нанометров за мутацию! Красный опсин человека дает максимальную абсорбцию на 560 нанометрах. Зеленый опсин отличается от красного заменой серина на аланин в 180-й позиции (сдвиг на 4 нм), тирозина на фенилаланин в 277-й позиции (сдвиг на 7 нм) и треонина на аланин в 285-й позиции (сдвиг на 14 нм).

Параллельный путь эволюции цветного зрения по той же самой схеме, дубликации с последующей дивергенцией, наблюдался и в некоторых таксонах дневных бабочек. Показательно, что молекулярные свидетельства движущей формы естественного отбора (высокое отношение несинонимических замен к синонимическим) обнаруживаются в одних и тех же сайтах опсиновых генов у приматов и бабочек.

Выживание организмов является важным, но не единственным компонентом естественного отбора. Другим важнейшим компонентом является привлекательность для особей противоположного пола. Ч. Дарвин назвал это явление половым отбором. Впервые он упомянул эту форму отбора в «Происхождении видов ...», а затем подробно проанализировал ее в книге «Происхождение человека и половой отбор» (Darwin, 1871).

Свое дальнейшее развитие проблема полового отбора получила уже в XX в. в работах Р. Фишера, А. Захави и других исследователей (Hosken, 2009). Были предложены две основные гипотезы о механизмах полового отбора. Самки выбирают тех самцов, которые им больше всего нравятся. Как правило, это наиболее яркие самцы. Но почему самкам нравятся яркие самцы? Согласно гипотезе «хороших генов» самка «рассуждает» следующим образом: если этот самец, несмотря на его яркое оперение и длинный хвост, каким-то образом умудрился не погибнуть в лапах хищника и дожить до половой зрелости, то, следовательно, он обладает хорошими генами, которые позволили ему это сделать. Значит, его стоит выбрать в качестве отца для своих детей: он передаст им свои хорошие гены. Яркость окраски перьев и гребней у птиц, чешуи и хвоста у рыб является надежной характеристикой здоровья. Так, на рыбке корюшке было показано, что чем ярче окраска самца, тем более он привлекателен для самок и тем менее он заражен паразитами. Яркость гребня у петухов напрямую зависит от содержания тестостерона в крови и от степени зараженности паразитами. Чем выше уровень тестостерона, тем ярче гребень, чем больше паразитов, тем он бледнее. Известно также, что тестостерон угнетает иммунную систему. Следовательно, самцы с ярким гребнем обладают такой эффективной иммунной системой, которая обеспечивает их устойчивость к паразитам, несмотря на высокий уровень тестостерона (Johnstone, 1995). Выбирая ярких самцов, самки выбирают хорошие гены для своих потомков.

Согласно гипотезе «привлекательных сыновей», логика выбора самок несколько иная. Если яркие самцы по каким бы то ни было причинам являются привлекательными для самок, то стоит выбирать яркого отца для своих будущих сыновей, потому что его сыновья унаследуют гены яркой окраски и будут привлекательными для самок в следующем поколении. Таким образом, возникает положительная обратная связь, которая приводит к тому, что из поколения в поколение яркость оперения самцов все более и более усиливается (Pomiankowski, Iwasa, 1998).

Объясняя эти гипотезы, мы старались понять логику действия самок птиц. Может создаться

впечатление, что мы слишком много от них ожидаем, что такие сложные расчеты приспособленности им вряд ли доступны. На самом деле в выборе самцов самки не более и не менее логичны, чем во всем остальном их поведении. Когда животное чувствует жажду, оно не рассуждает, что ему следует попить воды, для того, чтобы восстановить водно-солевой баланс в организме, оно идет на водопой, потому что чувствует жажду. Когда рабочая пчела жалит хищника, напавшего на улей, она не вычисляет, насколько этим своим самопожертвованием она повышает совокупную приспособленность своих сестер – она следует инстинкту. Точно так же и самки, выбирая ярких самцов, следуют своим инстинктам – им нравятся яркие хвосты. Все те, кому инстинкт подсказывал иное поведение, не оставили потомства. Таким образом, мы обсуждали не логику самок, а логику борьбы за существование и естественного отбора – слепого и автоматического процесса, который, действуя постоянно из поколения в поколение, сформировал все то удивительное разнообразие форм, окрасок и инстинктов, которое мы наблюдаем в мире живой природы.

Глава 5. Законы вариации

Это, пожалуй, единственная глава «Происхождения видов ...», которая безнадежно устарела. В свете того, что мы знаем сейчас о механизмах хранения, передачи и реализации наследственной информации, она представляет лишь исторический интерес. В то время, когда Дарвин готовил к публикации шестое издание «Происхождения видов ...», работа Менделя (Mendel, 1866) была уже опубликована. Дарвин ее не заметил. Не заметил он и того, что сам находился в одном шаге от открытия законов Менделя. Перелистаем страницы «Происхождения видов ...» назад. Глава 1. Вариации при доместикации. Дарвин пишет: «Потомство от первого скрещивания двух чистых пород (как я убедился на голубях) достаточно, а порою и вполне однородно в своих признаках...». Вот вам и первый закон Менделя – закон единообразия гибридов первого поколения! Читаем дальше: «... и все кажется крайне простым; но как только скрещивают эти помеси между собой в течение нескольких поколений, едва ли два из

них похожи между собой...» (Дарвин, 1991). А это, если хотите, закон расщепления. Но Дарвин его не заметил.

Главы 6 и 7. «Затруднения, встречаемые теорией» и «Разнообразные возражения против теории естественного отбора»

Глав такого рода, насколько я знаю, не было ни в одной научной книге, опубликованной до 1859 г. Прошло 150 лет. За это время было опубликовано больше научных книг, чем за все остальное время существования человечества. Я полагаю, несколько миллионов. Но мне отчего-то кажется, что ни в одной из них мы не найдем глав под такими или сходными по смыслу названиями. Ученые тоже люди, и ничто человеческое им не чуждо. Это на самом деле очень естественное свойство – закрывать глаза на затруднения, встречаемые любимой теорией, и гордо игнорировать разнообразные возражения против нее.

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

И вот прошло 150 лет с момента первого издания. Появились ли новые трудности с применением дарвиновской идеи к решению проблем эволюции? Были ли выдвинуты новые возражения против теории естественного отбора? Если ответить на эти два вопроса кратко, то в обоих случаях ответ будет – нет. Новых трудностей не появилось. Что же до возражений, то, если не обращать внимания на терминологию, ничего принципиально нового высказано не было.

Ирония ситуации заключается в том, что большинство трудностей разрешил сам Дарвин. А те, которые представлялись ему неразрешимыми, благополучно разрешились в пользу дарвиновской теории. С разнообразными возражениями примерно та же история. На подавляющее их большинство ответил Дарвин в 7-й главе «Происхождения видов...». Дарвин суммировал затруднения и возражения следующим образом:

«Эти трудности и возражения могут быть разделены на четыре группы: во-первых, если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Во-вторых, возможно ли, чтобы животное, например, с образом жизни и строением летучей мыши, могло образоваться путем модификации другого животного с совершенно иным образом жизни и строением? Можно ли поверить, что естественный отбор мог произвести, с одной стороны, орган такого ничтожного значения, каков хвост жирафы, служащий только для того, чтобы отгонять мух, а с другой стороны, такой изумительный орган, каким является глаз? В-третьих, могут ли инстинкты быть приобретенными и модифицированы посредством естественного отбора? В-четвертых, как объяснить, что виды при скрещивании оказываются стерильными или производят стерильное потомство, между тем как при скрещивании разновидностей фертильность их не страдает?»

Как мы видим эти проблемы сейчас.

1. Переходных форм между ныне существующими видами обнаружено великое множество. Блестящим примером являются виды с кольцевыми ареалами. История с серебристой чайкой и клушей-хохотуньей вошла во все учебники. И это далеко не единственный пример. Сходные феномены описаны на калифорнийских саламандрах, на формах зеленой пеночки, населяющих Сибирь и Китай, и многих других видах (Irwin *et al.*, 2001). К той же категории мы можем отнести и многочисленные случаи незавершенного видообразования, когда границы между видами, разновидностями и популяциями оказываются трудно уловимыми (Nosil *et al.*, 2009).

2. Как такая сложнейшая структура, как глаз человека, могла возникнуть путем естественного отбора случайно возникавших мутаций? По-видимому, эволюция глаза началась с небольших групп светочувствительных клеток на поверхности тела наших очень далеких предков, живших около 550 млн лет назад. Способность различать свет и тьму была, безусловно, полезна для них, повышала их шансы на жизнь по сравнению с их абсолютно слепыми сородичами. Случайно возникшее искривление «зрительной» поверхности улучшило зрение,

это позволяло определить направление на источник света. Возник глазной бокал. Вновь возникающие мутации могли вести к сужению и расширению отверстия глазного бокала. Сужение постепенно улучшало зрение – свет стал проходить через узкую диафрагму. Как видите, каждый шаг повышал приспособленность тех особей, которые менялись в «правильном» направлении. Светочувствительные клетки формировали сетчатку. Со временем в передней части глазного яблока сформировался хрусталик, выполняющий функцию линзы. Он возник, по-видимому, как прозрачная двухслойная структура, наполненная жидкостью (Lamb *et al.*, 2007).

В результате компьютерного моделирования этого процесса (Nilsson, Pelger, 1994) было показано, что глаз, подобный сложному глазу моллюска, мог возникнуть из слоя фоточувствительных клеток при относительно мягком отборе всего за 364 тыс. поколений. Иными словами, животные, у которых смена поколений происходит каждый год, могли сформировать полностью развитый и оптически совершенный глаз менее, чем за полмиллиона лет. Это очень короткий срок для эволюции, если учесть, что средний возраст вида у моллюсков равняется нескольким миллионам лет.

Эволюция глаза шла разными путями у разных типов животных. Благодаря естественному отбору независимо возникло множество разных форм глаза, и человеческий глаз – только один из них, причем не самый совершенный. Если мы внимательно рассмотрим конструкцию глаза человека и других позвоночных животных, то обнаружим целый ряд странных несообразностей. Когда свет попадает в глаз человека, то он проходит через хрусталик и попадает на светочувствительные клетки сетчатки. Свет вынужден пробиваться через густую сеть капилляров и нейронов, чтобы попасть на фоторецепторный слой. Как это ни удивительно, но нервные окончания подходят к светочувствительным клеткам не сзади, а спереди! Более того, нервные окончания собираются в оптический нерв, который отходит от центра сетчатки и создает тем самым слепое пятно. Чтобы компенсировать затенение фоторецепторов нейронами и капиллярами и избавиться от слепого пятна, наш глаз постоянно движется, посылая в мозг серию разных проек-

ций одного и того же изображения. Наш мозг производит сложнейшие операции, складывая эти изображения, вычитая тени и вычисляя реальную картину. Всех этих сложностей можно было бы избежать, если бы нервные окончания подходили к нейронам не спереди, а сзади как, например, у осьминога.

Само несовершенство глаза позвоночных проливает свет на механизмы эволюции путем естественного отбора. Отбор всегда действует «здесь и сейчас». Он сортирует разные варианты уже существующих структур, выбирая и слагая вместе лучшие из них: лучшие «здесь и сейчас», безотносительно к тому, во что эти структуры могут превратиться в далеком будущем. Поэтому ключ к объяснению совершенств и несовершенств современных структур следует искать в прошлом. Считается, что все современные позвоночные произошли от животных, подобных ланцетнику. У ланцетника светочувствительные нейроны располагаются на переднем конце нервной трубки. Перед ними расположены нервные и пигментные клетки, которые прикрывают фоторецепторы от света, попадающего спереди. Ланцетник принимает световые сигналы, приходящие с боков его прозрачного тела. Можно думать, что у общего предка позвоночных глаз был устроен сходным образом. Затем эта плоская структура стала преобразовываться в глазной бокал. Передняя часть нервной трубки впячивалась внутрь, и нейроны, находившиеся впереди рецепторных клеток, оказались поверх них. Процесс развития глаза у эмбрионов современных позвоночных в известном смысле воспроизводит последовательность событий, происходивших в далеком прошлом (Zimmer, 2001).

Глава 8. Инстинкт

В этой главе Дарвин пытался ответить на третий пункт из своего списка затруднений: могут ли инстинкты быть приобретены и модифицированы посредством естественного отбора. Дарвин отвечает на этот вопрос положительно. Сейчас мы ясно видим, насколько верен был этот ответ. Еще в начале XX в. возникла новая наука – генетика поведения. Было убедительно показано, что инстинкты и другие особенности поведения наследуются точно так же, как и

морфологические признаки. По ним, как по морфологии, существует огромная наследственная изменчивость. Было поставлено множество селекционных экспериментов, в которых было показано, насколько сильно может быть изменено поведение под действием отбора (Trut *et al.*, 2009).

Сейчас многие гены, контролирующие поведенческие признаки, уже картированы на хромосомах человека, лабораторных и домашних животных, расшифрована последовательность этих генов и детально прослежена цепь молекулярных и онтогенетических событий от гена до поведения (McGuffin *et al.*, 2001; Robinson, Ben-Shahar, 2002).

Глава 9. Гибридизация

Дарвин ясно понимал, какую важную роль в видообразовании играет ограничение свободного скрещивания. Он пришел к верному заключению, что «стерильность видов при первом скрещивании и их гибридных потомков не может быть приобретена путем сохранения последовательных, благоприятных степеней стерильности. Эта стерильность – побочный результат различий в воспроизводительной системе родительских видов». Но тогда, 150 лет назад, ничего не зная о генах, хромосомах и мейозе, Дарвин не мог знать, что это за различия и как они возникают. Проблема была теоретически решена в начале XX в. У. Бэтсоном, Ф. Добржанским и Г. Меллером (Johnson, 2000). Модель Добржанского–Меллера предполагает следующий сценарий видообразования (рис. 2).

1. Предковая популяция, все особи которой имеют генотип A1A1B1B1, подразделяется на две географически изолированные популяции.

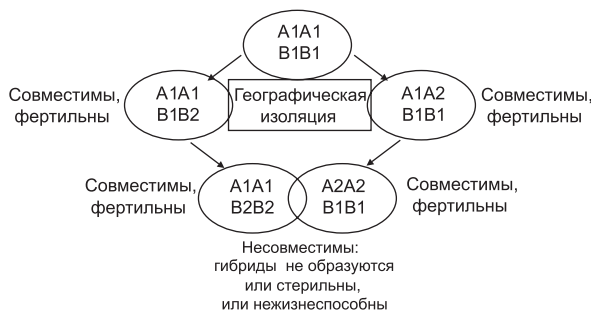


Рис. 2. Модель Добржанского–Меллера.

2. В одной из дочерних популяций возникает нейтральная или адаптивная мутация A2, и через некоторое время эта мутация фиксируется. В другой популяции возникает и со временем фиксируется мутация B2. Таким образом, генотипы дочерних популяций становятся A2A2B1B1 и A1A1B2B2.

3. При скрещивании этих популяций возникают несовместимые генотипы A1A2B1B2. Несовместимы они из-за эпистатических взаимодействий между аллелями A2 и B2, которые никогда ранее не встречались в одном генотипе и на совместимость не проверялись.

Таким образом, если две популяции оказываются на долгое время географически изолированными друг от друга и не «сверяют» свои генофонды на совместимость, то они в конечном счете могут стать генетически несовместимыми, даже если они и живут в одинаковых условиях.

Современная генетика подтвердила справедливость модели Добржанского–Меллера. Были найдены, картированы и секвенированы гены гибридной стерильности и летальности (Mihola *et al.*, 2009; Palumbi, 2009).

Анализ современных географически изолированных популяций позволяет выявлять начальные стадии формирования репродуктивной изоляции. Один из примеров – изоляция между хромосомными расами обыкновенной бурозубки – был рассмотрен выше. Другие примеры возникновения внутривидовой несовместимости были обнаружены при анализе локальных популяций мускусной землеройки. Было показано, что самки из популяции, населяющей Бангладеш, не скрещиваются в лаборатории с самцами из популяций Японии. Причина состоит в том, что бангладешские землеройки втрое крупнее японских. В лаборатории были получены гибриды между землеройками из Непала и Шри Ланки, однако гибридные самцы оказались стерильными из-за серьезных нарушений в мейозе. Таким образом, отдаленные популяции одного и того же вида оказываются репродуктивно изолированными друг от друга. При этом в разных популяциях вырабатываются разные механизмы этой изоляции. В одном случае – это различия в размерах тела, которые делают невозможными межпопуляционные скрещивания, в другом – несовместимость генетических систем, контролирующих спари-

вание хромосом в мейозе, которая приводит к стерильности гибридов (Axenovich *et al.*, 1998; Borodin, 2008; Trut *et al.*, 2009).

Главы 10 и 11. О неполноте геологической летописи и о геологической последовательности

Во времена Дарвина палеонтологическая летопись начиналась с кембрийского периода (530 млн лет назад) и в ней наблюдалось много пробелов. Сейчас эти пробелы постепенно заполняются. Палеонтологи нашли и охарактеризовали множество окаменевших остатков животных, растений и микроорганизмов, живших на Земле в отдаленные эпохи. Современные методы физики и химии позволили очень точно датировать окаменелости по соотношению изотопов различных химических элементов в самих остатках и окружающих их породах. Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что микроорганизмы обитали на Земле 3,8 млрд лет назад. Самые древние эукариотические клетки были обнаружены в породах, возраст которых превышает 2 млрд лет. Чем ближе к нашему времени, тем меньше пробелов остается в палеонтологической летописи, тем более подробной она становится. Мы видим последовательное и постепенное появление новых форм. Более того, мы видим, как из прежних форм возникали новые. Между рыбами и амфибиями, амфибиями и рептилиями, рептилиями и млекопитающими найдено так много переходных форм, что зачастую трудно сказать, к какому классу позвоночных их следует относить.

Главы 12 и 13. Географическое распространение

Биогеография возникла благодаря трудам Ч. Дарвина и А. Уоллеса. Дарвин посвятил биогеографии значительную часть «Путешествия на Бигле» и две главы «Происхождения видов...». Еще во времена Дарвина было ясно, что острова и отдельные части континентов могут менять свои очертания: возникать, поднимаясь над уровнем моря, исчезать, скрываясь под водой. Но ни Дарвин, ни его современники не могли себе представить, что в далеком прошлом континенты располагались относительно друг

друга совсем не так, как сейчас. Теперь мы знаем, что 230 млн лет назад все континенты представляли собой единый массив – гигантский материк Пангея. Около 200 млн лет назад он раскололся, и его фрагменты медленно двигались, то отдаляясь друг от друга, то вновь соединяясь, на те места, которые они занимают сейчас. Дрейф материков – это факт, подтвержденный данными геологии. Но особенно важно для нас то, что дрейф материков объясняет те особенности расселения и эволюции животных и растений, которые были необъяснимы во времена Дарвина.

Мы ясно видим последствия дрейфа материков, анализируя морфологическую, хромосомную и молекулярную дивергенцию насекомых (Кикнадзе и др., 2007), млекопитающих (Murphy *et al.*, 2007) и птиц (Dawkins, 2004).

Африканские страусы и их австралийские и южноамериканские сородичи относятся к древнейшему отряду бескилевых птиц. Представители этого отряда утратили способность летать и имеют крайне редуцированные крылья. Географическое распределение представителей этого отряда долгое время оставалось загадкой. Как нелетающие птицы могли заселить такие далекие друг от друга континенты, как Африка, Австралия и Южная Америка? По-видимому, общие предки всех бескилевых птиц обитали на юге древнего материка Гондвана. Раскол этого материка на Африку, Южную Америку, Австралию и Антарктиду (где также обнаружены ископаемые остатки бескилевых) привел к изоляции и независимой, но параллельной, эволюции бескилевых птиц (рис. 3). Однако молекулярно-генетический анализ преподнес новую загадку. Он показал, что линия африканских страусов отделилась от общего ствола бескилевых около 75 млн лет назад. В то же время известно, что Африка оказалась полностью изолированной от Южной Америки, Австралии и Антарктиды 90 млн лет назад. Решение этой загадки кроется... в Индии. Этот субконтинент долгое время сохранял связь с Антарктидой. Эта связь прервалась примерно 75 млн лет назад, когда Индийский субконтинент отправился в долгое плавание на север с предками африканских страусов «на борту». Примерно 35 млн лет назад они прибыли в Азию. Страусы расселились по Евразии и около 20 млн лет назад

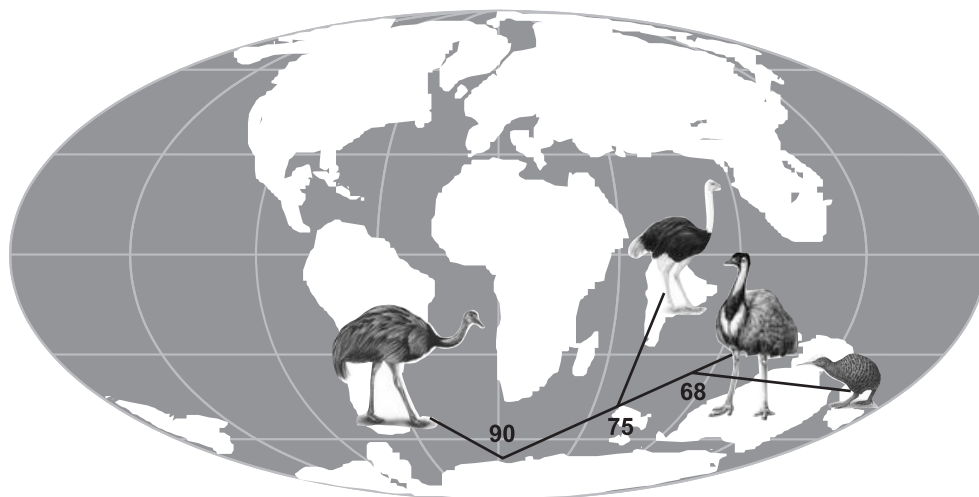


Рис. 3. Эволюция бескилевых птиц.

Цифрами обозначено время дивергенции (млн лет), определенное на основе молекулярных данных.

проникли в Африку, где процветают и по сей день (Dawkins, 2004).

Глава 14. Взаимное родство организмов; морфология; эмбриология; рудиментарные органы

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

Благодаря современным достижениям молекулярной биологии и генетики удалось расшифровать геномы человека, шимпанзе, мыши, кошки, собаки, дрозофилы, малярийного комара, риса и сотен других видов животных, растений, грибов и микроорганизмов. Мы можем сравнивать гены разных организмов и анализировать сходство и различия между ними. Мы можем изучать гены не только ныне живущих организмов, но и давно вымерших видов, используя следы ДНК в ископаемых остатках (Gugerli *et al.*, 2005).

Сравнение генов разных видов дает ключ к построению единой родословной всего жи-

вого на Земле (Pennisi, 2008). В общих чертах эта родословная хорошо соответствует той, что была построена на основе сравнительно-анатомических и эмбриологических данных. Однако молекулярная генетика более точно описывает родственные связи между таксонами, и вот тут-то и выявляются самые интересные и неожиданные явления.

Последние 20 лет ознаменовались радикальным пересмотром всего родословного древа млекопитающих с использованием данных молекулярной генетики (Murphy *et al.*, 2007). До этого филогенетическое древо выглядело вовсе не как древо, а как куст. Все его ветви – отряды – отходили от корня. Сейчас оно начинает приобретать вид древа – мы можем видеть на нем последовательные ветвления (рис. 4).

На этом древе теперь выделяются три главных ствола – афротерии (слоны, сирены, даманы, трубкозубы, златокроты и др.), неполнозубые (эндемики Южной Америки – броненосцы, ленивцы и муравьеды) и лавразиотерии (все остальные плацентарные млекопитающие). Эти три ствола образовались из-за раскола древнего материка Пангеи на Гондвану (Африка, Индия, Южная Америка, Антарктида и Австралия) и Лавразию (Евразия и Северная Америка). Гондвана затем раскололась на составляющие материка, причем первой откололась Африка. На этом изолированном континенте и развивался надотряд афротериев.

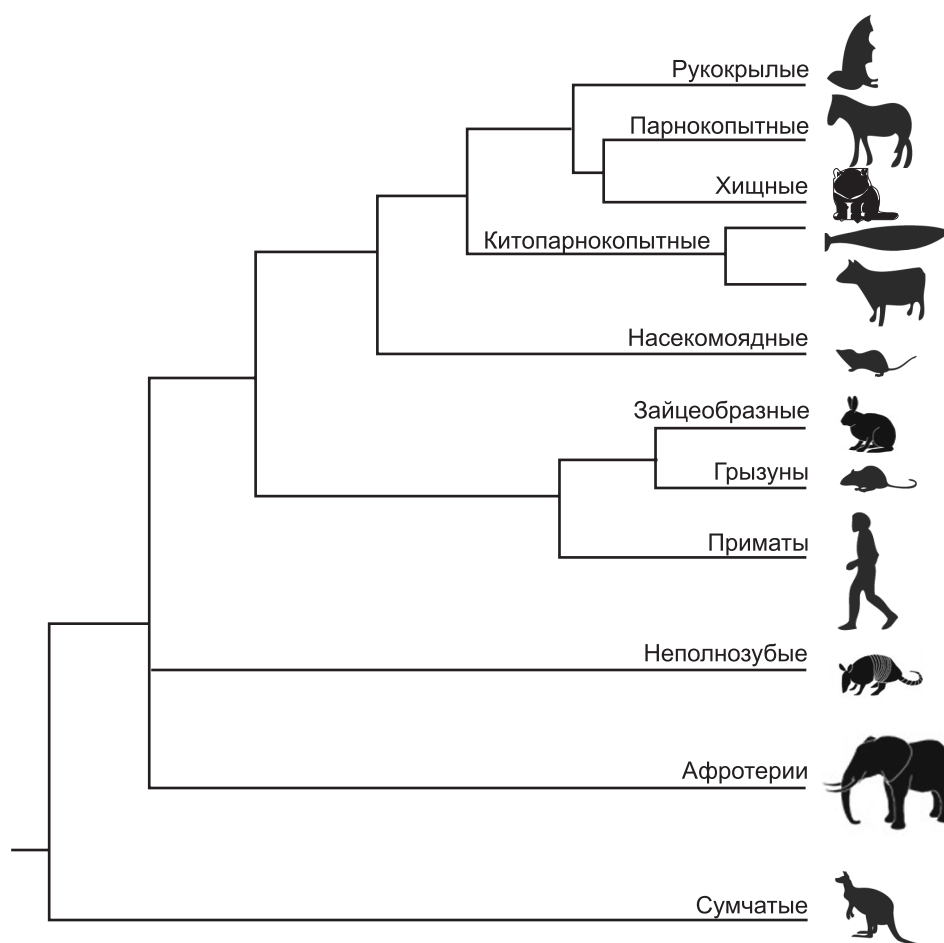


Рис. 4. Филогения млекопитающих, основанная на молекулярно-генетических данных.

Ствол лавразиотериев образует две ветви. Одна из них ведет к приматам, зайцеобразным и грызунам, а другая ветвится дальше на насекомоядных (кроты, ежи, землеройки) и хищно-копытно-рукокрылых. Как бы ни безумно выглядела последняя группа, ее общее происхождение убедительно подтверждается молекулярными данными. Более того, эти же данные показывают, что дальнейшее ветвление внутри этой группы происходило вовсе не так, как можно заключить из внешнего облика животных, ее составляющих.

Первыми отделились кито-парнокопытные. (Нет, это не опечатка. Именно так – кито-парнокопытные. В старом, домолекулярном, древе китов выводили прямо от корня куста млекопитающих. Сейчас оказалось, что ближайшим родственником китов является бегемот). Другая ветвь – пегасохищные – ветвится на непарнокопытных (лошади, тапиры, носороги), хищных (кошки, собаки, медведи, моржи и др.) и рукокрылых (ле-

тучие мыши). Порядок ветвления в пределах надотряда пегасохищных пока не вполне понятен, но есть указания на то, что первыми выделились рукокрылые, а уже потом произошло разделение непарнокопытных и хищных. Но что совершенно определено, так это то, что последний общий предок лошади и кошки существовал позже (т. е. ближе к нашему времени), чем последний общий предок лошади и коровы.

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

В ходе эволюции несколько раз происходило удвоение количества генов, отвечающих за сегментацию тела. Это создавало возможность увеличения количества сегментов и общего усложнения организации за счет специализации каждого сегмента. Иногда эта возможность реализовывалась, иногда – нет. У членистоногих, которые более сложно организованы, чем черви, этих генов больше, чем у червей. У большинства позвоночных этих генов вчетверо больше, чем у членистоногих. По-видимому, и здесь увеличение количества генов сегментации создало возможность для их дальнейшей дивергенции и повлекло за собой усложнение организации. Однако у некоторых видов рыб этих генов вдвое, вчетверо больше, чем у большинства амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, и при этом они остаются рыбами, т. е. у них была возможность усложнения организации, но она осталась нереализованной.

Увеличение количества генов создает предпосылку для усложнения организации, но было бы большой ошибкой считать этот процесс основным механизмом эволюции. Новые органы и функции возникают постепенно под действием естественного отбора мутаций, каждая из которых лишь незначительно модифицирует проявление главных основных генов регуляторов онтогенеза (Кэрролл, 2007).

Змеи, птицы и млекопитающие отличаются по множеству признаков. Один из них – это количество и положение ребер. Ген, который индуцирует развитие грудной клетки у них (как и у всех остальных позвоночных), один и тот же – *Hox-8*, отличаются лишь его регуляторные элементы. Из-за этого у удава этот ген работает почти во всех клетках эмбриональной хорды, у курицы – в ее задней части, а у мыши – в передней. Поэтому у удава ребра образуются вдоль всего позвоночника, от головы почти до кончика хвоста, у курицы – ближе к хвосту, а у мыши – ближе к голове (Carroll, 2000).

На основе очень сходного набора генов в ходе эволюции возникло поразительное разнообразие форм и функций. Конкретные пути эволюционных преобразований только начинают открываться нам в исследованиях по биологии развития. Уже сейчас ясно, что в этих изменениях решающую роль сыграло опосредованное естественным отбором накопление малых

мутаций в регуляторных областях генов, контролирующих ключевые этапы развития. Они модифицировали уровень транскрипции этих генов, время и место их включения и выключения, и это постепенно приводило к значительным изменениям в развитии.

Глава 15. Краткое повторение и заключение

В этой главе Дарвин написал пророческую фразу: «Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге и мистером Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории» (Дарвин, 1991. С. 416). Именно так все и произошло. Сейчас, через 150 лет после того, как эти слова были написаны, взгляды Дарвина и Уоллеса на эволюцию стали общепринятыми, и это действительно привело к глубокому перевороту в биологии, и не только в ней.

Выдающийся биолог Ф. Добржанский сказал: «Биология приобретает смысл только в свете эволюции» (Dobzhansky, 1973). Эволюционная биология дает ключ к пониманию принципов, по которым устроена жизнь на Земле. Базируясь на знании эволюционной истории живых организмов и понимании процессов, которые определяют их наследственные изменения и приспособление друг к другу и окружающей среде, эволюционная биология дает объяснение всем биологическим явлениям: от молекулярных до биосферных. Она объясняет, как и почему ныне живущие организмы, включая нас самих, стали такими, какие они сейчас.

Автор выражает благодарность А.А. Торгашевой за помощь в подготовке статьи. Научно-популярный вариант этой статьи опубликован в журнале «Природа», № 3, 2009.

Литература

- Гунбин К.В., Сулов В.В., Колчанов Н.А. Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 373–400.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб: Наука, 1991.

- Кикнадзе И.И., Гундерина Л.И., Батлер М.Д. и др. Хромосомы и континенты // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 332–352.
- Кропоткин П.А. Взаимопомощь как фактор эволюции. М.: Самообразование, 2007.
- Кэрролл Л. Алиса в Стране чудес. Алиса в Зазеркалье М. Наука, 1990, 359 с.
- Кэрролл С.Б. Эволюция на двух уровнях. О генах и формах // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 401–415.
- Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- Четвериков С.С. Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1983.
- Axenovich T.I., Rogatcheva M.B., Oda S. *et al.* Inheritance of male hybrid sterility in the house musk shrew (*Suncus murinus*, Insectivora, Soricidae) // Genome. 1998. V. 41. P. 825–831.
- Borodin P. Chromosomes and Speciation // Biosphere Origin and Evolution / Eds N. Dobretsov, N. Kolchanov, A. Rozanov, G. Zavarzin. Springer, 2008. P. 315–325.
- Carroll S.B. Endless forms: the evolution of gene regulation and morphological diversity // Cell. 2000. V. 101. P. 577–580.
- Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray, 1859.
- Darwin C. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1871. 2 vols.
- Dawkins R. The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Evolution. Boston: Houghton Mifflin, 2004.
- Dobzhansky T. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution // The Amer. Biol. Teacher. 1973. V. 35. P. 125–129.
- Grant P.R., Grant B.R. How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches. Princeton: Princeton Univ. Press, 2008.
- Gugerli F., Parducci L., Petit R.J. Ancient plant DNA: review and prospects // New Phytol. 2005. V. 166. P. 409–418.
- Herbers J.M. Darwin's 'one special difficulty': celebrating Darwin 200 // Biol. Lett. 2009. V. 5. P. 214–217.
- Hosken D.J. More acclaim for Darwin's theory of sexual selection // Nature. 2009. V. 458. P. 831.
- Irwin D.E., Irwin J.H., Price T.D. Ring species as bridges between microevolution and speciation // Genetica. 2001. V. 112/113. P. 223–243.
- Jacobs G.H., Nathans J. The evolution of Primate color vision // Sci. Amer. 2009. V. 300. P. 56–63.
- Johnson N.A. Speciation: Dobzhansky-Muller incompatibilities, dominance and gene interactions // Trends Ecol. Evol. 2000. V. 15. P. 480–482.
- Johnstone R.A. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 1995. V. 70. P. 1–65.
- Lamb T.D., Collin S.P., Pugh E.N., Jr. Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup // Nat. Rev. Neurosci. 2007. V. 8. P. 960–976.
- McGuffin P., Riley B., Plomin R. Genomics and behavior. Toward behavioral genomics // Science. 2001. V. 291. P. 1232–1249.
- Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Vorgelegt in den Sitzungen vom 8 Februar und 8 März 1865. 1866.
- Mertens G. Evolution, health and disease – Darwinian approaches to medicine // Acta Clin. Belg. 2009. V. 64. P. 2–6.
- Mihola O., Trachtulec Z., Vlcek C. *et al.* A mouse speciation gene encodes a meiotic histone H3 methyltransferase // Science. 2009. V. 323. P. 373–375.
- Murphy W.J., Pringle T.H., Crider T.A. *et al.* Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny // Genome Res. 2007. V. 17. P. 413–421.
- Nilsson D.E., Pelger S. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve // Proc. Biol. Sci. 1994. V. 256. P. 53–58.
- Nosil P., Harmon L.J., Seehausen O. Ecological explanations for (incomplete) speciation // Trends Ecol. Evol. 2009. V. 24. P. 145–156.
- Palumbi S.R. Speciation and the evolution of gamete recognition genes: pattern and process // Heredity. 2009. V. 102. P. 66–76.
- Parker H.G., Kim L.V., Sutter N.B. *et al.* Genetic structure of the purebred domestic dog // Science. 2004. V. 304. P. 1160–1164.
- Pennisi E. Evolution. Building the tree of life, genome by genome // Science. 2008. V. 320. P. 1716–1717.
- Pomiankowski A., Iwasa Y. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 5106–5111.
- Robinson G.E., Ben-Shahar Y. Social behavior and comparative genomics: new genes or new gene regulation? // Genes Brain Behav. 2002. V. 1. P. 197–203.
- Salathe M., Kouyos R.D., Bonhoeffer S. The state of affairs in the kingdom of the Red Queen // Trends Ecol. Evol. 2008. V. 23. P. 439–445.
- Stavenga D.G., Arikawa K. Evolution of color and vision of butterflies // Arthropod Struct. Dev. 2006. V. 35. P. 307–318.
- Trut L., Oskina I., Kharlamova A. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model // BioEssays. 2009. V. 31. P. 349–360.
- Zeder M.A., Emshwiller E., Smith B.D. *et al.* Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology // Trends Genet. 2006. V. 22. P. 139–155.
- Zimmer C. Evolution: The Triumph of an Idea. N.Y.: Harper Collins, 2001.

THE ORIGIN OF SPECIES. 150 YEARS LATER

P.M. Borodin

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia; Novosibirsk State University,
Novosibirsk, Russia, e-mail: borodin@bionet.nsc.ru

Summary

This year we celebrate 200th anniversary of Charles Darwin and 150 years of the Origin of Species: the book of all time. It was conceived by Darwin in 1838 and first published 24th November 1859. Darwin referred to the book as «one long argument», the argument for evolution by means of natural selection of random hereditary variations. Re-reading this now, we cannot help wondering, how up-to-date it is, how well it fits to modern discoveries in various fields of science: genetics, developmental and molecular biology, geology, paleontology and historical geography. In this book we can replace the facts referred by Darwin with the facts obtained recently, but the logics of the book, its main inferences and implications will remain the same.