

ФИЗИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ ФОРМИРОВАНИЯ ЭУКАРИОТ (EUKARYOTA) И МАКРОТАКСОНОВ ФАНЕРОЗОЯ

© 2011 г. О. В. Ковалев

Зоологический институт РАН
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
e-mail: kovalev@OK11495.spb.edu

Поступила в редакцию 15.12.2010 г.

Автор разрабатывает концепцию о роли фундаментальных физических механизмов в биологической эволюции с выделением этапов фазовых переходов в эволюции биосферы, способствующих реализации новых адаптивных форм. Длительный этап господства докембрийских биот определялся симметрией ближнего порядка “жидкой фазы”: в прокариотной биоте не было твердой фазы в обмене веществ клетки и межклеточного взаимодействия. Отсутствием твердых структур объясняется невозможность формирования скелета и оболочек, определяющих объем и форму тела. Поэтому в докембрии не могли появиться эукариоты. В нижнем кембрии (кембрийский взрыв) произошло формирование “твердотельных организмов” (эукариот) и становление симметрии упорядоченной фазы дальнего порядка скелетного вещества, когда атомы занимают положение, отвечающее узлам кристаллической решетки. Фазовый переход от докембрийских к фанерозойским биотам в кембрийском взрыве – это единый системный процесс с общей направленностью изменения макротаксонов и ростом сложности. У эукариот проявляется возможность твердотельной фазы реализовать различные типы симметрии в механизмах морфогенеза. Принципиальное отличие биологических систем в кембрийском взрыве от традиционных представлений о продолжительном развитии “филогенетических деревьев” состоит в проявлении взрывообразных биологических процессов в фазовых переходах биосферы. Одновременно в нижнем кембрии происходит становление всех типов протистов и многоклеточных организмов. При этом представители неродственных таксонов образуют коадаптивные экосистемы и расселяются всесветно уже в нижнем кембрии. Никогда позже в фанерозое не формируются высокие таксоны на уровне типа (phylum), а новые типы не возникают в недрах старых типов. Таксономическая категория “тип” относится только к эукариотным организмам и не желательна для использования при классификации прокариот. Каждый тип характеризуется особенностью фазовых переходов при становлении новых таксонов высоких рангов. Иерархически соподчиненная система макротаксонов, возникающая в фазовых переходах в структуре филумов многоклеточных отражает направленность биологического прогресса. Особенности симметрии этой системы позволяют сохранять таксономические свойства филума неизменными при непрерывных преобразованиях таксонов на протяжении фанерозоя.

Ключевые слова: эволюция биосферы, физические механизмы, фазовые переходы, симметрия, кембрийский взрыв, эукариоты, макротаксоны, филумы.

ВВЕДЕНИЕ

Основная проблема, препятствующая созданию согласованных подходов для разработки современных представлений об эволюционных процессах в биологических системах, связана с поиском непеременимых морфологических и молекулярных синопоморфий у макротаксонов, созданием многоцарственных систем и попытками обнаружить единую базальную часть филогенетического древа или “универсального общего предка” у неродственных макротаксонов.

В междисциплинарных эволюционных исследованиях сохраняется тенденция не применять для анализа эволюционных процессов приемы и модели теоретической физики. В настоящей ста-

тье развивается концепция о роли физических механизмов в биологической эволюции, опубликованная в монографии “Фазовые переходы в биологических системах” [22, 23]. На наш взгляд, самая характерная особенность эволюции организмов связана с формированием систем с фазовыми переходами, способствующими реализации новых адаптивных форм в пределах ограниченных возможностей существования жизни и постоянного изменения внешних условий на этапах развития жизни на Земле.

Автор выделяет этапы фазовых переходов в эволюции биосферы от доядерной прокариотной биоты ко времени становления современной эукариотной биосферы и выдвигает предположение, что систематические категории – иерархическая систе-

ма макротаксонов, выделяемых систематиками при классификации организмов, – формируются физическими механизмами эволюционных процессов, а сами макротаксоны являются индикаторами фазовых переходов в истории эукариот фанерозоя.

1. ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ФИЗИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ ДЛЯ АНАЛИЗА ПРОЦЕССОВ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Для объяснения длительного этапа господства докембрийских прокариотных биот необходимо ввести понятие симметрии ближнего порядка “жидкой фазы”, определяющей устойчивость прокариотных организмов. В прокариотной биоте не было твердой фазы в обмене веществ клетки и межклеточного взаимодействия, которая появляется только с формированием эукариот и находит отражение в эволюции скелетных структур. Твердые структуры определили не только формирование скелета, но и оболочек, сохраняющих объем и форму тела, а также оболочек ядра.

Как известно, жидкость отличается от твердого тела тем, что в ней существует “ближний порядок” скоррелированности ее молекул на микро-расстояниях, но нет “дальнего порядка” скоррелированности на макрорасстояниях, характерных для твердых тел, что хорошо наблюдается, в частности, в кристаллических структурах [7–9, 24]. Именно в этом причина столь существенного различия многих физических свойств жидкой и твердой фазы вещества. Реализации симметрии в механизме формообразования тела способствует наличие собственной симметрии “дальнего порядка” твердой фазы.

Для количественного описания изменения симметрии в теории фазовых переходов вводится понятие параметра порядка, а изменение симметрии, связанное с неустойчивостью симметричного состояния, носит название спонтанного нарушения симметрии [10, 47, 50]. Как будет показано ниже, есть все основания принять гипотезу о том, что симметрия играет ведущую роль в механизмах формообразования эукариот, неся в себе информацию как о наиболее существенных особенностях процессов внутри организма, так и о его взаимодействии с внешней средой.

Для наших исследований существенно, что в основе общей теории фазовых переходов лежит изменение симметрии системы [46, 50]. Общая теория фазовых переходов 2-го рода [30], разработанная Л.Д. Ландау еще в 1937 г., основана на представлении о связи фазового перехода с изменением группы симметрии физической системы. Симметрия может измениться при бесконечно малом изменении состояния системы. Это означает, что фазовый переход происходит при определенных зна-

чениях параметров (температуры, давления и т.п.) [46]. Фундаментальные особенности физических механизмов симметрии и спонтанное нарушение симметрии [11, 12], по нашему представлению, являются очень важными факторами на всех этапах эволюции биологических систем. Этими закономерностями мы можем объяснить эволюцию организмов, относимых систематиками к различным макротаксонам.

Система обладает симметрией, если ее свойства остаются инвариантными при некотором преобразовании ее элементов. При исследовании эволюционных проблем особая значимость симметрии связана с инвариантностью (неизменностью) систем или структур относительно их преобразований, например, в процессе эволюции макротаксонов, относимых к различным типам. На протяжении геологической истории фанерозоя признаки, характеризующие типы и разделяющие эти макротаксоны, остаются неизменными, несмотря на появление бесконечного разнообразия таксонов различного уровня.

Отсутствие твердых структур оказалось у прокариот определяющим в невозможности формировании скелета и оболочек, сохраняющих объем и форму тела, а также оболочек ядра. В этой фазе эволюции биосферы не могли реализоваться различные типы симметрии [11, 12], как это происходило, например, в эволюции кристаллов. Хотя еще на заре жизни появились жидкие биологические кристаллы – гелеобразные формы ДНК с очень большими периодами кристаллической решетки, все же не могла реализоваться симметрия кристаллической решетки и образование упорядоченных структур. При становлении современной биосферы в нижнем кембрии происходят фазовые переходы из неупорядоченной фазы ближнего порядка прокариотных биот в упорядоченную фазу дальнего порядка. В таких условиях становления дальнего координационного порядка при кристаллизации атомы занимают положение, отвечающее узлам кристаллической решетки [48].

2. НЕУПОРЯДОЧЕННАЯ ФАЗА БЛИЖНЕГО ПОРЯДКА В БИОТАХ ПРОКАРИОТ ДОКЕМБРИЯ И ФАЗОВЫЕ ПЕРЕХОДЫ К СОВРЕМЕННОЙ БИОСФЕРЕ

Возможности существования эукариот (*Eukaryota*) в докембрии до последнего времени обсуждаются как важнейшие нерешенные проблемы в многочисленных исследованиях [62, 65, 66, 70]. Следует иметь в виду, что в современных эволюционных представлениях господствует парадигма очень раннего появления эукариот в протерозое, основанная не на анализе системных процессов, а на оценке отдельных находок.

2.1. Поиски эукариот в докембрии и вендско-эдиакарские “протисты” и многоклеточные

На протяжении более 3 млрд. лет докембрия в эпиконтинентальных бассейнах не было “твердых” организмов. Поэтому допустимо предположение, что в такой среде просто не могли появиться эукариоты. Все прокариоты имеют ближний порядок пространственной корреляции органического вещества неупорядоченной фазы.

Однако, современные модели молекулярных часов, основанные на сравнительном анализе геномов прокариот и эукариот, поддерживают постоянный целенаправленный поиск “общих предков” в глубинах докембрия.

До недавних пор существовало единодушное мнение, что древнейшие эукариоты появились 2.7 млрд. лет назад. Предполагаемая же радиация многоклеточных животных и их типов определялась не позднее 1.2 млрд. лет назад [75]. При отсутствии каких-либо палеонтологических материалов для реконструкции начальных этапов формирования эукариот, серьезное значение придавалось биомаркерам – органическим молекулам, указывающим на метаболизм эукариот. Так, следы стероидных соединений были обнаружены в архейских сланцах Австралии с возрастом 2.7 млрд. лет [56]. Авторы посчитали единственную находку следов этих биомаркеров доказательством появления эукариот, и в последующих сводках по древнейшим эукариотам чаще всего ссылаются именно на эту австралийскую работу. Но исследователи из трех австралийских университетов продолжали изучение этих уникальных позднеархейских сланцев и выяснили, что биомаркеры в них оказались относительно молодыми нефтями, проникшими в сланцы и обнаруженными в шлифах [69]. Таким образом, древнейшие следы присутствия эукариот датируются уже на 1 млрд. лет позднее. Однако эти новые публикации все еще малоизвестны и попрежнему бытуют представления, что, благодаря находкам биомаркерных молекул с уровня 2.77 млрд. лет, существование эукариот не вызывает сомнений [39].

В последнее десятилетие произошел необычайный рост числа публикаций, связанных с различными направлениями микропалеонтологии, в частности, с изучением микрофоссилий различных групп протистов фанерозоя и предполагаемых протистов протерозоя. Научные школы публикуют регулярные обзоры с участием палеонтологов различных стран по находкам эукариот в протерозойских океанах [65]. Фоссилии предполагаемых эукариот, включая формы с комплексами ультраструктур на клеточных стенках, отнесены к протистам. Эти ископаемые остатки неясной систематической принадлежности встречаются в ансамблях от позднего палеопротерозоя до раннего мезопротерозоя (1600–

1300 млн. лет) и в ансамблях позднего мезопротерозоя и раннего неопротерозоя (1300–720 млн. лет). Ансамбли микрофоссилий отнесены к небольшому числу возможных фанерозойских типов протистов (красные и зеленые водоросли, багрянки и др.) и предполагаемых грибов [67].

Среди протерозойских фоссилий наиболее известны виды рода *Udokania* из Сибири. О возможной принадлежности удоканий к многоклеточным доэукариотным организмам свидетельствует неизменность диагностических признаков и отсутствие изменчивости в течение более одного миллиарда лет (не характерные для дискретных таксонов эукариот на протяжении столь значительного геологического времени) вида *Udokania problematica* Leites от нижнего до верхнего протерозоя. Этот вид, традиционно относимый к кишечнополостным (тип “*Coelenterata*?”), был собран в больших скоплениях на территории Сибири в карбонатах в виде отдельных “колоний” – розеток, веточек, гнездовых скоплений [41].

Однако находки предполагаемых многоклеточных и одноклеточных эукариот в протерозое были единичны и не отражали системных свойств, характерных для таких сообществ в фанерозое. Впервые формирование устойчивых ассоциаций, включающих десятки макроскопических многоклеточных организмов, происходит на протяжении всего 40 миллионов лет венда перед началом фанерозоя. Уникальные сообщества достигли расцвета в конце эдиакары, но их существование прекратилось на рубеже фанерозоя или чуть ранее [31].

2.2. Ископаемые эмбрионы диапаузирующих яиц “животных” в эдиакаре–ордовике

Фосфатизированные микрофоссилии из формации Доушаньюто на юге Китая были интерпретированы как эмбрионы многоклеточных животных и вызвали целый поток публикаций [54, 61, 76–78].

Вначале все ископаемые материалы относились только к эдиакаре (эдиакарий, Ediacaran, 635–542 млн. лет), и появление яиц и “эмбрионов” неизвестных многоклеточных животных объяснялось обогащением кислородом океанических вод после двух этапов Криогенного периода (криогений, Cryogenian) между 725 и 635 млн. лет [73, 78].

Однако группа авторов [58] обнаружила эмбрионы и яйцевые капсулы на других территориях, но уже в фанерозойских отложениях: в нижнем кембрии Сибири, среднем кембрии Австралии и нижнем ордовике Северной Америки. Предполагается, что яйца и эмбрионы могут относиться к приапулидоподобным скалидофоридам рода *Markuelia*. Но такое сравнение палеозойских находок с эдиакарскими не совсем корректно: многочисленные фоссилии на юге Китая ограничиваются эдиакарой и не переходят в кембрийские отложения.

Естественно, опубликованные материалы вызвали волну критики: фоссилии не являются эмбрионами и последующие стадии развития не найдены [53, 68]. Предполагалось, что это гигантские сероокисляющие археобактерии [53]. Но при сравнении с ископаемыми бактериями группа исследователей [76] обнаружила очень сложное строение мембраны у “эмбрионов”: спиральную борозду с радиальными каналами. Было высказано предположение, что эмбриональные стадии относятся к ископаемому виду книдарий *Sinocyclocyclicus guizhouensis*. Однако следует учитывать, что представители всех классов этого типа обладают книдоцитами, не встречающимися ни в одной из групп многоклеточных [6]. Книдоциты появляются только в фанерозое и сохраняются при фоссилизации.

3. НИЖНИЙ КЕМБРИЙ: ПОЯВЛЕНИЕ ТВЕРДОТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ И СТАНОВЛЕНИЕ УПОРЯДОЧЕННОЙ ФАЗЫ ДАЛЬНЕГО ПОРЯДКА

Появление “твердотельных” организмов и происхождение эукариот в нижнем кембрии характеризует глобальный фазовый переход к современной биосфере. Нам не известны причины взрывообразного изменения биот при завершении эдиакары и вряд ли будут обнаружены начальные этапы этих процессов в палеонтологической летописи. Координационное упорядочение скелетного вещества эукариот связано с пространственной модуляцией биот при завершении эдиакары и вряд ли будут обнаружены начальные этапы этих процессов, когда атомы занимают положение, отвечающее узлам кристаллической решетки, т.е. возникает дальний координационный порядок. Эти лавинообразные процессы не ограничиваются фазовыми переходами к новому типу клеток. Появляется бесконечное разнообразие микроструктур организмов в условиях спонтанного нарушения симметрии и эволюции сложности. Нет единого интегрального определения биологической сложности, как нет и объяснения различий в росте сложности у эукариот и прокариот [25]. Однако известна важная роль симметрии в упорядоченных фазах [48]. Поэтому спонтанные нарушения симметрии в фазовых переходах между макроскопическими состояниями (фазами) организмов, происходящих при меняющихся значениях внешних параметров в геологической истории фанерозоя, формируют тренд “сложности”, который традиционно принимается как биологический прогресс.

Фазовые состояния организмов в этих переходах определяются систематиками путем присвоения тем или иным группам определенного таксономического ранга.

3.1. Кембрийский взрыв: происхождение эукариот

По нашим представлениям, в нижнем кембрии произошло всеобъемлющее формирование нового состояния фанерозойской биоты: в результате происхождения эукариот и становления их фанерозойских макротаксонов – типов (phyla).

Последовательность эволюционных событий при смене биот предлагается нами в следующем сценарии, где кульминационным моментом оказался кембрийский взрыв: одновременное скоррелированное поведение большой системы по формированию всех как современных, так и вымерших макротаксонов протистов и многоклеточных, которым целесообразно придать ранг типов. Этот фазовый переход смены докембрийской и фанерозойской биот происходит в чрезвычайно короткий отрезок геологического времени в нижнем кембрии (возможное начало фанерозойских событий – 541 млн. лет назад), т.к. в предшествующий период в эдиакаре (венде) не обнаружены родственные формы для фанерозойских типов, а в течение всего фанерозоя новые типы больше не формировались. Кембрийский взрыв – это единый разовый системный процесс спонтанного нарушения симметрии эукариот, после которого сохраняется инвариантность (неизменность) систем сформировавшихся макротаксонов при непрерывной смене соподчиненных таксонов.

Важная особенность кембрийского взрыва связана с происхождением и глобальным распространением экосистем, включающих коадаптивные взаимозависимые комплексы организмов, стабилизирующих сообщества. Все эти системы появляются при дивергенции макротаксонов (типов, классов) эукариот. Таксоны разнообразных групп, относимых систематиками к различным рангам, образуют совокупность экологических компонентов биот. Коадаптивные условия в экосистемах создают все расширяющиеся возможности для коэволюционных процессов, что, в свою очередь, приводит к повышению устойчивости систем и росту биоразнообразия такой скоррелированной биоты фанерозоя.

Становление эукариот происходит вначале на системном уровне формирования “надклеточного” организма, даже если это касается “одноклеточных” протистов. Прежде всего, протисты (*Protista*) достигают качественно нового уровня организации, не выходя за пределы клетки [42]. При этом используются белковые структуры прокариот: известно, что значительная часть белковых доменов (последовательностей аминокислот) у эукариот имеет прокариотное происхождение.

Главной чертой эволюционного процесса цитоидизации, т.е. образования клеткоподобных организмов, было появление скелетов. Следует отметить важные особенности эукариот, появившиеся при эволюции твердых структур в нижнем кембрии: поверхностную структуру плазмалеммы, образо-

ванную трехслойной поверхностной мембраной, и двойную мембрану ядерной оболочки, сформировавшуюся при обособлении клеточного ядра. Тем самым блокируются возможности горизонтального переноса генетического материала. Эти поверхностные структуры позволяют сохранять объем, форму и скелет в эволюции таксонов эукариот в фанерозое. В числе наиболее весомых признаков протистов называются особенности цитоскелетной структуры покровов [18].

У эукариот проявляются возможности твердой фазы вещества реализовать различные типы симметрии в механизмах морфогенеза.

Следует выделить наиболее существенные особенности внешних условий в начале раннего кембрия, благоприятствующие эволюционным процессам, которые могли иметь большое значение для возникновения эукариот.

3.2. Эпиконтинентальные бассейны. Роль биоминерализации в происхождении типов эукариот

Условия климата в начале нижнего кембрия были благоприятны для эволюции биологических систем в эпиконтинентальных бассейнах. Для этих огромных мелководных бассейнов нет современных аналогов, они располагались на большей части кратонов, водная масса которых была весьма насыщена микроорганизмами [40]. Палеотемпературы мелководной зоны, например, на Сибирской платформе в томмотском веке приблизительно составляли 28–32°C [35].

Следует отметить необычайно высокий уровень концентрации атмосферного CO₂ в кембрии: подобный уровень более не повторяется в истории фанерозоя [55]. Условия очень теплого климата раннего палеозоя обеспечивали динамику биологического взрыва макротаксонов и их быстрое глобальное расселение.

Геологи выделяют сульфатные воды в палеоморях; в этих водах были представлены почти все классы окисленных минералов, накопленные в процессах жизнедеятельности прокариот. С биогенным минералообразованием связано формирование скелетов эукариот. Палеонтологов нередко не так поражает сам феномен быстрого увеличения разнообразия фоссилий, как экспансия биогенного минералообразования и ее широкое распространение во время кембрийского взрыва [57]. Однако изучение матрицируемой биоминерализации, когда появление твердого тела контролируется органической матрицей, привело исследователей к странному выводу о сходстве этих процессов как у эукариот, так, например, и у цианобактерий порядка *Mastigocladales* [13]. Делается заключение, что системы полисахаридных пластин, которые входят в состав органической матрицы при минерализации скелета, образуются в аппарате Гольджи [13]. По-

этому, вероятней всего, следует полагать, что аппарат Гольджи, свойственный только эукариотам, является важным маркером эволюции твердого тела у эукариот в фанерозое.

Как происходили последовательные этапы появления биоминерализации у протистов и многоклеточных? А.А. Кораго [27] обнаружил, что у “простейших” одного вида как правило формируется только один определенный минерал. Вероятно, это относится только к протистам и отражает очень важный этап эволюции эукариот в выборочном ограничении транспорта гидратированных минералов внутрь клетки для создания скелета. Прекрасная иллюстрация этого процесса приводится М.С. Афанасьевой и Э.О. Амоном [4, 52] для радиолярий. Скелет радиолярий состоит из опала (SiO₂ · nH₂O). Первичный гидратированный SiO₂ поступает в клетку-организм радиолярий из морской воды. При этом в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Затем происходит процесс перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному. Процесс роста скелета в клетке контролируется цитобиохимическими реакциями, управляемыми аппаратом Гольджи.

3.3. Хорология: пространственное распределение представителей кембрийских типов

Колоссальным фактическим материалом по сопряженному развитию в фанерозое доминантных групп мелкомерных скелетных гидробионтов располагает прикладная микропалеонтология. На примере изменения разнообразия родов, относящихся к различным типам морских организмов, – остракод, фораминифер и радиолярий – показано [17], что, несмотря на значительную разницу во времени становления, доминирующего положения и взрывного роста биоразнообразия каждой из этих групп в сообществах, первые редкие представители всех групп фиксируются в геологической летописи кембрия. Протисты с хорошо сохраняющимися скелетами в ископаемом состоянии, например тип *Radiolaria*, представлены в нижнем кембрии всеми высшими таксонами [4].

Весьма показательна динамика таксономического разнообразия класса двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*), появившихся уже в раннем кембрии, но обнаруженных лишь в последние годы по крайне редким формам мелких размеров из нескольких родов. Только с мезозойского времени двустворки становятся одной из основных групп бентоса [34].

3.4. Особенности скелетных структур протистов (Protista)

Что же явилось толчком к лавинообразному формированию скелетных структур эукариот в нижнем

кембрии? Своеобразие этих механизмов можно обнаружить в особенностях скелетов у представителей различных типов протистов.

В основе скелетных образований цитоплазмы протистов лежат два типа структур – микрофиламенты диаметром 4–10 нм и микротрубочки диаметром 24–26, до 40 нм, последние выполняют в клетке как опорную, так и сократительную функции [42]. Микротрубочки с толщиной стенок около 5 нм содержатся почти во всех других эукариотических клетках. Их жесткие структуры образуют опорную систему клетки, своего рода цитоскелет. Микротрубочки принимают участие в различных внутриклеточных процессах (центриоли, базальные тельца, реснички и жгутики), в перемещении других клеточных органелл, например, пузырьков Гольджи [14].

В основе поверхностных структур протистов, как у всех эукариотных клеток, лежит плазмалемма, образованная трехслойной поверхностной мембраной. Почти у всех клеток протистов имеется субмембранный слой микрофиламентов. Под плазмолеммой некоторых жгутиконосцев микротрубочки, связанные с поверхностной мембраной, образуют единый комплекс – тубулемму [36].

Наконец, проблема, связанная с вопросами происхождения многоклеточных организмов, может быть решена при исследовании эволюции протистов. Хотя большинство протистов представлено одноклеточными формами, многие таксоны из различных типов образуют колонии, имеющие все возможные варианты форм; встречаются и сетчатые плазмодии – огромные многоядерные особи [36]. Возможные затруднения могут быть связаны с отсутствием промежуточных форм в ископаемом состоянии, т.к. многоклеточные эукариоты представлены уже в нижнем кембрии большим разнообразием форм.

Очень точно отразил выход из противоречий в этой проблеме Л.Н. Серавин. По его представлению [42], многоклеточность, как таковая, возникает легко, независимо и многократно в самых различных ветвях филогенетического древа эвкариот.

4. ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ МАКРОТАКСОНОВ: ДИВЕРГЕНЦИЯ ФИЛУМОВ НА ПЕРЕЛОМНЫХ РУБЕЖАХ

Необычная скорость эволюционных процессов в кембрийском взрыве не имела равных на этапах развития биосферы – одновременно в нижнем кембрии появляются, вероятно, все типы протистов и многоклеточных организмов. При этом представители высоких таксонов из неродственных организмов образуют коадаптивные экосистемы и расселяются всесветно уже в нижнем кембрии. Никогда позже в фанерозое не развиваются высокие таксоны на уровне ранга нового типа (phylum), а новые

типы не могут возникнуть в недрах старых типов. Почему невозможно развитие новых макротаксонов ранга типа после кембрия? Кембрийский взрыв представляет собой единый системный процесс – фазовый переход к новому состоянию биосферы, в котором этапы происхождения и развития таксонов связаны с относительно ограниченным числом кембрийских макротаксонов, которым может быть присвоен ранг типов. Все новые макротаксоны фанерозоя представляют иерархические соподчиненные системы таксонов кембрийских типов. Поэтому развитие новых макротаксонов ранга типов было бы возможно только после полного разрушения биоты в новом фазовом переходе биосферы.

Несмотря на сравнительно ограниченный ископаемый материал по находкам макротаксонов в нижнем кембрии, важные свидетельства представляют группы с хорошо развитыми скелетами.

В наиболее разработанной системе среди ископаемых протистов – радиолярий [3, 52] – отмечается, что в кембрии почти одновременно появились все основные скелетные конструкции радиолярий и различные группы радиолярий развивались, в определенной степени, параллельно.

Для наиболее разнообразного и многочисленного типа многоклеточных животных – членистоногих – приводится обоснованное заключение о возникновении в результате эволюции многочисленных стволов членистых животных, у которых многократно независимо появляются отдельные черты членистоногих [37].

Фазовые переходы в кембрии и на последующих переломных этапах фанерозоя представляют собой смену относительно устойчивых макросостояний – фаз в быстрых процессах фазовых переходов. При этом, макросостояние может быть охарактеризовано небольшим числом параметров порядка (тип симметрии кристаллической решетки, особенность биоминерализации, сравнительная характеристика геномов и др.).

Общие закономерности практически одновременного по геологическим масштабам происхождения как одноклеточных протистов, так и многоклеточных эукариот определили сходство процессов развития соподчиненных высоких таксонов у кембрийских типов эукариот в течение всего фанерозоя.

4.1. Формировалось ли единое филогенетическое древо эукариот?

Самые популярные тенденции в позиционирующих направлениях исследований биологической эволюции, к сожалению, обнаруживаются в согласованных подходах использования методологии кладистики. Хотя В. Хенниг предлагал не учитывать палеонтологические данные, некоторыми палеонтологами принимается, что кладогенез (клади-

стическая история) – это процесс развития филогенетических групп организмов – клад, рассматриваемых безотносительно их свойств [44].

Редукционизм по отношению к традиционной систематике принимает такие крайние формы как публикация большой группы авторов [51] по молекулярной филогении протистов: при использовании кладистических категорий (cluster, clade, core), вместо традиционных рангов таксонов были выделены “высшие подразделения” : supergroup, first rank, second rank.

На сайте “Tree of Life Eukaryotes” [64] эукариоты кластеризуются в таких “эволюционно связанных кластерах” как, например, *Opisthokonta*: животные, грибы, хоанофлагеллаты и филозные амёбы.

При построении схемы универсального филогенетического древа жизни [63, 74], состоящего из трех основных доменов (царств) – *Eubacteria*, *Eukaryotes*, *Archaea*, подчеркивается роль единого гипотетического “корневого” предка. Предковые линии этих царств происходят от возникновения первичной клетки – “предклетки”. Особое значение придается горизонтальному переносу генов: запутанная геномная мозаика и принцип множественного взаимодействия геномных сетей [59, 60] приводят к разнообразию форм филогенетических деревьев.

По нашему мнению, полифилетическое происхождение макротаксонов в ранге “типа” в кембрийском взрыве не соответствует традиционным представлениям о монофилии и едином родословном древе эукариот. Никаких единых филогенетических стволов не образовывалось при происхождении макротаксонов ранга типа. Формирование макротаксонов, образующих систему филума, происходило спонтанно и независимо при образовании твердых структур как у одноклеточных организмов, основавших различные типы *Protista*, так и у остальных многоклеточных эукариот.

4.2. Происхождение в кембрийском взрыве макротаксонов в ранге типа

Что представляет собой природная конструкция “типа” (phylum) с позиции фундаментальных физических закономерностей и таксономических подходов? Общепринято считать, что “разнообразные типы животных, возникших в результате крупных докембрийской и кембрийской радиаций, соответствуют более или менее одновозрастным альтернативным планам строения” [6, стр. 47].

“План строения” стал очень популярен для характеристики макротаксонов как некий набор структурных блоков, но, к сожалению, подобное определение малоинформативно.

Исходя из традиционных расчетов определения хода микроэволюционных процессов и времени, необходимого для реализации “больших скач-

ков” эволюции, например фотосинтеза, оказалось, что вероятность его возникновения абсурдно мала и превышает время жизни Вселенной [49].

Типы (phyla) – главные структурные составляющие дискретной системы макротаксонов эукариот, возникшие при формировании эукариот и фанерозойской биоты в нижнем кембрии (кембрийский взрыв) как фундаментальная основа устойчивости и стабильности биоты и эволюционных стратегий прогрессирующего роста биоразнообразия таксонов. Таксономический ранг типа относится только к эукариотам и не имеет аналогов в докембрии.

В типах проявляется свойство целостности системы фанерозойской биоты, реализующейся в возможных способах существования этих макротаксонов, их взаимодействии с другими типами и внешней средой. В них представлены способы формирования организмов с определенной пространственной конфигурацией и структурой, особенностей их развития и обмена веществ, а также взаимодействий в коадаптивных системах, отличных от этих характеристик других типов.

Тип эволюционирует как иерархическая система существования организмов в нескольких “рангах” соподчиненных систематических категорий (классов, отрядов, семейств, триб, родов). Особенности симметрии этой системы позволяют сохранять таксономические свойства типа неизменными при непрерывных преобразованиях таксонов на протяжении фанерозоя. Группы преобразований в пределах ранга типов, определяющие свойства этих систем инвариантными, могут составлять группы симметрии [19].

Со свойствами симметрии физических систем тесно связаны законы сохранения, согласно которым численные значения некоторых физических величин не изменяются со временем [33].

Каждый тип характеризуется особенностью фазовых переходов при становлении новых таксонов высоких рангов, происходящих в ходе его эволюции, а также дивергенции иерархически соподчиненных таксонов на уровне отрядов и семейств, в которых в максимальной степени проявляются адаптивные возможности типа, соответствующие тому или иному этапу его существования.

4.3. Фазовые переходы в эволюции макротаксонов в течение фанерозоя: возникновение таксонов ниже ранга типа

Происхождение и развитие новых макротаксонов, которым присваиваются высокие ранги при классификации (классы, отряды), возникающие в фазовых переходах в структуре филумов многоклеточных, отражает направленность биологического прогресса. Это связано со становлением все более устойчивых состояний при спонтанных нарушениях симметрии. Различия в рангах макротаксо-

нов в этих фазовых переходах на уровне ископаемых или современных подклассов–подотрядов дают возможность избежать искусственного объединения нескольких типов в рангах “подтипов”.

В характерных для нового класса признаках присутствуют особые свойства симметрии, в которых проявляются базисные механизмы адаптации данного таксона. Морфофизиологические признаки, отражающие изменение симметричных свойств в эволюции филума, связаны с основными трендами биологического прогресса группы (эволюция спорифита у сосудистых растений, эволюция амниот, а также покровов, пера и полета у позвоночных, эволюция полета и формирование куколки у насекомых). Показатели прогрессивных эволюционных преобразований, получившие популярные термины “ангиоспермизация” и “маммализация” появляются параллельно и независимо в эволюции различных макротаксонов.

Вершины эволюции типа – классы млекопитающих и птиц имеют самые высокие уровни гомеостаза среди всех организмов. В целом, каскады фазовых переходов в эволюции позвоночных носят ступенчатый характер непрерывного роста биологической организации. Чем больше возможностей получает тип для становления новых фазовых состояний в рангах класса–отряда, тем значительно увеличивается рост биологической организации и тем разнообразнее будут морфологические и физиологические показатели биологического прогресса.

Существенно, что в кайнозойскую эру фанерозоя приостанавливаются процессы по возникновению и развитию макротаксонов уровня новых классов у представителей всех типов. Самое большое число таксонов уровня новых отрядов как новых фазовых состояний типа, в кайнозое появляется среди млекопитающих. Наконец, самыми последними отрядами, появившимися в кайнозое, были специализированные паразиты млекопитающих и птиц: вши, пухоеды и блохи.

Возможное объяснение процессам ограничения развития новых уровней высоких таксонов может быть связано с резким снижением содержания углекислого газа в атмосфере. Эти процессы в фанерозое приводили к сильным похолоданиям и оледенениям. Для кайнозоя характерна самая низкая концентрация атмосферного углекислого газа в истории фанерозоя [5, 55].

Можно допустить, что с особенностями генома связана невозможность становления новых классов у некоторых высших эукариот в фазовых переходах в периоды глобальных кризисов. У протистов после вымираний макротаксонов уровня классов в палеозое каскад фазовых переходов начинается с новых высоких таксонов, не выше отряда или семейства. Однако подобная смена высоких таксонов оказалась свойственна представителям такого господствующего в фанерозое типа, как иглокожие

(*Echinodermata*): из 20 классов в палеозое (преимущественно с кембрия до силура) вымирает 15 классов, а современные иглокожие представлены лишь 5 классами [71]. Уровень биологической организации представителей этих пяти классов мало изменился со времен палеозоя.

Следует отметить, что различные типы протистов (*Protista*) выделяются крайне высоким уровнем экстраординарных вымираний таксонов. Общее вымирание радиолярий–полицистин палеозоя составило 95.5% родов и 97.7% видов, исчезновение радиолярий мезозоя сопровождалось вымиранием 96.6% родов и 99.4% видов [4]. Хотя изменения таксономического разнообразия радиолярий совпадают с основными массовыми вымираниями биоты в фанерозое, установленными А.С. Алексеевым [1, 2], существуют значительные различия в массовых вымираниях радиолярий, возможно и других протистов, по сравнению с представителями морских фаун на различных рубежах. Например, рубеж юры и мела известен как момент одного из массовых вымираний радиолярий [4], хотя общий уровень вымирания родов морских организмов не превышает 30%, а семейств достигает только 5% [72].

Вымирания высоких таксонов уровня классов и подклассов у протистов не сопровождаются формированием новых классов и на переломных рубежах появляются высокие таксоны уровня отряда, семейства и подсемейства.

4.4. Высшие эукариоты

Генетики обнаружили существенную закономерность замораживания сложности геномов высших эукариот по числу содержащихся в них генов на уровне 15–30 тысяч [25, 26]. Эта группа эукариот в сравнительной характеристике геномов не имеет четких границ, хотя охватывает значительную часть видов растений, беспозвоночных и млекопитающих. Но именно в этой группе, по нашим представлениям, происходили самые сложные фазовые переходы по формированию каскадов новых фазовых макросостояний типов уровня новых классов, обеспечившие общий биологический прогресс в эволюции биосферы фанерозоя. Эта группа, прежде всего, может быть ограничена только тремя (!) типами с самым большим разнообразием каскадов фазовых переходов, наибольшим числом высоких таксонов уровня классов, наибольшим биоразнообразием таксонов, необычным числом видов и высшими уровнями гомеостаза, а также исключительным богатством коадаптивных связей: членистоногие, позвоночные и сосудистые растения.

Действительно, при бесконечном разнообразии представителей только этих трех типов можно оценить значимость исключительно эффективного способа кодирования огромного разнообразия

вариантов одного и того же белка, сделавшее ненужным дальнейшее увеличение геномов эукариот [25].

5. РОЛЬ ФАЗОВЫХ ПЕРЕХОДОВ В ПРОИСХОЖДЕНИИ БИОТЫ ФАНЕРОЗОЯ

Предположение о возможном появлении нового типа в геологической истории фанерозойской биоты эукариот позже кембрия свидетельствовало бы о своеобразном “сбое” в коадаптивной системе, т.к. это могло быть результатом неустойчивости и несовершенства сформированной сложной структуры ценофильной биосферы, состоящей из коадаптивных дискретных систем – типов. Поэтому традиционные подходы систематиков, позволяющие связывать происхождение того или иного типа с различными периодами фанерозоя, могут быть объяснены лишь невозможностью обнаружить неустойчивые состояния при фоссилизации биоминеральных структур на ранних этапах становления такого филума и появление более устойчивых к фоссилизации форм на более поздних этапах эволюции.

Последовательность фазовых переходов в истории типов формирует стабильность биоты и рост уровня гомеостаза коадаптивных систем.

5.1. О скорости эволюционных процессов: возможны ли состояния стазиса на этапах становления биоты фанерозоя?

Генетиками принимаются представления палеонтологов о непостоянстве скорости эволюции: долгие периоды (десятки и сотни миллионов лет) относительной стабильности морфологии (стазис) могут сменяться краткими эволюционными взрывами [15]. Но, например, персистентные формы – филогенетические реликты (брадителеские роды) [43] – отражают лишь особенность морфологической эволюции отдельных таксонов и являются скорее исключением в эволюции скоррелированной биоты фанерозоя. Стазис противоречит глобальному тренду эволюции – росту сложности организмов [25]. Ископаемые материалы дают бесконечное разнообразие фазовых переходов при освоении новых ниш и формировании макротаксонов с высокими скоростями отрядных дивергенций и дивергенций семейств.

Общей закономерностью формирования первичных биоморф, относящихся, например, к наиболее примитивным группам амфибий, рептилий и млекопитающих, оказывается ограничение небольшими размерами – нанофагия, при отсутствии специализированных структур челюстного аппарата [16]. Нанофаги в наших моделях – филогенетически молодые “ювенильные таксоны” [20–22]. Ювенильные таксоны являются начальными этапами в эволюции надвидовых таксонов и провоцируются к экспансии на новые территории, обеспечивая бы-

строе заполнение новых экологических ниш.

Таким образом, в макроэволюционном процессе развития скоррелированной фанерозойской биоты получается новое состояние взаимодействующих коадаптивных ансамблей из представителей различных филумов. Коэволюционные процессы в коадаптивных группах покрытосеменных растений, грибов, позвоночных, членистоногих и протистов сопровождаются эволюционной радиацией родов с высокими темпами формообразования. Иллюстрацией этого нового фазового состояния биоты могут служить дождевые тропические леса.

5.2. Проблемы мегасистематики: возможен ли единый кодекс биологической номенклатуры?

На 13-м Международном ботаническом конгрессе в 1981 г. в Австралии приняты строгие ограничения, препятствующие возможной разработке единого кодекса для эукариот: для цианобактерий сохраняется двойная терминология для их описания и систематики – *Cyanobacteria* (цианобактерии) и *Cyanophycota* (синезеленые водоросли) [29]. В царстве зеленых растений *Chlorobionta* все 7 классов высших растений завышены до ранга типов, причем используется иное название категории типа, чем это принято для всех эукариот, – “отдел” (*divisio*). Естественно, что при явном завышении в одном филогенетическом ряду рангов высоких таксонов изменяются ранги соподчиненных таксонов. Это отражается на моделировании взаимодействия высоких таксонов в экосистемах: коадаптивных и коэволюционных процессах.

Традиционно ботаники разделяют высшие растения на две большие группы по доминированию гаметофита или спорофита. В этих группах объединяется различное количество отделов или типов. В ботанической литературе трактовка типа (отдела) нередко зависит от простого удобства в выборе приемов классификации систематиком. Даже такая компактная группа как мохообразные, в последнем обзоре А.Д. Потемкина [38] представлена как три различных отдела (типа) печеночников, мхов и моховидных. Никаких значительных отличий на уровне типа в этих группах нет. Вероятнее всего этот отдел (тип) высших растений с доминирующим гаметофитом – *Bryophyta* может быть представлен классами: *Marchantiopsida*, *Bryopsida*, *Anthocerotopsida*.

Все остальные растения, для которых характерно преобладание в цикле развития спорофита, можно объединить как единственный тип сосудистых растений (*Tracheophyta*). Именно наличие проводящей ткани у спорофитного поколения является единственной причиной, по которой у всех сосудистых растений доминирует спорофит [14]. Однако в бесконечном разнообразии подходов к системе высших растений господствуют представления о независимой эволюции нескольких типов. Поэтому в обобщенной системе доминирования *Eukaryota* О.Г. Кусакин и А.Л. Дроздов [28] вынуж-

дены представить сосудистые растения как семь независимых отделов в ранге типа. С.В. Мейен выделял четыре отдела [32], причем особенно сомнительно выглядят в такой трактовке голосеменные и покрытосеменные как отделы (типы) *Pinophyta* и *Magnoliophyta*. Следовательно, по представлению ботаников типы (отделы) многократно порождали новые типы, а последний тип мог появиться даже в конце мезозоя.

Таким образом, макротаксоны эукариот, сформировавшиеся при становлении фазового состояния фанерозойской биоты в кембрии и эволюционирующие в рангах соподчиненных таксонов, – это главные системообразующие структуры, которым целесообразно присвоение ранга типа. Для прокариот было бы предпочтительнее использовать иную систематическую категорию вместо ранга “типа”, например, “отдел”.

ВЫВОДЫ

1. Впервые предлагается объяснение сравнительно позднему фазовому переходу в эволюции биосферы от прокариотных биот к современным эукариотным биотам. Происхождение фанерозойских биот связано со становлением твердотельной фазы в эволюции клетки и появлением эукариот.

Основной особенностью организмов докембрийских биот является отсутствие твердых структур, определяющих не только формирование скелета, но и оболочек, сохраняющих объем и форму тела, а также оболочек ядра.

Длительный этап господства докембрийских биот определялся симметрией ближнего порядка “жидкой фазы” существования прокариотных организмов. В этой фазе не могли реализоваться различные типы симметрии, как это происходило, например, в эволюции кристаллов. “Жидкая фаза” не способна поддерживать форму, поэтому в докембрии не сформировалось биоразнообразие макротаксонов на уровне филума (phylum) – типа.

2. В нижнем кембрии произошло становление эукариотной фанерозойской биоты в результате фазового перехода от докембрийской прокариотной биоты к современному устройству биосферы. Особенностью новой биоты явилось происхождение эукариот и развитие их фанерозойских макротаксонов – типов (phyla).

Фазовый переход от докембрийской к фанерозойской биоте происходит в чрезвычайно короткий отрезок геологического времени в нижнем кембрии. Это – кембрийский взрыв, единый системный процесс с общей направленностью изменения макротаксонов и ростом сложности. У эукариот проявляются возможности твердотельной фазы реализовать различные типы симметрии в механизмах морфогенеза. Биогенное минералообразование и изменение характера фоссилизации в начале нижнего кембрия свидетельствует о том, что кембрийский взрыв не растягивается на многие миллионы лет.

3. Развитие макротаксонов, образующих систему филума, происходило независимо при образовании твердых структур как у одноклеточных протистов, так и у многоклеточных эукариот.

Необычная скорость эволюционных процессов в кембрийском взрыве не имела равных на этапах развития биосферы – одновременно в нижнем кембрии появляются вероятно около 40 типов протистов и более 40 типов многоклеточных организмов. При этом представители неродственных высоких таксонов образуют коадаптивные экосистемы и расселяются всесветно уже в нижнем кембрии. Никогда позже в фанерозое не формируются высокие таксоны на уровне типа, а новые типы не возникают в недрах старых типов. Таксономическая категория “тип” (phylum) относится только к эукариотным организмам и не желательна для использования при классификации прокариот.

Принципиальное отличие биологических систем в кембрийском взрыве от традиционных представлений о продолжительном развитии “филогенетических деревьев” состоит в проявлении взрывообразных биологических процессов в фазовых переходах от прокариотной биосферы докембрия к современной биосфере.

4. Тип эволюционирует как иерархическая система существования организмов в нескольких “рангах” соподчиненных систематических категорий. Особенности симметрии этой системы позволяют сохранять таксономические свойства типа неизменными при непрерывных преобразованиях таксонов на протяжении фанерозоя. Каждый тип характеризуется особенностью фазовых переходов при становлении новых таксонов высоких рангов. Иерархически соподчиненная система макротаксонов, возникающая в фазовых переходах в структуре филумов многоклеточных отражает направленность биологического прогресса.

В характерных для нового макротаксона признаках присутствуют особые свойства симметрии, в которых проявляются базисные механизмы адаптации данного таксона. В ходе спонтанного изменения симметрии в фазовом переходе наиболее продвинутые макротаксоны типа оказываются более устойчивыми, чем исходные.

Фазовые переходы в эволюции макротаксонов многоклеточных носят ступенчатый характер непрерывного роста биологической организации. Чем больше возможностей получает тип для формирования новых фазовых состояний в макротаксонах класса–отряда, тем значительно увеличивается рост биологической организации и тем разнообразнее будут морфологические и физиологические показатели биологического прогресса.

Автор благодарен профессору Юрию Михайловичу Письмаку (Физический факультет Санкт-Петербургского государственного университета) за обсуждение материалов статьи и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексеев А.С.* Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории Земли // Биотические события на основных рубежах фанерозоя. М.: МГУ, 1989. С. 22–47.
2. *Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г.* Эволюция таксономического разнообразия. М.: ГЕОС, 2001. 126 с.
3. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Новая классификация радиолярий // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 72–86.
4. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
5. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Уединенные популяционные волны и динамика эволюции девонских радиолярий с двумя пористыми сферами и одной основной иглой // Палеонтология и совершенствование стратиграфической основы геологического картографирования: мат-алы LV сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2009. С. 16–18.
6. *Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д.* Беспозвоночные: Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
7. *Белов Н.В.* Очерки по структурной кристаллографии и федоровским группам симметрии. М.: Наука, 1986. 278 с.
8. *Вайнштейн Б.К.* Кристаллическая решетка. Кристаллическая структура // Физическая энциклопедия. Т. 2. / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская Энциклопедия, 1990. С. 503–506.
9. *Вайнштейн Б.К.* Кристаллы // Физическая энциклопедия. Т. 2. / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия, 1990. С. 517–521.
10. *Воловик Г.Е.* Параметр порядка // Физическая энциклопедия. Т. 3 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия, 1990. С. 534.
11. *Герштейн С.С.* Симметрия // Физический энциклопедический словарь / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Советская энциклопедия, 1984. С. 681–683.
12. *Герштейн С.С.* Симметрия в физике // Физическая энциклопедия. Т. 4 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия, 1994. С. 505–509.
13. *Голубев С.Н.* Минеральные кристаллы внутри организмов и их роль в происхождении жизни // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48. С. 784–806.
14. *Грин Н., Стаут У., Тейлор Д.* Биология. Т. 1. М.: Мир, 1993. 368 с.
15. *Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А.* Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 2. С. 373–400.
16. *Ивахненко М.Ф.* Эволюция позднепалеозойских тетрапод как эволюция их биоморф // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 373–393.
17. *Каныгин А.В.* Сопряженность исторического развития в фанерозое доминантных групп микрофауны // Новости палеонтологии и стратиграфии. Приложение к журналу “Геология и геофизика”. 2008. № 10–11. С. 13–17.
18. *Карпов С.А.* Система протистов и проблемы их мегасистематики // Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 1. СПб.: Наука, 2000. С. 123–137.
19. *Кириллов А.А., Менский М.Б.* Группа // Физическая энциклопедия. Т. 1 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Советская энциклопедия, 1988. С. 540–544.
20. *Ковалев О.В.* Формирование солитоноподобных волн при инвазиях организмов и в эволюции биосферы // Эволюционная биология: мат-лы Конференции “Проблемы вида и видообразование”. Сб. 2. Томск: ТГУ, 2002. С. 65–81.
21. *Ковалев О.В.* Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия ювенильных таксонов // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 53–68.
22. *Ковалев О.В.* Фазовые переходы в биологических системах как эволюционный фактор // Фазовые переходы в биологических системах и эволюция биоразнообразия / Ред. О.В. Ковалев, С.Г. Жилин. СПб.: ПИЯФ РАН, 2007. С. 21–49.
23. *Ковалев О.В., Вечернин В.В., Письмак Ю.М.* О возможности фазовых переходов в популяциях на примере инвазионных видов // Фазовые переходы в биологических системах и эволюция биоразнообразия / Ред. О.В. Ковалев, С.Г. Жилин. СПб.: ПИЯФ РАН, 2007. С. 50–62.
24. *Коваленко Н.П., Фишер И.З.* Жидкость // Физическая энциклопедия. Т. 2. / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия, 1990. С. 37–41.
25. *Колчанов Н.А., Суслов В.В.* Кодирование и эволюция сложности биологической организации // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 60–96.
26. *Колчанов Н.А., Суслов В.В., Шумный В.К.* Молекулярная эволюция генетических систем // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 58–71.
27. *Кораго А.А.* Введение в биоминералогия. СПб: Недра, 1992. 280 с.
28. *Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.* Филема органического мира. Ч. 1. М.: Наука, 1994. 272 с.
29. *Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.* Филема органического мира. Ч. 2. М.: Наука, 1998. 381 с.
30. *Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М.* Теоретическая физика. Т. V. Статистическая физика. Ч. 1. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2001. 616 с.
31. *Леонов М.В.* Классификация Metazoa. Вендская Биосфера. 2009. Сайт Лаборатории докембрийских организмов ПИН РАН. <http://www.vend.paleo.ru/classis.php>
32. *Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
33. *Менский М.В.* Сохранения законы // Физическая энциклопедия. Т. 4 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия, 1994. С. 602–603.
34. *Невеская Л.А.* Динамика таксономического разнообразия двустворчатых моллюсков в фанерозое // Палеонтол. журн. 2008. № 4. С. 3–11.
35. *Николаева И.В.* Фациальная зональность химического состава минералов группы глауконита и определяющие ее факторы // Минералогия и геохимия глауконита. Новосибирск: Наука, 1981. С. 4–40.
36. *Полянский Ю.И., Суханова К.М., Карпов С.А.* Общая характеристика протистов // Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 1. СПб.: Наука, 2000. С. 145–190.

37. Пономаренко А.Г. Предыстория насекомых. Ранние этапы эволюции членистоногих // Введение в палеонтоологию. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 254–290.
38. Потемкин Ф.Д. Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta – особые пути гаметофитного направления эволюции высших растений // Ботанический журн. 2007. № 11. С. 1625–1651.
39. Раевская Е.Г., Голубкова Е.Ю. Биостратиграфический метод в определении возраста и корреляции докембрийских образований: практика применения и возрастающее значение // Палеонтология и совершенствование стратиграфической основы геологического картографирования. мат-лы: LV сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2009. 124–127.
40. Розанов А.Ю. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 41–49.
41. Саютина Т.А., Вильмова Е.С. Проблематичные ископаемые *Udokania Leites* из протерозойских отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 100–103.
42. Серавин Л.Н. Пути эволюции протистов // Протисты: Руководство по зоологии. Ч.1. СПб.: Наука, 2000. С. 138–145.
43. Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностранной литературы, 1948. 369 с.
44. Соловьев А.Н. Сомогенез как аспект филогенеза и его значение для стратиграфии (на примере морских ежей) // Палеонтология и совершенствование стратиграфической основы геологического картографирования: мат-лы LV сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2009. С. 140–142.
45. Фазовые переходы в биологических системах и эволюция биоразнообразия / Ред. О.В. Ковалев, С.Г. Жилин. СПб.: ПИЯФ РАН, 2007. 196 с.
46. Фейгельман М.В. Ландау теория фазовых переходов 2-го рода // Физическая энциклопедия. Т. 2 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия. 1990. С. 572–573.
47. Фейгельман М.В. Фазовый переход (фазовое превращение) // Физическая энциклопедия. Т. 5 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия. 1998. С. 271–273.
48. Хмельницкий Д.Е. Дальний и ближний порядок // Физическая энциклопедия. Т. 1 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Советская энциклопедия, 1988. С. 556–558.
49. Чернавский Д.С. Эволюция биологическая // Физическая энциклопедия. Т. 5 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия, 1998. С. 485–487.
50. Шелест В.П. Спонтанное нарушение симметрии // Физическая энциклопедия. Т. 4 / Гл. ред. А.М. Прохоров. М.: Большая Российская энциклопедия, 1994. С. 652–653.
51. Adl S.M., Simpson A.G., Farmer M.A. et al. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukaryot. Microbiol. 2005. V. 52. P. 399–451.
52. Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. Radiolarians in the geological Record // Paleontological J. 2005. V. 39. Suppl. 3×S135–S392.
53. Bailey J.V., Joye S.B., Kalanetra K.M. et al. Evidence of giant sulfur bacteria in Neoproterozoic phosphorites // Nature. 2007. V. 445. P. 198–201.
54. Bengtson S., Budd G. Comment on “small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian” // Science. 2004. V. 306. P. 1291a.
55. Berner R.A., Kothavala Z. GEOCARB III: A revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time // Amer. J. Sci. 2001. V. 301. P. 182–204.
56. Brooks J.J., Logon G.A., Buick R., Summons R.E. Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes // Science. 1999. V. 285. P. 1033–1036.
57. Butterfield N.J. Exceptional fossil preservation and the Cambrian Explosion // Integr. Comp. Biol. 2003. V. 43. P. 166–177.
58. Donoghue P.C.J., Kouchinsky A., Waloszek D. et al. Fossilized embryos are widespread but the record is temporally and taxonomically biased // Evolution and development. 2006. V. 8. P. 323–238.
59. Doolittle W.F. Lateral genomics // Trends in Biochemical Sciences, 1999. V. 24. M5–M8.
60. Doolittle W.F. Uprooting the tree of life // Scientific American. 2000. V. 282. P. 90–95.
61. Hagardon J.W., Xiao Sh., Donoghue P.C.J. et al. Cellular and subcellular structure of Neoproterozoic animal embryos // Science. 2006. V. 314, № 5797. P. 291–294.
62. Hartman H., Fedorov A. The origin of the eukaryotic cell: a genomic investigation // PNAS. 2002. V. 99. P. 1420–1425.
63. Keeling P.J., Burger G., Durnford D.G. et al. The tree of eukaryotes // Trends Ecol. Evol. 2005. V. 20. P. 670–676.
64. Keeling P.J., Leander B.S., Simpson A. Eukaryotes in The Tree of Life Web Project. 2009. <http://tolweb.org/tree?group=Eukaryotes&contgroup>.
65. Knoll A.H., Javaux E.G., Hewitt D., Cohen P. Eucaryotic organisms in Proterozoic oceans // Phil. Trans. Roy. Soc. 2006. B 361. P. 1023–1038.
66. Margulis L., Bermudes D. Symbiosis as a mechanism of evolution: status of cell symbiosis theory // Symbiosis. 1985. V. 1. P. 101–124.
67. Porter S. The fossil record of early eukaryotic diversification // Paleontol. Soc. Paper. 2004. V. 10. P. 35–50.
68. Raff E.C., Vilinski J.T., Turner F.R. et al. Experimental taphonomy shows the feasibility of fossil embryos // PNAS. 2006. V. 103. P. 5846–5851.
69. Rasmussen B., Fletcher I.R., Brocks J.J., Kilburn M.R. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria // Nature. 2008. V. 455. P. 1101–1104.
70. Roger A.J. Reconstructing early events in eukaryotic evolution // Am. Nat. 1999. V. 154. S146–S163.
71. Rozhnov S.V. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 6. S525–S674.
72. Sepkoski J.J. Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases // Global biological events in Earth history / O.H. Walliser, ed. Springer, Berlin-Heidelberg. 1996. P. 35–52.
73. Shen Y., Zhang T., Hoffman P. On the coevolution of Ediacaran oceans and animals // PNAS. 2008. V. 105, No. 21. P. 7376–7381.
74. Woese C.R., Kandler O., Wheelis M.L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya // PNAS. 1990. V. 87. P. 4576–4579.

75. Wray G.A., Levinton J.S., Shapiro L.H. Precambrian divergences among metazoan phyla // *Science*. 1996. V. 274. P. 568–573.
76. Xiao S., Zhang Y., Knoll A.H. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite // *Nature*. 1998. V. 391. P. 553–558.
77. Xiao S., Hagadorn J.W., Zhou C., Yuan X. Rare helical spheroidal fossils from the Doushantuo Lagerstätt: ediacaran animal embryos come of age? // *Geology*. 2007. V. 35. P. 115–118.
78. Yin L., Zhu M., Knoll A.H. et al. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts // *Nature*. 2007. V. 446. P. 661–663.

Рецензент Э.О. Амон

Physical mechanisms of the evolutionary processes of the formation of eukaryotes (Eukaryota) and macrotaxons in the Phanerozoic

O. V. Kovalev

Zoological Institute of RAS

The author develops the conception of the role of fundamental physical mechanisms in the biological evolution, singling out phase transitions in the biosphere evolution, promoting realization of new adaptive forms. The long period of predominance of Precambrian biota was caused by near order symmetry of the of the “liquid phase”: in the prokaryotic biota there was neither solid phase in the metabolism of the cell, nor intercellular interaction. The absence of solid structures can be explained by impossibility of formation of skeleton and membrane, which are responsible for the volume and form of the body. That’s why eukaryotes could not appear in Precambrian. In Low Cambrian (“the Cambrian explosion”) formation of the “organisms with solid bodies” took place, as well as the symmetry of the regulated phase of the distant order of the skeleton substance, when atoms take the position corresponding to the crystal grating knots. The phase transition from Precambrian biota to Phanerozoic biota in the Cambrian explosion is one system process with one direction of the change of macrotaxa and the growth of complexity. The eukaryotes get an opportunity of the phase of solid bodies to realize various types of symmetry in the mechanisms of morphogenesis. The principal difference of biological systems in the Cambrian explosion from traditional conceptions about the long development of the “phylogenetic trees” consists in manifestation of explosion-like biological processes in phase transitions of the biosphere. Simultaneously in Low Cambria formation of all phyla of protistas and multicellular organisms take place. At the same time the representatives of non-related taxa form co-adaptive ecosystems and settle down around the world already in Low Cambria. Later, in the Phanerozoic, high taxa never form on the level of the phylum, and new phylum does not appear in the depth of old phylum. The taxonomic category of “phylum” is related only to eukaryotic organisms, so it should not be used in the classification of Prokaryotes. Each phylum is characterized by special phase transitions when new taxa of high ranks were established. The hierarchic system of macrotaxa, which appears during phase transitions in the structure of the phyla of multicellular organisms shows the direction of the biological progress. Peculiarities of the symmetry of this system allow to preserve taxonomic properties of the phylum unchanged during the Phanerozoic, while taxa undergo constant changes.

Key words: *biosphere evolution, Cambrian explosion, eukaryotes, macrotaxa, phase transitions, physical mechanisms, phyla.*