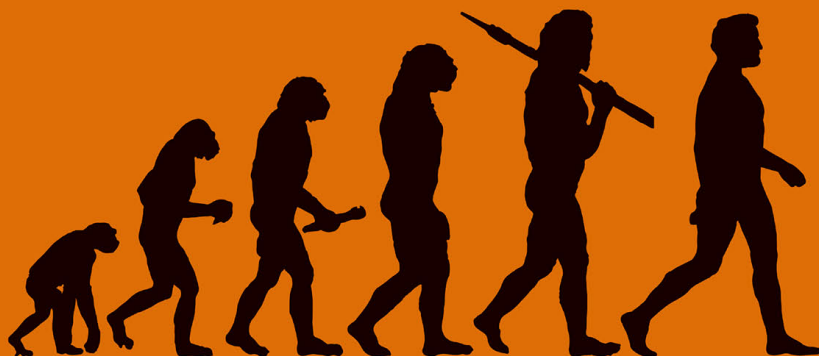


Э.В. Ивантер

ОЧЕРКИ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ



2020

Э.В. Ивантер

Очерки теории эволюции

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2020

УДК 575.8

ББК 28.02

И22

Ивантер Э.В.

И22 Очерки теории эволюции. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. — 200 с., илл.

Предлагаемое издание посвящено популярному изложению истории и основ эволюционного учения — теории вида и видообразования, додарвиновскому, дарвиновскому и последарвиновскому представлениям биологической эволюции, ее экологическим аспектам, движущим силам, проблема эволюционного прогресса, его основным закономерностям, факторам и направлениям, ароморфозам, идиоадаптациям, ценогенезам, явлениям общей дегенерации. Рассматриваются соотношения отдельных направлений и механизмов в общем процессе микро- и макроэволюции, дается представление об эволюции индивидуального развития, закономерностях филогенеза, законах и правилах эволюционного прогресса, вопросах антропогенеза и ноогенеза. Наряду с положениями классического дарвинизма в книге обсуждаются и самые современные, в том числе и достаточно спорные, взгляды на биологическую эволюцию.

Предлагаемое издание рассчитано на самого широкого читателя — от учащихся и преподавателей средних и высших учебных заведений, научных работников, специалистов в области дарвинизма, эволюционной экологии и природопользования до всех тех, кому не безразлично будущее живой природы, в том числе и в связи с ее нарастающими противоречивыми взаимоотношениями с прогрессирующим человечеством.

Оглавление

Введение	5
Глава I. Начало систематизации биологических знаний	8
1. Первые попытки создания классификационной системы	8
2. Система Карла Линнея	10
3. Жорж Луи Леклерк Де Бюффон	16
4. Развитие биологии к концу XVIII века	23
Глава II. Поиски обобщающей теории биологии в первой половине XIX века	26
1. Немецкая натурфилософия	26
2. Жан Батист Ламарк и его теория эволюции	34
3. Жорж Кювье	41
4. Эволюционные взгляды Жоффруа Сент-Илера	48
5. Диспут Жоржа Кювье и Жоффруа Сент-Илера	52
Глава III. Чарльз Дарвин и коренной переворот в естествознании	55
1. Предпосылки возникновения эволюционной теории	55
2. Проблема доказательства биологической эволюции	58
3. Жизненный путь Чарльза Дарвина	60
4. Теоретические взгляды Чарльза Дарвина	63
5. Значение вклада Чарльза Дарвина в дальнейшее развитие биологии	72
Глава IV. Учения о виде и его организация	74
1. Общие положения	74
2. Определение понятия «биологический вид»	77
3. Критерии и биологические признаки (свойства) вида	79
4. Структура вида и внутривидовые отношения	85
5. Становление систематики и таксономии живых организмов	93
Глава V. Микроэволюционный процесс и пути видообразования	98
1. Микроэволюция	99
2. Образование новых видов	100
3. Изоляция и ее формы	104

Глава VI. Теории направленной эволюции и эволюционный прогресс.....	111
1. Краткий экскурс в историю вопроса	111
2. Прогресс и регресс в эволюции. Пути достижения биологического прогресса.....	122
3. Соотношение различных направлений эволюции и их детерминация. Естественный отбор и его формы.....	135
Глава VII. Основные закономерности направленной эволюции и неограниченный прогресс как ее магистральный путь	146
Глава VIII. Развитие генетики и разработка молекулярных и популяционно-генетических основ теории эволюции.....	161
1. Теория Августа Вейсмана.....	161
2. «Генетический дарвинизм» Т. Моргана и становление современной эволюционной генетики	165
3. Неоламаркизм	167
4. Развитие теории Дарвина в XX веке.....	169
5. Разгром биологии в СССР. Т.Д. Лысенко и сессия ВАСХНИЛ 1948 года.....	176
Глава IX. Современные концепции биологической эволюции. Эволюция разума и биологическое будущее человечества.....	179
1. Синтетическая теория эволюции	180
2. Нейтральная теория молекулярной эволюции.....	184
3. Недарвиновские теории эволюции	185
4. Эволюция разума и биологическое будущее человечества	189
Заключение	197
Список рекомендуемой литературы.....	199

Введение

Предметом предлагаемой книги служит компактное, доступное самому широкому читателю изложение одного из фундаментальных и традиционно наиболее сложных, аспектов теоретической биологии — учения об эволюции живой природы, во всем ее объеме, проблемах, закономерностях и движущих силах, направленности, механизмов и тенденций эволюционного процесса, его экологических истоков, критериев и форм. Всеобъемлющее решение этих проблем, а именно оно и составляет главное содержание настоящей издания, вряд ли возможно в масштабах достаточно скромной по объему книги. Понимая это, мы коснемся в основном лишь основных, наиболее важных, в том числе и достаточно спорных аспектов теории эволюции и начнем их обсуждение с краткой истории вопроса, отражающей основные тенденции эволюционной мысли в разработке проблем и вида, и видообразования, направленности и факторов органической эволюции. Но при этом, в отличие от большинства подобных изданий, а их, надо признать, вышло уже не мало, особое внимание уделено нами не только максимальной простоте и популярности изложения самого сложного для понимания материала, но и основным экологическим аспектам органической эволюции, и в первую очередь таким как роль внешней среды, внутри- и межвидовые отношения, формы изоляции, борьба за существование, экологическое видообразование и т.д.

Биологическая эволюция сложна и многообразна. Сущность ее — в необратимом и в известной степени направленном историческом развитии живой природы, сопровождающемся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом. В отличие от изданий недавнего прошлого читатель не найдет в ней подробно аргументированных доказательств реальности эволюционного процесса — сам факт исторического развития органического мира ныне вряд ли может вызывать сомнения. Другое

дело движущие силы, закономерности и механизмы эволюционного процесса, недостаточная изученность которых и при жизни Дарвина, и долгое время после него оставалась камнем преткновения на пути дальнейшего развития эволюционного учения. На то были и объективные причины, и прежде всего отсутствие генетических знаний, способных объяснить такие вопросы, как природа изменчивости и наследственности, тенденции и популяционные механизмы видообразования, особенности эволюционных изменений и формирования крупных таксонов и т.п.

Успешное решение этих проблем, и прежде всего лавинообразное накопление новых фактов и объективное их осмысление на основе новых научных достижений, привело к созданию современного учения об эволюции. Тем не менее поскольку в его основе по-прежнему остается классический дарвинизм с его представлением о ведущей роли естественного отбора как главного и единственно направляющего (выполняющего творческую роль) эволюционного фактора, современная теория эволюции по праву считается учением Чарльза Дарвина, хотя и существенно дополненным и развитым за счет последних достижений современной биологической науки. При этом особенно увеличивает сегодня интерес и внимание к эволюционному учению как постоянно возрастающая озабоченностью людей грандиозными изменениями в биосфере Земли, вызываемыми антропогенными факторами, так и насущная необходимость искать экономически эффективные и относительно безопасные для живых систем (экологически рациональные) пути использования природных ресурсов планеты. Не вызывает сомнения и то, что насаждаемый в умах людей эволюционный подход к изучению живой природы все более становится методологией биологии, да и многих других естественных наук в целом. Любые теории и гипотезы в отношении живой природы приобретают логическое завершение только тогда, когда они удовлетворяют эволюционному принципу. То же касается и мер по контролю и регулированию природных процессов, будь то охрана живой среды или природопользование.

В этом и одна из причин особой актуальности и своевременности издания популярного, доступного самому широкому читателю изложения теории эволюции. Ведь не секрет, что именно сегодня, несмотря на то, что такая теория, а именно дарвинизм, вот уже почти 200 лет успешно развивается и процветает, тем не менее все чаще приходится слышать, что теория Дарвина якобы давно отжила себя, опровергнута современными учеными и заменена какими-то другими, в том числе и теологическими, по сути, знаменующими возвращение к догматам «Священного писания». А ведь в действительности основные положения теории Дарвина никто не опровергал и не отменял, а новые течения лишь дополняют, развивают и конкретизируют все

тот же традиционный дарвинизм с его бессмертным учением о творческой роли естественного отбора. Насколько удачно и убедительно сумеем мы все это изложить, судить, конечно же, читателю. Но если нам хотя бы отчасти удастся заинтересовать его проблемами возникновения и развития жизни на Земле и привлечь внимание к становлению современного, основанного на дарвинизме, эволюционного учения, мы будем считать свою задачу успешно выполненной.

Глава I. Начало систематизации биологических знаний

В настоящее время под биологией понимается совокупность наук о живой природе. Предметом ее изучения являются все проявления жизни: от строения и функции живых существ и их природных сообществ, их распространения, происхождения и развития до многообразия связей организмов друг с другом и с неживой природой, а в последнее время — и с бурно развивающимся человечеством. Первые попытки решения этих непростых задач сводились к созданию рациональных систем живого мира, а последующие — к обобщению и осмыслению на этой основе накапливаемых при изучении природы биологических знаний. К числу последних относится и разрабатываемая почти два столетия теория эволюции живой природы.

1. Первые попытки создания классификационной системы

Попытки привести в систему накопленные к тому времени многочисленные ботанические и зоологические данные делались в течение всего XVII века. В ботанике основной проблемой было построение макросистемы. Принятая к тому времени система Теофраста, по сути дела была классификацией жизненных форм и не отражала естественной связи между разными видами. Некоторые ботаники того времени (Бок, Чезальпино, Лобеллий, Баугин) интуитивно выделили некоторые естественные группировки, но в целом система оставалась искусственной. Макросистема животных Аристотеля была довольно близка к естественной и в XVII веке мало изменилась. Однако внутри крупных групп (высших родов Аристотеля) система просто отсутствовала. Геснер же в своей «Истории животных» размещал виды внутри больших групп просто по алфавиту. Но самое главное, отсутствовали принципы построения систем. Тем не менее определенный шаг в формировании таких принципов был сделан в самом конце XVII века Дж. Реем и Ж.П. Турнефором.

Дихотомическая система Джона Рея

Английский биолог Джон Рей (1627–1705) (рис. 1) занимался как ботаникой, так и зоологией. Им были опубликованы первый перечень растений Англии (1670) и трехтомная «История растений» (1686–1704), в которой он описал и классифицировал около 18600 видов. Также им был написан ряд зоологических трудов: трехтомная «Орнитология» (1676), двухтомная «Исто-

рия рыб» (1686), «Систематический обзор животных» (1693) и «История насекомых», вышедшая в свет после его смерти.

В своих классификациях Рей использовал категории род и вид, причем его понимание категории вид было близко к современному: «Те формы, которые как виды различны, сохраняют свою специфическую природу, и ни одна из этих форм не возникает из семени другой формы». Для животных он также впервые ввел критерий скрещиваемости: только представители одного вида способны скрещиваться и давать плодovitое потомство. В то же время понятие род было у него, как и у Аристотеля, весьма неопределенным.

Он также различал большие и малые роды. В целом его система была дихотомической. Так, всех животных он разделял на кровеносных (позвоночных) и бескровных (беспозвоночных); кровеносных делил на лёгкодышащих и жабернодышащих; лёгкодышащих — на живородящих, покрытых шерстью (млекопитающие) и яйцекладущих; яйцекладущих — на четвероногих (рептилии и амфибии) и птиц; птиц — наземных и водных; водных птиц — на береговых и морских; а морских — на коротконогих и длинноногих и т.д. Млекопитающих он делил на три группы — копытных, когтистых и плавающих. Копытные подразделялись на одно-, дву- и многокопытных, а когтистые — на животных с плоскими когтями (обезьяны) и с изогнутыми когтями (хищные). Все растения делились Реем на несовершенных (тайнобрачные) и совершенных (цветковые), а совершенных — на деревья (несущие почки) и травы (лишенные почек). Каждая из этих двух групп делилась на однодольные и двудольные растения, а двудольные по строению «цветов» на простые (с одиночными цветками) и сложные (с соцветиями).

Хотя подобная система позволяла как-то ориентироваться в многообразии животных и растений, она страдала целым рядом недостатков. Прежде всего в ней отсутствовала жестко фиксированная система таксонов надвидового ранга. Кроме того, подобный подход неизбежно приводил к перекрестной классификации (например, однодольные и двудольные деревья и травы). И все же нельзя не согласиться со словами великого Ж. Кювье, который пи-

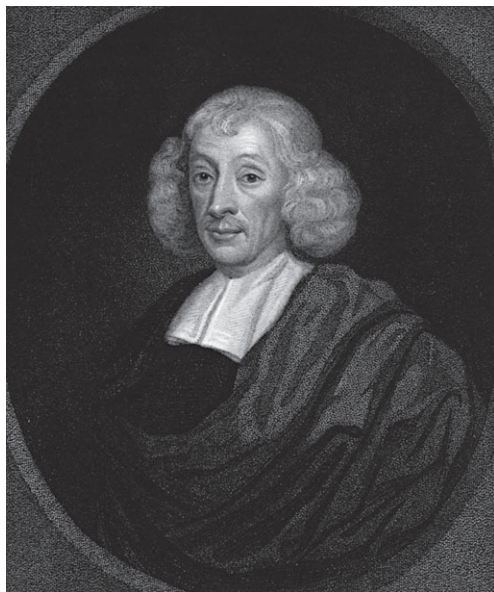


Рис. 1. Джон Рей.

сал: «Мы должны считать Рея первым автором, моделью пришедших за ним классификаторов».

Политомическая система Ж.П. Турнефора

Французский ботаник **Жозеф Питтон Турнефор** (1656–1708) пошел дальше, предложив политомическую систему с фиксированными таксонами надвидового ранга. В своем основном труде «Элементы ботаники» (1694); он описал и классифицировал свыше 10 тыс. видов растений. Все виды растений он делил на 18 классов (приблизительно соответствующих современным семействам), различающихся по строению венчика цветка:

Розоцветные — цветки, как у розы.

Губоцветные — цветки двугубые.

Крестоцветные — цветки четырехлепестные, лепестки расположены накрест.

Колокольчиковые — цветки, имеющие форму колокольчика.

Мотыльковые — цветки, как у боба, и т.д.

Каждый класс он делил на роды, а роды — на виды. По его представлениям, виды одного рода имеют одинаковое строение цветка и плода, но различаются между собой по строению листьев и деталям строения цветка и плода (окраска цветка, модификации формы плода). Он также впервые последовательно использовал в своих работах бинарную номенклатуру.

Система Турнефора была искусственной и весьма несовершенной, но заложенные им принципы (фиксированная политомическая классификация, использование бинарной номенклатуры) сохранили свое значение до настоящего времени. Тем не менее разработка основных принципов современной классификации живых организмов принадлежит Карлу Линнею.

2. Система Карла Линнея

Карл Линней (1707–1778) (рис. 2) родился на севере Швеции в деревне Росгульт в семье деревенского пастора Нильса Линнеуса. Его отец был увлеченным садоводом и создал лучший в провинции сад. Линней впоследствии вспоминал: «Этот сад вместе с молоком матери воспламенял мой ум неугаваемой любовью к растениям». В саду отец отвел ему грядку, на которой Карл высаживал различные растения. Однако школьные занятия его совершенно не интересовали, и учение давалось ему с трудом. На счастье, на него обратил внимание местный врач Ротман, который сам интересовался ботаникой. Он дал ему книги Плиния и Турнефора, написанные по латыни. В результате Линней быстро в совершенстве освоил латынь и пристрастился к чтению. В

1727 г. он поступил в университет в Лунде. В этом университете сохранилась характеристика, выданная Линнеем ректором гимназии: «Юношество в школах можно уподобить молодым деревьям в питомнике. Изредка случается, что дикая природа дерева, несмотря ни на какие заботы, не поддается культуре. Но пересаженное на другую почву дерево облагораживается и приносит плоды. Только с этой надеждой юноша отпускается в университет, где он, может быть, попадет в климат, благоприятный для его развития».

Уровень преподавания в Лундском университете не удовлетворял Линнея, и на следующий год он перевелся в университет в Уппсале, где преподавал известный ботаник и врач Олаф Рудбек. Через некоторое

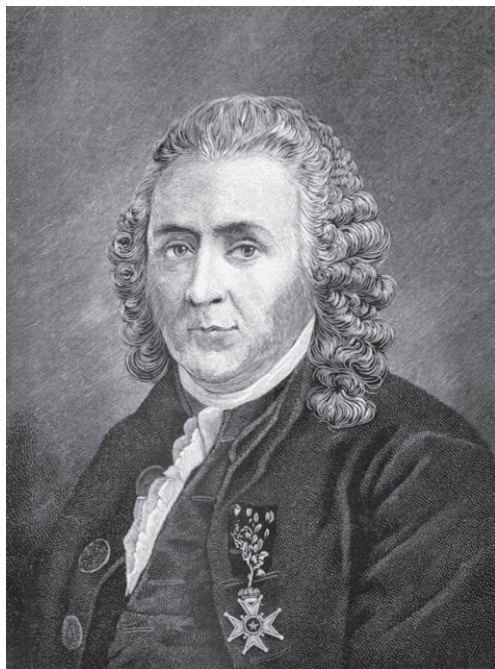


Рис. 2. Карл Линней.

время Линней уже не только учился в университете, но и проводил занятия со студентами. В 1732 г. по ходатайству Рудбека научное общество Швеции отправило Линнея в Лапландию, в то время практически не исследованную. Преодолев многие трудности (он путешествовал в одиночку с мешком сушеной рыбы в качестве пищи), Линней собрал обширную коллекцию и по результатам экспедиции опубликовал первую научную работу «Флора Лапландии». В том же году он был отчислен из университета по причине отсутствия диплома. По существовавшим тогда в Швеции правилам защита дипломной работы разрешалась лишь в зарубежном университете, а денег для поездки за границу у него не было. Лишь 1734 г. Линней получил достаточную для поездки сумму за обработку геологических коллекций и смог поехать в Голландию, где в 1735 г. защитил диссертацию «Новый взгляд на перемежающиеся лихорадки» и получил диплом врача. После этого он целиком посвятил себя ботанике (рис 3).

В том же году вышло первое издание «Системы природы», сразу привлечшее внимание многих европейских ученых. Некоторое время Линней работал в ботаническом саду Лейдена под руководством знаменитого Г. Бургава, а затем по его совету посетил ботанические сады в Англии и Франции. В 1738 г. он вернулся в Швецию, некоторое время работал врачом, а в 1741 г. после



Рис. 3. Линней в Лапландии (гравюра Бургункра).

смерти Рудбека занял кафедру ботаники Уппсальского университета, которой руководил 35 лет до своей смерти.

Первое издание основного труда Линнея «Система природы» (1735) первоначально имело 14 страниц. В течение жизни он не раз дополнял и переиздавал его, так что 12-е, последнее прижизненное, издание (1769) содержало уже 2300 страниц. Помимо этого им опубликованы «Роды растений» (1737), «Флора Швеции» (1745), «Фауна Швеции» (1746), «Флора Зеландии» (1747), «Лекарственные вещества», (т. 1–3, 1749–1763), «Философия ботаники» (1751), «Виды растений» (1753), «Роды болезней» (1763), «Ключ к медицине» (1766) и др. исследования. Он вел обширную переписку со многими натуралистами Европы, обменивался коллекциями и семенами растений.

Благодаря деятельности Линнея Уппсальский университет стал международным центром подготовки специалистов по естественной истории. В частности, у него учились знаменитые П.А. и П.Г. Демидовы, впоследствии организовавшие ботанические сады в Москве и в Златоусте, а также М.И. Афонин, первый русский преподаватель естественной истории в Московском университете. После смерти Линнея его библиотека, рукописи и коллекции были проданы вдовой английскому натуралисту Ф. Смиту, который в 1788 г. основал в Лондоне «Линнеевское общество», существующее и ныне как один из крупнейших научных центров.

Принципы классификации К. Линнея

Принципы систематики изложены Линнеем в «Философии ботаники», а остальные работы представляют собой последовательное применение этих принципов. Все естественные объекты он делит на три царства. Вот как он описывает их в первых параграфах «Философии ботаники» в характерном для него лапидарном стиле:

«§ 1. ВСЕ, что встречается на Земле, принадлежит *элементам и натуралиям*.

§ 2. НАТУРАЛИИ распределяются по трем царствам природы: *камней, растений и животных*.

§ 3. КАМНИ растут. РАСТЕНИЯ растут и живут. ЖИВОТНЫЕ растут, живут и чувствуют».

Система Линнея, как и система Турнефора, была иерархической и политомической, но он выделял не три, а пять категорий: класс, порядок (отряд), род, вид и разновидность, давая им следующие определения:

§ 157. ВИДОВ мы насчитываем столько, сколько различных форм было создано изначально.

§ 158. РАЗНОВИДНОСТЕЙ столько, сколько различных растений получается из семян одного и того же вида.

§ 159. РОДОВ мы насчитываем столько, сколько сходных по строению плодоношений производят различные естественные виды.

§ 160. КЛАСС есть соединение многих родов на основе частей плодоношений, сообразно принципам природы и искусства.

§ 161. ПОРЯДОК есть подразделение классов, вводимое, чтобы не разграничивать раз навсегда роды в числе большем, чем может легко воспринять разум».

Самым главным изобретением Линнея был *Диагноз*, т.е. такое краткое описание, которое позволяет отличить вид от всех остальных видов данного рода, род — от остальных видов порядка, а порядок — от всех остальных порядков класса. Вопреки широко распространенному мнению, он считал бинарные названия видов обиходными названиями и приводил их на полях, а научными (правильными) названиями считал именно диагнозы, состоящие из нескольких (не более 12) слов. Для составления диагнозов он ввел строгие правила, большинство из которых сохраняет свое значение до настоящего времени.

Этот подход, во-первых, позволял резко сократить объем описаний, а во-вторых, давал возможность быстро определить неизвестное растение или животное, поэтому не удивительно, что все биологи сразу же взяли его на вооружение. О преимуществах системы Линнея свидетельствует динамика описания новых видов растений. Теофрасту было известно 450, а Диоскори-

ду — около 500 видов растений. Полтора века спустя после Диоскорида картина не изменилась. В травнике Бока (1539) описывается 467 видов. В первые сто лет после возрождения ботаники число известных видов увеличилось на порядок: в монографии К. Баугина (1620) описывается уже около 6 тыс. видов. Но затем темп увеличения числа известных видов резко падает. Турнефор (1694) приводит около 10 тыс., а Рей (1704) — 18 600 видов растений. Новой точкой отсчета можно считать работу Линнея «Виды растений» (1753), в которой он приводит около 7600 видов (рис. 4). А сто лет спустя О. и А. Декандоли в 17-томном «Введении в естественную систему царства растений» (1824–1874) описали уже 27 859 видов растений, но при этом были описаны не все порядки. Всего же, по оценкам А. Декандоля, флора мира должна насчитывать не менее 120–130 тыс. видов растений.

Система животных Линнея довольно примитивна и уступает во многом даже системе Аристотеля. Всех животных он разделил на шесть классов: млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, черви и насекомые. В класс амфибий входили земноводные и пресмыкающиеся, к классу червей он отнес все известные в его время формы беспозвоночных, кроме членистоногих, включенных им в класс насекомых. Вплоть до 10-го издания «Системы природы» он относил китов к рыбам, но зато включил человека в отряд приматов.

Гораздо более детальной была его система растений. Все растения Линней разделил на 24 класса, различающихся по строению цветков. Первые 13 классов он различал по числу тычинок. К XIV и XV классам он отнес растения с разной длиной тычинок, к XVI–XIX классам — растения со сросшимися тычинками, различающиеся разным характером их срастания, к XX классу — растения со сросшимися тычинками и пестиком, к XXI–XXIII классам — одностолбчатые, двустолбчатые и растения, у которых часть цветков однополые, а часть двуполые. В XXIV класс вошли растения, не имеющие цветков (таиннобрачные).

Как система животных, так и система растений Линнея были искусственными, поскольку основывались на небольшом числе произвольно взятых признаков и не отражали действительного родства между разными формами. В один и тот же класс растений могли входить далекие друг от друга виды, которые объединял лишь один общий признак, например число тычинок. На основании одного лишь общего признака (строения клюва) он относил страуса, казуара, павлина и курицу к одному отряду. Но Линней сам отлично понимал искусственность своей системы и считал, что поиск естественной системы (по его представлению, той системы, которой Бог руководствовался при творении видов) — важнейшая задача будущих систематиков.

По убеждениям Линней стоял на позициях креационизма, т.е. считал, что все виды были созданы Богом и остаются неизменными. Им была выдвину-



Рис. 4. Система растений К. Линнея.

та типологическая концепция вида, согласно которой имеется некоторый идеальный тип вида, созданный Ботом (как идея Платона), а все реальные представители каждого вида — лишь частичное отражение этой идеи. Все отклонения от типа являются результатом воздействия внешних условий. Естественно, при таком подходе вид понимается как реальная категория, поскольку виды четко обособлены и промежуточные формы между ними отсутствуют. Критерием же вида является его воспроизводимость в потомстве.

Хотя большинство биологов с восторгом приняло идеи Линнея, были и противники его подхода к классификации. Самым ярким его критиком был Ж. Бюффон, выступавший против системы Линнея на страницах «Естественной истории». Впрочем, неприязнь была обоюдной. Недаром Линней назвал в честь нелюбимого Бюффона ядовитое растение (*Bufonia*) и весьма непривлекательную на вид жабу (*Bufo bufo*).

3. Жорж Луи Леклерк Де Бюффон

Великий французский ученый Жорж Луи Леклерк де Бюффон (1707–1788) родился в Момбаре близ Дижона (Бургундия) в просвещенной дворянской семье (рис. 5). Его отец был чиновником, дед — судьей, прадед — врачом.



Рис. 5. Жорж Луи Леклерк де Бюффон.

Закончив иезуитский колледж в Дижоне, он в 1728 г. поступает на юридический факультет Дижонского университета, но вскоре переводится на медицинский факультет университета в Анжу. Однако его обучение продолжалось недолго. В 1730 г. он на дуэли убивает своего противника и, скрываясь от правосудия, бежит в Нант, где знакомится с английским путешественником герцогом Кингстоном. В свите герцога Бюффон путешествует по разным странам Европы. Во время путешествия он подружился с натуралистом Хикманом, также входившим в свиту герцога, общение с которым определило дальнейшее увлечение Бюффона естественной историей. В 1732 г. Бюффон узна-

ет, что его отец вторично женился. Чтобы решить вопросы с наследством, он возвращается в Монбар и после раздела имущества приобретает имение, в котором устраивает образцовое хозяйство, строит медеплавильный завод, занимается восстановлением лесов. В 1733 г. он публикует работу по математике и становится адъюнктом Французской академии наук. В числе ранних работ Бюффона можно упомянуть его статью «О сохранении и восстановлении лесов».

В 1739 г. Бюффон становится интендантом, а в 1748 г. — директором Королевского ботанического сада в Париже, основанного в 1635 г. Благодаря его деятельности ботанический сад и находившийся здесь же Музей естественной истории превратились в образцовые научные учреждения. При нем существенно увеличилась территория ботанического сада. Бюффон скупал прилежащие участки и затем, не без выгоды для себя, перепродавал их государству. Но наибольшую известность ему принес огромный труд — 44-томная «Естественная история» (рис. 6).

При жизни автора было опубликовано 33 тома, а остальные закончил и опубликовал его ученик Б. Ласепед. В работе над «Естественной историей» Бюффону помогли его ученики, которые впоследствии сами становились известными учеными. Так создавалась научная школа. Учениками Бюффона были Ж. Ламарк, ботаник А. Жюссье, зоологи Л. Добантон, Г. де Монбейяр и Б. Ласепед, минеролог Ф. де Сайт-Фон. В 1793 г. на базе ботанического сада Конвент организовал Национальный музей естественной истории, прообраз современных западных университетов, в которых преподавание совмещается с научной работой. Основной контингент его профессоров составили ученики Бюффона. Популярность Бюффона была столь велика, что еще при жизни площадь перед ботаническим садом была названа его именем, и на ней ему был установлен памятник.

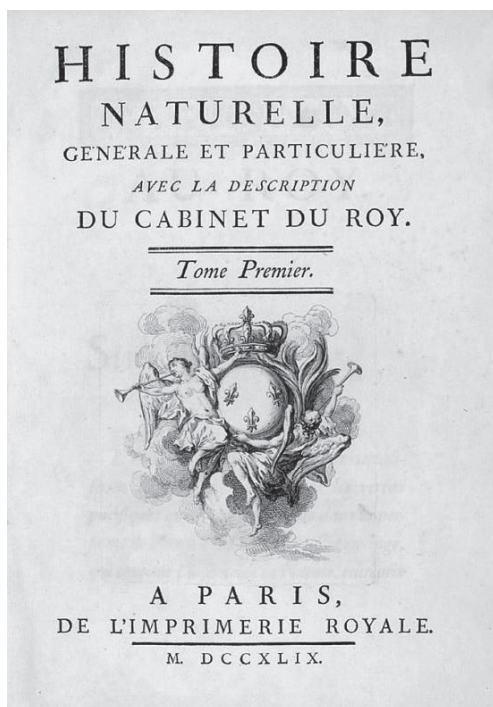


Рис. 6. Титульный лист многотомного сочинения Ж. Бюффона «Естественная история».

«Эпохи природы»

Первые три тома «Естественной истории» под общим названием «Эпохи природы» вышли в свет в 1749 г. В первом томе излагалась история Земли, во втором — общая история животных и в третьем — естественная история человека. Здесь он предложил гипотезу происхождения Земли и всей Солнечной системы. Он предполагал, что некогда в Солнце ударила комета, в результате чего от него оторвались и начали вращаться по орбитам гигантские раскаленные капли — планеты, одной из которых была Земля. По мере остывания за счет эрозии и деятельности вулканов сформировался рельеф.

Следуя за Лукрецием Каром, поэма которого была необычайно популярна среди французских философов-материалистов XVIII века, Бюффон предполагал, что в основе жизни лежат «живые молекулы», которые существуют вечно и, комбинируясь в разных сочетаниях, создают всё разнообразие живого. Когда Земля остыла до приемлемой температуры, на ней возникла жизнь путем самозарождения. Интересно, что Бюффон попытался экспериментально определить возраст Земли и время возникновения жизни. Для этого он нагрел большой медный шар и наблюдал за его остыванием, а потом экстраполировал эти данные на объем Земли. По его расчетам, возраст Земли составляет 75 тыс. лет, а жизнь возникла 20 тыс. лет назад. Для нас эти цифры выглядят наивно, но для современников они были шокирующими: ведь согласно Библии акт Творения произошел всего 5 тыс. лет назад.

Нельзя не упомянуть и еще об одной идее Бюффона. Основываясь на сходстве фаун Старого и Нового Света, он предположил, что вначале существовал лишь один континент, который впоследствии распался. Долгое время эта гипотеза представлялась фантастической, и лишь в середине XX века идея дрейфа континентов, подтвержденная геологическими данными, стала общепризнанной.

«Эпохи природы» были встречены в штыки церковью и большинством ученых. Известный энтомолог Рене Антуан Реомюр писал: «В то время как другие писатели, развлекая нас историей отдельного насекомого, умеют вознести нас мыслью к Творцу, господин Бюффон, объясняя устройство мира, позволяет нам почти не замечать Творца».

В результате многочисленных нападок Бюффон был вынужден в 1751 г. публично отречься от своих взглядов в Сорбоннском университете. Текст его отречения звучал так: «Я объявляю, что не имел никакого намерения противоречить тексту Священного Писания, что я самым твердым образом верую во все то, что говорится в Библии о сотворении мира, как в отношении времени, так и самого факта. Я отказываюсь от всего, что сказано в моей книге относительно образования Земли и вообще от всего, что может показаться противо-

речащим рассказу Моисея». Впрочем, это не помешало ему в 1769 г. опубликовать второе издание труда «Эпохи природы».

Описания животных

Последующие прижизненные тома «Естественной истории» были посвящены описанию позвоночных животных. Бюффон был принципиальным противником системы Линнея и диагнозов, поскольку считал, что они не дают представления о животном. «В естественной истории, — писал он, — истинными могут считаться только описания, ибо если описываются только одна или многие части предмета, не объемля его целости, то возникает лишь недостаточное или ложное представление. В самом деле, какое понятие можно получить о животном, коего представляют нам только зубы, сосцы или лапы! Что нам изображает столь нелепое сочетание?»

Описание, по его мнению, должно быть составлено так, чтобы читатель мог составить представление о животном, причем не в статике, а в динамике. Кроме того, описания должны содержать сведения об анатомии и морфологии (необходимы промеры), образе жизни, практическом значении животного. Отвергая систему, он предлагал вначале рассмотреть наиболее знакомых нам домашних животных, затем описать диких животных Европы и уже потом давать описания обитателей экзотических стран.

Действительно, обширные описания Бюффона, написанные четким, и в то же время красочным языком, сопровождаемые рисунками и промерами частей животного, дают полное представление о нем. Вот, например, как он описывает повадки кошек: «Хотя кошки и живут в наших домах, их нельзя назвать по-настоящему домашними животными. Даже самых прирученных из них нельзя заставить служить себе... Они больше привязаны к дому, чем к хозяину. Если их перенести на значительное расстояние, например на 1–2 мили, то они самостоятельно возвращаются на свои участки, по-видимому, потому, что они знают здесь все мышинные норы, все их выходы и проходы. Так что труд, употребленный кошкой на обратный путь, с лихвой вознаграждается, так как больший труд ей понадобился бы, чтобы также хорошо изучить новое место...

Кошки жуют медленно и с трудом. Их зубы так коротки и так неудачно расположены, что ими можно только терзать, но не пережевывать пищу. Поэтому они предпочитают самое мягкое мясо, любят рыбу и едят ее как вареную, так и сырую. Пьют они часто. Сон их легок, и они больше делают вид, что спят. Ходят неслышно, почти всегда легко, не делая ни малейшего шума... Глаза их блестят в темноте, подобно алмазам, которые ночью отражают свет, втянутый ими в себя в течение дня».

Или, например, небольшой фрагмент из описания косули: «Олень, как благороднейший из лесных обитателей, занимает в дубравах места, затененные вершинами высочайших деревьев. Косуля же довольствуется менее высокими лесами и обыкновенно держится в густой молодой поросли. Но если не хватает ей благородства и меньшей одарена она силой, то по красоте, живости и даже смелости она превосходит оленя. Она гораздо веселее, наряднее, бодрее. Особенно прекрасны глаза косули — блестящие и оживленные глубокими чувствами. Движения ее более свободные и быстрые: она прыгает без напряжения и с большой скоростью. Шерсть содержит всегда опрятную и гладкую, и никогда не валяется в грязи, как олень».

Теоретические взгляды Бюффона

Параллельно с описанием животных Бюффон высказывает массу интересных соображений по общебиологическим проблемам. Так, например, он обсуждает проблему корреляций и впервые высказывает идею о единстве плана строения позвоночных. Единством плана строения он объясняет наличие промежуточных форм между обособленными, на первый взгляд, группами. Правда, эту мысль он подтверждает весьма наивными примерами, рассматривая пингвинов как промежуточную форму между рыбами и птицами, тюленей между китами и наземными млекопитающими, летучих мышей между птицами и млекопитающими.

Но наиболее важным является то, что он впервые высказывает предположение о возможности трансформации видов, т.е. превращения одних видов в другие. К этой идее он пришел не сразу. В первых томах «Естественной истории» он выступает как сторонник идеи о неизменности видов и, более того, обвиняет Линнея и его сторонников в скрытом эволюционизме.

Высказываясь против объединения видов в роды, он пишет: «Если бы эти роды на самом деле существовали, то они могли бы возникнуть только из смешения, последующего изменения и вырождения первичных видов. И если единожды допустить, что у растений и животных имеются роды, и что осёл принадлежит к роду лошади и отличается от нее только потому, что он выродился (!), то равным образом можно сказать, что обезьяна происходит от человеческого рода и что она ни что иное, как выродившийся человек, и что... всякий род... имеет от одного источника свое начало, даже все животные произошли от одного животного, которое с течением времени произвело, усовершенствуясь и вырождаясь, все виды других животных. Систематики, с таким легкомыслием создающие роды у животных и растений, кажется, плохо чувствуют всю обширность следствий из этого. Ибо, если бы единожды удалось доказать, что среди животных и растений, не говоря многие, но хотя бы один

вид произошел путем вырождения из другого, и что упомянутые роды можно установить сходно с разумом, то не было бы предела могуществу Природы, и каждый имел бы основание предполагать, что Природа могла со временем создать из единого существа все прочие. Но нет: из Откровения известно, что все животные участвовали в Творении, что от десницы Создателя получили бытие свое по паре каждого вида и должно верить, что и в тогдашнее время они были такими же, как их ныне представляют потомки».

При этом он допускает, что породы домашних животных были выведены человеком. Основными причинами изменений он считал влияние климата и пищи. Но есть у него и указания на роль искусственного отбора: «Если по случаю, довольно обыкновенному в Природе, обнаружатся одно отличие или явные изменения в некоторых признаках, люди стараются их сохранить, как и ныне делают, когда хотят создать новые породы собак и других животных». При этом, несмотря на очень сильные различия между породами, они не могут рассматриваться как разные виды, поскольку могут свободно скрещиваться между собой, что, по его мнению, является «единственным врожденным свойством вида». Разные виды при скрещивании либо вообще не дают потомства, либо их потомки оказываются бесплодными.

Однако впоследствии его взгляды изменились. В 1766 г. он публикует приложение к XIV тому «Естественной истории», которое называлось «Дегенерация животных», где формулирует теорию трансформизма. Согласно его представлениям, виды, объединяемые в настоящее время в одно семейство, произошли от общего предка. Так, от одного общего предка могли возникнуть лошадь, зебра и осёл, от другого — бык, буйвол и зубр и т.д. «В таком семействе обычно отмечают один общий основной ствол, от которого как бы выходят различные ветви, тем более многочисленные, чем более плодovиты и более мелкие по размерам индивиды каждого вида».

Основной причиной трансформации видов Бюффон считал прямое воздействие климата и пищи. Однако его представления о механизмах трансформации крайне наивны и не могут не вызвать улыбки у современного читателя. Так, обсуждая вопрос о влиянии пищи, он пишет: «Олень, обитающий в лесах и питающийся, так сказать, деревьями, носит на голове подобие растений, которое есть не что иное, как остаток сей пищи. Бобр, живущий в воде и питающийся рыбой, имеет хвост, покрытый чешуей. Следовательно, можно предполагать, что животные, которым бы всегда давали одинаковую пищу, в короткое время приняли бы некоторые качества этой пищи, и что если бы всегда продолжать давать им одинаковый корм, присвоение питательных частиц привело бы к изменению облика животного».

Не менее наивно выглядит и объяснение влияния климата: «В Америке, где жара не столь велика, где воздух и почва прохладнее, чем в Африке на

той же широте, тигр, лев и барс ничего не имеют страшного, кроме названия. Они не беспредельные властелины лесов, а животные, обычно скрывающиеся от взора людей... Под кротчайшим благорастворением воздуха они сделались кроткими: что было в них излишнего, стало умеренным, и через перемену, которую они испытали, сделались они более согласными в нравах населяемой ими стране».

Теория Бюффона, получившая название теории трансформизма, еще не была эволюционной теорией. Во-первых, он предполагал, что существующее многообразие живых существ возникло из немногих, уже высокоорганизованных видов, а во-вторых, рассматривал процесс трансформации видов не как прогресс, а как вырождение (дегенерацию). Однако сама идея изменяемости видов, впервые выдвинутая Бюффоном, постепенно, благодаря необычайно высокой популярности «Естественной истории», постепенно становилась популярной и, в конце концов, привела к созданию эволюционных теорий.

В настоящее время противоречие между Линнеем и Бюффоном кажется нам довольно странным. Сейчас ни у кого не вызывает сомнений, что нужны как диагнозы (для ориентации в системе и быстрого определения видов), так и подробные описания. Выдающийся русский зоолог П.-С. Паллас, у которого в кабинете рядом висели портреты Линнея и Бюффона, писал: «И тот и другой, к счастью для естествознания, появились в одном и том же веке, чтобы наука, идя по стопам этих исполинов, продвигалась к совершенству, хотя и разными дорогами. Один со своим систематизирующим умом ввел порядок и точность в науку и работал всю жизнь с удивительным прилежанием, чтобы умножить наши знания об организмах. Другой... почти исчерпал естественную историю четвероногих, ввел в область науки философский дух и прелестью своего красноречия заставил общество полюбить науку. Если бы каждый из них не встретил себе противовеса в своем современнике, то, пожалуй, ввел бы в науку воззрения, более трудные для преодоления».

В течение более ста лет «Естественная история» Бюффона была настольной книгой не только ученых-зоологов, но и самого широкого круга читателей, интересующихся природой. Это значение она утратила лишь после выхода в свет знаменитой книги немецкого зоолога, директора Гамбургского зоопарка Альфреда Брема (1829–1884) «Жизнь животных» (первое издание было в 1863–1869 гг.). Путешествуя для отлова животных для зоопарка по Египту, Нубии, Судану, Абиссинии, Испании, Норвегии, Западной Сибири, Брем собрал большой оригинальный материал по биологии животных. «Естественная история» Бюффона, составленная в значительной степени (все разделы, касающиеся экзотических животных) не на оригинальных наблюдениях, а на литературных данных, к тому же устаревшая за сто лет, не могла выдержать конкуренции с «Жизнью животных» Брема.

4. Развитие биологии к концу XVIII века

Во второй половине XVIII века работы Линнея стимулировали исследования в области систематики растений и животных. Описываются все новые и новые виды. Постепенно становится более ясной искусственность предложенной им системы и начинается поиск естественной системы. Вначале за основу такой системы была взята выдвинутая еще Аристотелем и развитая Бюффоном идея о том, что все живые существа образуют непрерывный ряд по степени сложности. В 1764 г. вышла работа швейцарского натуралиста и философа **Шарля Бонне** (1720–1793) «Созерцание природы», где он в наиболее полном виде изложил идею «лестницы существ», пользовавшуюся некоторое время большой популярностью. Он полагал, что между простейшими и совершеннейшими проявлениями Природы существуют постепенные переходы, так что все тела образуют непрерывную цепь. На вершине этой лестницы стоит Бог, высшее совершенство, а ее основание составляют неделимые монады. От растений через зоофитов эта «лестница» тянется к высшим животным, человеку, а далее к ангелам и архангелам без скачков и перерывов. Всеобщее единство природы обеспечивается предустановленной Богом гармонией. Бонне не связывал «лестницу существ» с эволюцией и считал, что она создана Богом изначально и остается неизменной. Тем не менее, он предполагал, что все живые организмы испытывают на протяжении истории Земли прогресс, переходя с одного уровня этой «лестницы» на другой.

В 1798 г. французский ботаник **Антуан Лоран де Жюссье** (1748–1836) (рис. 7) в работе «Роды растений, расположенные согласно естественному порядку» предложил свою систему растений. Он выделил 15 классов, которые расположил в линейном порядке. В основание ряда он ставил тайнобрачных, затем шли однодольные, а затем — двудольные растения. В пределах каждого класса группы, примерно соответствующие современным семействам, также располагались в линейном порядке. Собственно сама идея линейной системы растений принадлежала его дяде Бернару Жюссье (1699–1777), садовнику ботанического сада в Версале, кото-



Рис. 7. Антуан Лоран де Жюссье.

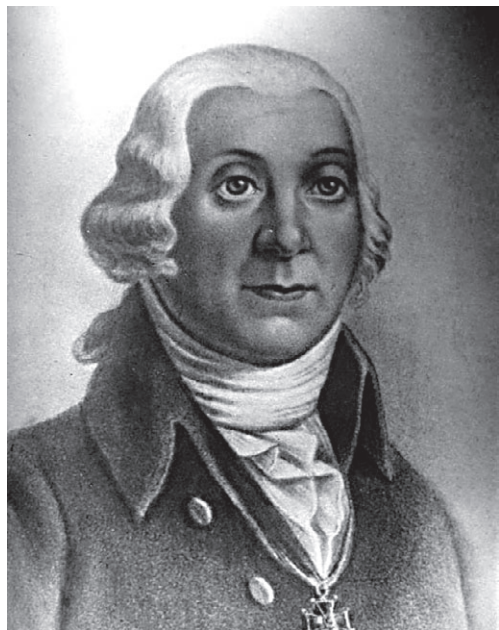


Рис. 8. Пётр-Симон Паллас.



Рис. 9. Рене Антуан Реомюр.

рый расположил на грядках растения в соответствии с предложенным им «естественным порядком». Сам Бернар Жюссье не публиковал теоретических трудов, но сохранился список этих растений и план, которому он следовал при посадке в 1759 г., позднее опубликованный А. Жюссье

Постепенно становилось ясно, что линейная система не отражает реальной структуры таксонов. Первым идею о том, что система представляет собой не одномерную цепь, а некое подобие дерева, высказал **Пётр Симон Паллас** (1741–1811) (рис. 8) в своей ранней работе «Список зоофитов», опубликованной в 1766 г. Принимая идею Бонне о том, что «природа не делает скачков» и все виды живых существ связаны между собой переходами, он пишет, что «лестница природы... не оказывается такой, какой желают ее видеть Брамлей и Бонне». Лучше всего, по его мнению, «система организованных тел может быть представлена в виде дерева, которое непосредственно от корня дает двойной ствол для простейших животных и растений, следовательно, животный и растительный. Первый ствол поднимается от моллюсков к рыбам, отделяя от себя большую боковую ветвь к насекомым. За рыбами следуют амфибии, и вершину занимают четвероногие, а птицы представлены большой боковой ветвью, отходящей ниже четвероногих». В том же 1766 году сходные взгляды применительно к растениям высказал

французский садовод А. Дюшен. Следует подчеркнуть, что Паллас, как и Бонне, не рассматривал свою систему как результат эволюции, и его «древо» было столь же постоянным во времени, как и «лестница» Бонне. Он, особенно в последние годы жизни, резко выступал против идеи трансформации видов и критиковал Линнея и Бюффона за отступления от их первоначальных креационистских позиций.

Как было сказано выше, многие годы основным источником сведений о позвоночных животных была «Естественная история» Бюффона. Основным же источником сведений о насекомых был шеститомный труд **Рене Антуана Реомюра** (1683–1757) (рис. 9) «Мемуары об истории насекомых» («*Memoires pour servir a l’histoire des insects*»), опубликованный в 1734–1742 гг. «Мемуары» Реомюра основаны главным образом на его собственных наблюдениях (рис. 10).

В частности, он первым применил стеклянные ульи для наблюдений за жизнью пчёл и очень подробно описал жизнь пчелиной семьи. Но в отличие Бюффона Реомюр не выдвигал каких-либо новых теоретических идей. Совершенство строения насекомых и, особенно, совершенство и инстинктов он рассматривал как свидетельство мудрости Творца.

В течение XVIII и первой половины XIX века были также сделаны важные открытия в области физиологии растений и животных, эмбриологии и цитологии.



Рис. 10. Реомюр за изучением насекомых.

Глава II. Поиски обобщающей теории биологии в первой половине XIX века

К концу XVIII века биологи накопили огромный фактический материал. Однако не существовало теории, обобщающей эти факты. Примечательной особенностью биологии конца XVIII и, особенно, первой половины XIX века является то, что в этот период ведется активный поиск такой теории. Появляются частные теории, такие как теория корреляций Ж. Кювье, теория аналогов Э. Жоффруа Сент-Илера, закон зародышевого сходства К. Бэра, клеточная теория М.Я. Шлейдена и Т. Шванна. Характерны и названия многих трудов этого периода: «Философия ботаники» К. Линнея, «Философия зоологии» Ж.Б. Ламарка, «Философия анатомии» Э. Жоффруа Сент-Илера, «Учебник натурфилософии» Л. Окена. Впервые в работах Ж.-Б. Ламарка и Г.Р. Тревирана в 1802 г. появляется термин *биология* для обозначения теории естественной истории.

Особенно интенсивно работа по поиску общей теории биологии велась в Германии, где сложилось оригинальное натурфилософское направление, и во Франции, где сформировалась классическая школа биологии. Важнейшую роль в формировании теории биологии сыграли три французских ученых, работавших одновременно в Национальном музее естественной истории в Париже — Ж.-Б. Ламарк, Э. Жоффруа Сент-Илер и Ж. Кювье.

1. *Немецкая натурфилософия*

Немецкая натурфилософия, возникшая в конце XVIII века как реакция на механицизм естествознания этого периода, сыграла существенную роль в проникновении в биологию идеи единства и развития природы. Наиболее известными представителями этого направления в Германии были И. Кант, Ф.В. Шеллинг, Л. Окен, Г.Р. Тревиранус, И.В. Гёте и Г.В.Ф. Гегель. Основателем немецкой натурфилософии по праву считается **Иммануил Кант** (1724–1804) (рис. 11), профессор Кёнигсбергского университета. Основу философских представлений Канта составляет его *учение о явлениях и «вещах»*, которые существуют как «вещи в себе» (ноумены). Познание начинается с того, что «вещи в себе» воздействуют на наши органы чувств и вызывают ощущения. Но, по его представлениям, ни ощущения, ни рассуждения не могут дать теоретического знания о «вещах в себе». Вещи эти непознаваемы. Наше знание о них — знание человеческое, полученное доступными человеку средствами, а не абсолютное. Правда, эмпирические знания о вещах могут неограниченно расширяться и углубляться, но это не приблизит нас к познанию

сущности «вещей в себе». В частности, это касается познания природы, как мертвой, так и живой.

Кант признавал за естествознанием право держаться «физических объяснений» и рекомендовал «механистически» объяснять все произведения и действия природы, даже самые целесообразные, до тех пор, пока у нас имеется возможность такого объяснения. В то же время он полагал, что исчерпывающе объяснить живую природу с механистических позиций невозможно: «Кажется, что, рассуждая здраво, можно было бы сказать: дайте мне материю, и я построю из нее мир... Но можно ли хвастаться этим, имея перед собой крошечное растение или насекомое?»

По мнению Канта, живые существа представляют собой особую категорию «вещей», подлежащих особому изучению и толкованию. Все части любого живого существа поддерживают жизнь друг друга и организма в целом. С этой точки зрения отдельные органы его могут рассматриваться как средство для осуществления некоей цели, каковой является жизнь.

Кант был хорошо знаком с проблемами естествознания, в частности сравнительной анатомии. В «Критике чистого разума» (1781) и других работах он, проанализировав имеющиеся фактические данные, пришел к выводу, что животные построены по общему плану, который, различным образом видоизменяясь, дал начало разнообразным видам. Сходство между животными, поскольку они организованы соответственно общему прототипу, заставило его предположить их действительное родство по происхождению от одной общей праматери.

Одним из наиболее ярких последователей Канта был **Фридрих Вильгельм Йозеф Шеллинг** (1775–1854), профессор университета в Иене. В центре натурфилософии Шеллинга стоит проблема органического, проблема жизни вообще. Он считал, что если рассматривать природу как некий механизм, то нельзя понять, как из этого механического начала появляется органическое. Эта задача может быть решена только тогда, когда мы с самого начала будем

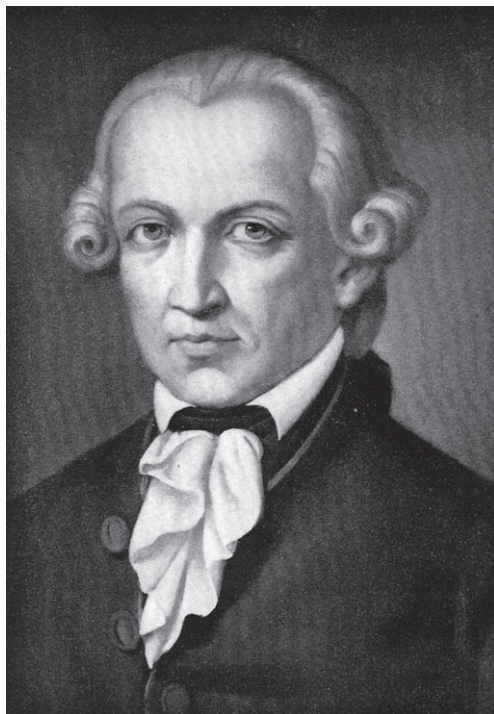


Рис. 11. Иммануил Кант.

рассматривать природу как единый живой организм, которым управляет *мировая душа*, а жизнь — как самую сущность природы. Исходя из идей о всеобщей связи и развитии явлений через борьбу полярных сил, он стремился представить мир в развитии, и в этой связи высказал немало интересных соображений. Одним из таких соображений была мысль о возможности объяснить все формы в органическом мире, признав их результатом постепенного развития. Различные виды, по Шеллингу, — это последовательные остановки в развитии «мировой души». За подобными высказываниями не стояло, однако, признание эволюции органического мира, поскольку развитие понималось им лишь как развитие идеи. Строго научные доказательства или опытное подтверждение выставленных положений подменяется в системе Шеллинга задачей отыскания остроумной и яркой поэтической метафоры. Натурфилософские идеи Шеллинга нашли воплощение в сочинениях Окена и Тревирануса и оказали заметное влияние на взгляды многих немецких биологов начала XIX века.

Особенно большим влиянием пользовался ученик Шеллинга **Лоренц Окен** (1779–1851), немецкий естествоиспытатель и натурфилософ, профессор университетов в Йене (1807–1819), Мюнхене (1828–1832) и Цюрихе, где он стал первым ректором основанного в 1833 г. университета. Он издавал один из первых научных журналов «Энциклопедия жизни» (1817–1848) и в 1822 г. основал Общество немецких естествоиспытателей и врачей. Большой популярностью пользовался его трехтомный труд «Учебник натурфилософии» (1809–1811).

По представлениям Окена, развитие природы идет путем поляризации. «Абсолютный дух», раздваиваясь, порождает материю, или эфир. Эфир поляризуется, давая начало звездам и планетам. При его дальнейшей поляризации на планетах образуются разные вещества, в том числе углерод. Углерод при соединении с водой и воздухом дал начало «первобытной слизи», из которой произошло все органическое. Элементарной формой организма, по Окену, был «первичный слизистый пузырек», который он называл «инфузорией». Совокупность инфузорий образует сложный организм. Все растения и животные являются лишь «метаморфозами инфузорий», т.е. первичных слизистых пузырьков. В основе этих построений лежало не изучение микроскопического строения организмов, а умозрительная идея о том, что в единичном, малом (микрокосме), в любом явлении повторяется всеобщее (макрокосм). Мир состоит из отдельных планет, а идеальной мировой формой является шар. Отсюда мысль о том, что организмы должны состоять из множества микроскопических сферических образований. Разумеется, что заключение, сделанное таким путем и на такой основе, не было серьезно воспринято естествоиспытателями.

Растение, по мысли Окена, символизирует собой четыре стихии древних философов: корень — землю, ствол — воду, лист — воздух, цветок — огонь.

Главной особенностью животных он считал наличие двух противоположных начал, которые называл мозговое животное и половое животное. Животный мир, по Окену, составляет единый организм, в котором отдельные виды являются чем-то вроде самостоятельно существующих частей, или органов. Соответственно этому представлению Окен построил свою систему животных. Всех животных он разделил на кишечных, сосудистых, дышащих и мясных. Последняя группа включает всех позвоночных, которые, в свою очередь, распадаются на животных обоняния (рыбы), вкуса (амфибии и рептилии), слуха (птицы) и зрения (млекопитающие).

Систематические подразделения располагались в его системе в порядке усложнения организации, критерием которой Окен считал увеличение числа органов, приспособленных к выполнению определенной функции. В противовес идее творения он считал, что все организмы выше «инфузорий» не были созданы Творцом, а развились из более примитивных форм.

Так, в §3084 второго издания «Натурфилософии» он писал: «Животные совершенствуются мало-помалу, прибавляя один орган к другому, совершенно так же, как усложняется тело отдельного животного. Царство животных развивается путем увеличения числа органов». Однако Окен не пошел дальше провозглашения общего принципа. В его сочинениях нельзя найти сколько-нибудь конкретных представлений о реальном развитии органического мира.

Ближе к научному обоснованию идеи развития органического мира подошли Г.Р. Тревиранус и И.В. Гёте. На взгляды Готфрида Рейнхольда **Тревирануса** (1776–1837) сильно повлияли натурфилософские построения Шеллинга и Окена, а также идеи французских натуралистов, и прежде всего Бюффона. В своем трехтомном труде «Биология» (1802), а затем в книге «Явления и законы органической жизни» (два тома, 1831–1832) он попытался синтезировать биологические знания своего времени, дав им философское освещение. Тревиранус считал, что простейшие организмы возникли путем самозарождения, а затем постепенно благодаря перерождению из них произошло все многообразие органических форм.

Живые существа способны приспосабливаться к изменениям внешней среды. Это свойство, вызванное к жизни всеобщим началом мира, по представлению Тревирануса, и обеспечило их постепенное восхождение от одной ступени организации к другой, более высокой.

И.В. Гёте как биолог

Иоганн Вольфганг фон Гёте (1749–1832) (рис. 12) был не только великим поэтом, но и известным натуралистом. Он занимался проблемами физики (оптика и акустика), минералогии, геологии и метеорологии, но наибольших



Рис. 12. Иоганн Вольфганг Гёте.

успехов достиг в области биологии. Его теория метаморфоза растений, как и другие его открытия в области ботаники и сравнительной анатомии, сыграли значительную роль в развитии этой науки. Хотя Гёте много работал с фактическим материалом, часто его идеи, как и идеи других натурфилософов, выступали больше в форме догадки, предчувствия, чем строго обоснованного эмпирического заключения или научной гипотезы.

Гёте, как и Шеллинг, механистическому взгляду на природу противопоставил концепцию *единой развивающейся природы*, которая, скорее, должна рассматриваться по аналогии с организмом, чем с меха-

низмом. Но это не был тот всеобщий организм, о котором говорили Шеллинг и Окен. Все растительное царство представлялось ему «огромным миром», обуславливающим существование многих представителей животного мира, а в этом последнем он видел «великую стихию», где все также проникнуто сложными взаимоотношениями. Причем для Гёте мир живых существ — это не застывшая гармония, а динамическая система, в которой «всё образующееся тотчас же снова преобразуется, и, желая хоть сколько-нибудь добиться живого созерцания природы, мы должны и сами сохранять такую же подвижность и пластичность, следуя ее примеру».

Поиск общего типа строения живых существ и обоснование на этой основе единства органического мира стали главными идеями научного творчества Гёте. По его представлениям, в основе живой природы лежит метаморфоз ее форм. Все разнообразные формы могут быть выведены из нескольких типичных исходных форм путем их разнообразнейших модификаций. При этом он понимал общий тип не только как идею, но и как реально существовавшего предка современных живых форм. Гёте даже надеялся найти в природе исходную форму, давшую начало всем растениям.

Фактически им была создана новая дисциплина, которую он назвал морфологией, или «наукой об образовании и преобразовании органических тел». К числу морфологических обобщений, выдвинутых Гёте, относится, в первую очередь, *закон соотношения в развитии отдельных частей организма*.

Его он формулировал так: «Природа для того, чтобы расщедриться в одном направлении, должна скупиться в другом». Или: «Ни одна часть тела не может ничего приобрести без того, чтобы другая взамен не потеряла, и наоборот».

В области сравнительной анатомии животных Гёте принадлежит открытие межчелюстной кости у человека (ранее считалось, что она отсутствует только у человека, но имеется у всех млекопитающих), а также заключение о том, что череп млекопитающих состоит из шести слившихся позвонков. Наибольшую известность получили труды Гёте в области морфологии растений. В работе «Опыт объяснения метаморфоза растений» (1790) им прослежены признаки сходства в устройстве различных органов растений. «Всякий, кто внимательно исследует рост растения, — писал он, — легко заметит, что определенные внешние части его иногда изменяются и становятся по строению в большей или меньшей степени сходными с близлежащими частями». Сопоставляя различные части растения и следя за их возникновением и развитием, он пришел к выводу, что клубни с сидящими на них глазками являются видоизмененными побегами, что почка растения — это зачаточная ветка с листьями, а закрывающие ее чешуйки — это видоизмененные листья. В результате изучения развития различных органов растений Гёте пришел к выводу, что все они, в том числе чашелистики, лепестки, тычинки и пестики, являются модификациями листа. Таким образом, им были заложены основы *теории метамерии растений*.

Вершиной немецкой классической философии были работы **Георга Вильгельма Фридриха Гегеля** (1770–1831) (рис. 13), выдающегося философа, профессора университетов в Гейдельберге (1816–1818) и Берлине (с 1818 г.). Обсуждение хорошо известных философских взглядов Гегеля выходит за рамки данной книги. В то же время нельзя хотя бы коротко не остановиться на его взглядах на живую природу, изложенных в «Философии природы» (1817).

Гегель был прекрасно знаком с работами ведущих биологов того времени. Он цитирует Спалланцани, Линнея, Жюссье, Тревирануса,



Рис. 13. Георг Фридрих Гегель.

Кювье, Ламарка, Жоффруа Сент-Илера, Гёте, Кельрейтера и многих других авторов. Но их фактические данные он использует для доказательства собственных натурфилософских идей. «Если, — пишет Гегель, — естественные образования не вполне соответствуют правилу, но все же приближаются к ним или они одной стороной подходят к нему, а другой нет, то не правило, не характеристика рода или класса и т.д. должны быть изменены, словно они обязаны соответствовать данным существующим формам, а наоборот, последние должны соответствовать первым. И поскольку действительность им не соответствует, постольку это ее недостаток». Иными словами, если факты противоречат философским предпосылкам, то тем хуже для фактов.

В частности, Гегель считал, что Земля является своего рода «геологическим организмом». История, по его мнению, имела прежде своим предметом Землю, но теперь Земля достигла покоя, а раньше это был «дух земли, исполненный движений и грез спящего, пока он, наконец, не проснулся и не обрел в человеке свое сознание». При этом он полагал, что нет достаточных оснований рассматривать последовательность земных слоев как отражение истории Земли. И если бы такие основания существовали, пишет он, они не представляли бы никакого значения для философии, ибо всякая попытка объяснить исторически последовательное расположение геологических слоев «есть не что иное, как превращение пространственной последовательности во временную».

Он также допускал возможность самозарождения и полагал, что живые организмы, раз возникнув, остаются постоянными, изменяясь лишь в ходе онтогенеза: «Природа по своему существу умна. Естественные образования определены, ограничены и вступают в существование как таковые. И поэтому если Земля и была в таком состоянии, когда на ней не было ничего живого, а был только химический процесс и т.д., то все-таки при первом же ударе молнии жизни в материю тотчас возникает определенное, законченное образование, как Минерва выходит во всеоружии из головы Юпитера... Человек не развился из животного, как и животное не развилось из растения; каждое существо есть сразу целиком то, что оно есть. Подобный индивидуум подвергается и эволюции: новорожденный еще не представляет собой законченного целого, но он уже есть реальная возможность всего того, чем ему суждено быть».

Наряду с этим у Гегеля можно найти и такие высказывания, с которыми с готовностью согласится любой современный биолог. «Жизнь организма держится на противоречии совершающихся в нем процессов — разрушительных и созидательных. В единстве этих противоположностей и сказывается жизнь. Нарушение этого единства есть болезнь. А исчезновение противоположностей, постепенно наступающее в процессе жизни, отсутствие их, есть смерть.

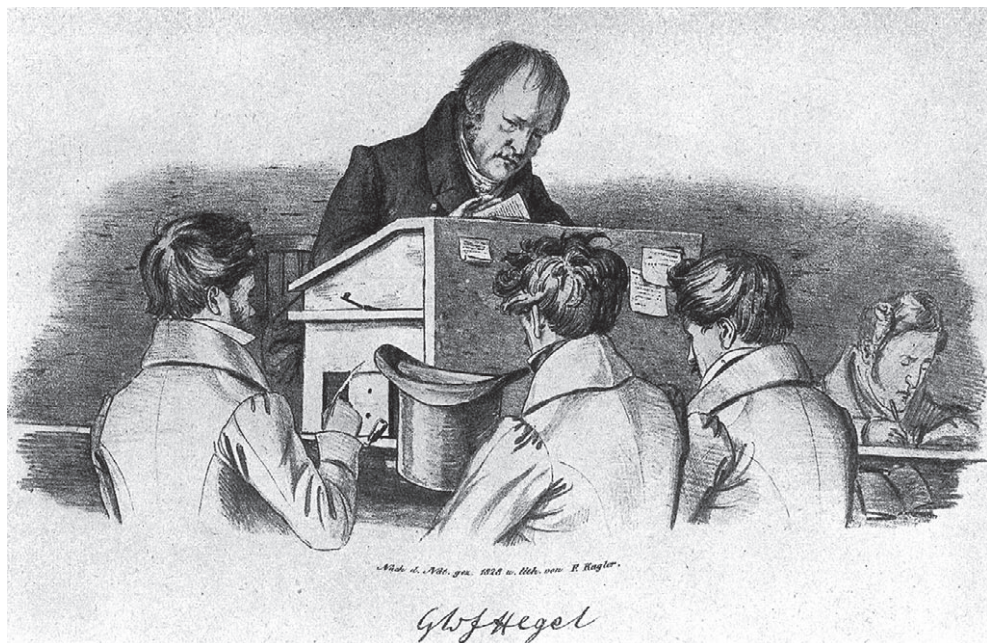


Рис. 14. Гегель за чтением лекции.

Она — неизбежный заключительный аккорд, последнее слово жизни». Эти как и все другие высказывания мэтра, появившиеся и в его трудах, и в блестящих по форме публичных лекциях (рис. 14), сразу же становились достоянием научной общественности, а возражения заранее расценивались как откровенная ересь.

В первые десятилетия XIX века натурфилософия получила столь широкое распространение в Германии, что грозила утопить немецкую науку. Под ее влиянием находились многие видные немецкие ученые. Довольно широкое распространение натурфилософские идеи получили и в России, где их развивали такие известные биологи того времени, как Д.М. Велланский, М.Г. Павлов, Я.К. Кайданов, П.Ф. Горянинов, М.А. Максимович. В известной мере она оказала влияние и на воззрения французских ученых, в первую очередь Э. Жоффруа Сент-Илера. Многие идеи, высказанные немецкими натурфилософами, предвосхищали позднейшие открытия биологов, но все они были чисто умозрительными и соседствовали с явно ошибочными гипотезами.

Однако к середине XIX века натурфилософия потеряла престиж в кругах естествоиспытателей. Причем немаловажную роль в этом сыграл диспут Кювье и Жоффруа Сент-Илера, речь о котором пойдет в конце этой главы.

2. Жан Батист Ламарк и его теория эволюции

Жан Батист Пьер Антуан де Моне шевалье де Ламарк (1744–1829) (рис. 15) родился в Базаптене (Пикардия) в небогатой дворянской семье, За-

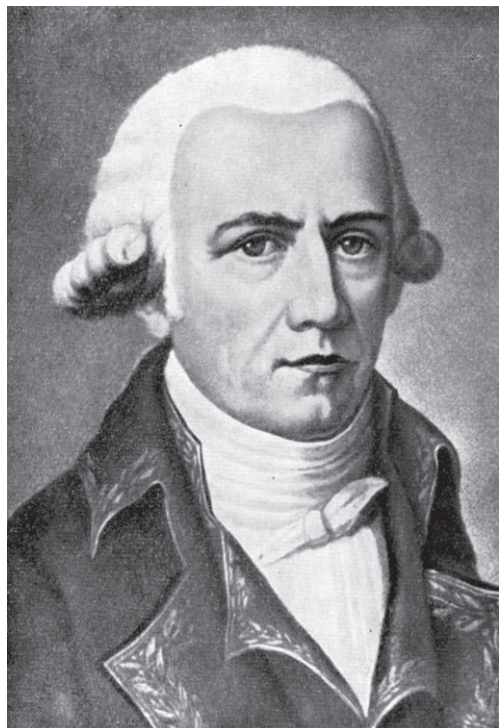


Рис. 15. Жан Батист Ламарк.

кончив иезуитский колледж, он в 1761 г. в возрасте 17 лет вступил в армию и участвовал в Семилетней войне. Выйдя в отставку, он в 1772–1776 гг. учился в Высшей медицинской школе в Париже, где изучал главным образом ботанику. В 1778 г. вышла трехтомная монография Ламарка «Флора Франции» («*Flore française*»), принесшая ему первую известность. В этой работе Ламарк впервые использовал *дихотомические определительные таблицы (ключи)*, состоящие из тез и антитез. Такой принцип построения определителей сохранился до настоящего времени и хорошо известен любому биологу.

В 1779 г. Ламарк начинает работать в Королевском ботаническом саду в Париже и одновременно становится домашним учителем сына Бюффона. В 1793 г. ботанический

сад реорганизуется в Национальный музей естественной истории, где Ламарк занимает кафедру зоологии насекомых, червей и микроскопических животных, впоследствии переименованную в кафедру зоологии беспозвоночных (термин *беспозвоночные* предложен Ламарком). Именно здесь он создает первую целостную эволюционную теорию. Первая публикация его эволюционных взглядов состоялась в 1802 г. в предисловии к изданному Ламарком курсу зоологии. Но в окончательном виде основы теории Ламарка были изложены им в работе «Философия зоологии» (1809). В 1817 г. Ламарк из-за болезни был вынужден уйти в отставку, а к 1820 г. полностью ослеп и свои труды диктовал дочерям.

Эволюционная теория Ламарка

К идее эволюции Ламарк пришел не сразу. В первых посвященных проблемам эволюции статьях «Вид» и «Классы растений», опубликованных в

1768 г., он придерживался типологической концепции вида и считал виды неизменными. Вот почему, начиная читать курс зоологии, он излагал материал в традиционной в то время последовательности — от высших групп к низшим. Однако вскоре, поняв, что гораздо логичнее перевернуть «лестницу», перешел к изложению от простого к сложному. По-видимому, это и натолкнуло его на мысль, что такой порядок объективно отражает и процесс эволюции. Впервые эта идея была высказана Ламарком в 1802 г. в предисловии к очередному курсу лекций по зоологии. Он писал: «Мы рассмотрели все этапы, следуя порядку, обратному порядку самой природы. Но если обозреть их, начав с противоположного конца, т.е. начав от более простого, чтобы постепенно прийти до наиболее сложного, то каждому станет ясно, что приведенные мною факты — не что иное, как явные результаты тенденции органического движения развить и усложнить организацию и одновременно превратить функции, бывшие первоначально, т.е. у самых простых живых тел, способностями общими, иными словами — присущими каждой точке тела, в функции, свойственные лишь определенным частям тела».

В соответствии с этим Ламарк предложил свою систему животных, в которой расположил все классы по уровням организации (*градам*, или *ступеням*). Одновременно он выделил несколько новых классов беспозвоночных (в списке выделены курсивом) из линеевских классов Червей и Насекомых. На уровне классов его система выглядела следующим образом:

I ступень организации. Нет ни нервов, ни узловатого продольного мозга, ни сосудов для циркуляции, ни органов дыхания, ни каких-либо внутренних органов, за исключением органа пищеварения.

1. *Инфузории* (выделены из червей Линнея).

2. *Полипы* (выделены из червей Линнея).

II ступень организации. Нет ни узловатого продольного мозга, ни сосудов для циркуляции. Кроме органов пищеварения имеются некоторые другие специальные внутренние органы (трубки или поры, всасывающие воду; своего рода яичники).

1. *Лучистые* (выделены из червей Линнея).

2. *Черви*.

III ступень организации. Нервы сходятся в узловатом продольном мозгу; дыхание при помощи воздухоносных трахей; системы циркуляции нет либо она крайне несовершенна.

1. *Насекомые*.

2. *Паукообразные* (выделены из насекомых Линнея).

IV ступень организации. Нервы сходятся в узловатом продольном или головном мозгу; спинного мозга нет; дыхание при помощи жабр; имеются артерии и вены для циркуляции.

1. *Ракообразные* (выделены из насекомых Линнея).

2. *Кольчецы* (выделены из червей Линнея).

3. *Усоногие*.

4. *Моллюски* (выделены из червей Линнея).

V ступень организации. Нервы сходятся в спинном и головном мозгу; последний не заполняет всей полости черепа; сердце с одним желудочком; кровь холодная.

1. *Рыбы*.

2. *Рептилии* (амфибии и рептилии в современном понимании).

VI ступень организации. Нервы сходятся в спинном и головном мозгу; последний заполняет полость черепа; сердце с двумя желудочками; кровь теплая.

1. *Птицы*.

2. *Млекопитающие*.

В основе эволюции, по мнению Ламарка, лежит *закон градации*, согласно которому все живые организмы стремятся к совершенству, причем этот процесс совершенствования не зависит от внешних условий. Эту мысль он поясняет так: «Если бы природа создала одних только водных животных, и если бы эти животные все и всегда жили в одном и том же климате, в одинаковой воде, на одной и той же глубине и т.д., то, без сомнения, в организации этих животных наблюдалась бы правильная и даже постепенная градация».

Но если принять, что всем животным присуще стремление к совершенству и эволюция идет постоянно, необходимо было объяснить, почему все виды не образуют единой прямой линии от инфузорий до высших позвоночных. Для объяснения отклонений от магистральной линии эволюции Ламарк предположил наличие *наследования приобретенных признаков* (*соматической индукции* по современной терминологии). «Влияние изменения обстоятельств, — пишет он, — порождает у животных новые потребности и побуждает их к новым действиям; повторное выполнение новых действий влечет за собой появление новых привычек и склонностей; наконец, большая или меньшая частота употребления того или иного органа изменяет этот последний, то усиливая, развивая и увеличивая его, то ослабляя, уменьшая, приводя к упадку и даже к полному исчезновению». Эту мысль он формулирует в виде двух **законов наследования**:

Первый закон. «У всякого животного, не достигшего предела своего развития, более частое и более длительное употребление какого-нибудь органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает и увеличивает его, придает ему силу, соразмерную длительности употребления, между тем как постоянное неупотребление того или иного органа постепенно ослабляет его, приводит к упадку, непрерывно уменьшает его способности и, наконец, вызывает его исчезновение».

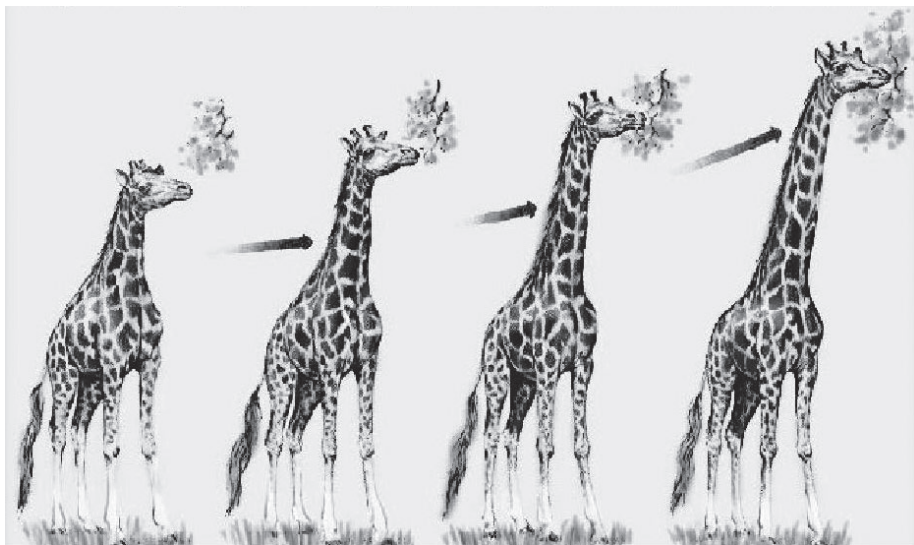


Рис. 16. Отбор направленных приспособлений по Ламарку.

Второй закон. «Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием условий, в которых с давних пор пребывает их порода и, следовательно, под влиянием преобладания употребления или неупотребления той или иной части, всё это природа сохраняет путем размножения у новых особей, которые происходят от первых, при условии, если приобретенные изменения общи обоим полам или тем особям, от которых новые особи произошли».

Так, например, продолжает Ламарк, «предки жирафа постоянно вытягивали шею, чтобы достать листья на верхних ветках деревьев. В результате постоянного упражнения шея у них вытягивалась, и эти изменения передавались по наследству последующим поколениям» (рис. 16). Он также допускал и прямое воздействие на особей климата и питания. Например, возникновение мозолей на ногах верблюда Ламарк объяснял тем, что им приходилось постоянно вставать коленями на раскаленный песок. Прямое воздействие внешних условий он считал основным фактором в эволюции растений.

Ламарку также необходимо было объяснить, почему существуют низкоорганизованные виды. Ведь если жизнь возникла одномоментно и существует закон градации, все живые организмы давным-давно приобрели бы нужные адаптивные изменения, а это значит, что к настоящему моменту все они должны были бы находиться на одном уровне организации. Одновременное существование видов, находящихся на разных уровнях организации, Ламарк объяснял тем, что на Земле постоянно продолжается процесс самозарождения

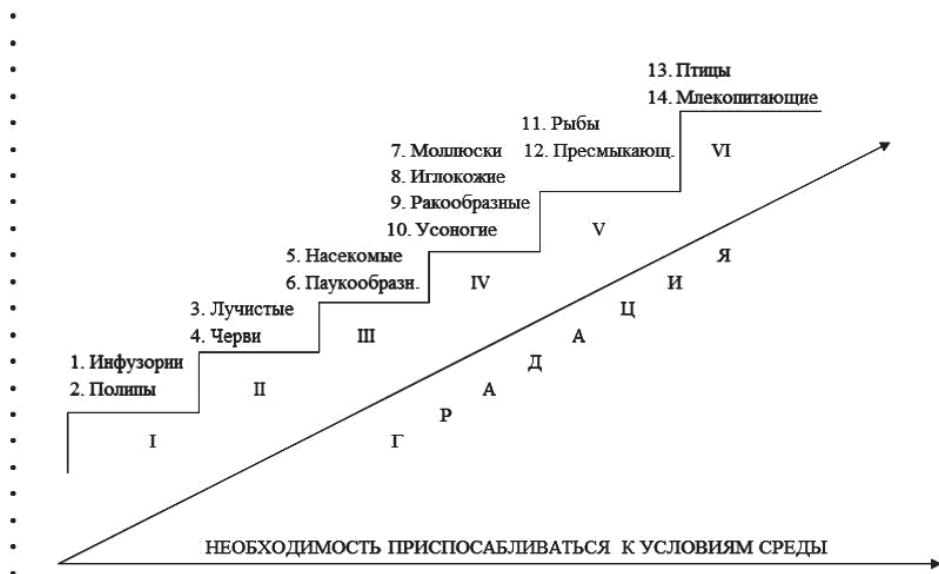


Рис. 17. Система Ламарка.

простейших организмов. Таким образом, можно предположить, что предки менее совершенных форм возникли позже, чем предки более совершенных, и последние более длительное время шли по пути градаций.

Естественно, Ламарк не мог принять типологическую концепцию Линнея, поскольку в ее основе лежало представление о неизменности видов. Вместо нее он предложил номиналистическую концепцию вида, согласно которой виды реально не существуют, а видовые названия — не более чем условные обозначения (номены) отрезков непрерывного спектра. Аналогично мы различаем красный, оранжевый или желтый цвета спектра, но провести объективные границы между этими цветами невозможно. Наличие же перерыва постепенности (дискретности) видов Ламарк объяснял не ее реальностью, а неполнотой наших знаний. На этой основе он и создает свою собственную *систему животных* (рис. 17).

Для объяснения всех процессов, протекающих в живых организмах, Ламарк использует *теорию флюидов*. «Кто не знает флюидов, — пишет он, — да они повсюду, ведь нет ни одного обитаемого места на земном шаре, где не было бы, например, теплорода (флогистона), электричества, магнитного флюида и т.д., причем, находясь повсюду, одни из этих флюидов способны расширяться, другие находятся в состоянии различного рода движений, и все они непрерывно претерпевают более или менее правильные перемещения, восста-

новления и замещения; возможно даже, что некоторые из них подвергаются истинному круговращению».

Механизм же действия флюидов в живых организмах он описывает следующим образом:

1. «Все действия природы при образовании непосредственных зарождений состоят в том, что она организует в клеточную ткань небольшие скопления студенистого или слизистого вещества, оказавшиеся при благоприятных условиях в ее распоряжении, наполняет эти маленькие ячеистые скопления флюидами, способными служить их содержимым, и вносит в эти тела жизнь путем приведения в движение этих флюидов с помощью тонких флюидов возбудителей, беспрестанно притекающих к ним из окружающей среды.

2. Клеточная ткань является той основой, в которой образовалась вся организация и в которой под влиянием движений содержащихся в ней флюидов, мало-помалу изменивших эту ткань, постепенно развились различные органы.

3. Сущность движения флюидов в податливых частях живых тел, которые их содержат, заключается в том, чтобы прокладывать себе пути, создавать места скопления и выхода, образовывать каналы и, следовательно, различные органы, видоизменять эти каналы и эти органы соответственно различному характеру движений или различию природы флюидов, обуславливающих эти движения и видоизменяющихся здесь, наконец, в том, чтобы постепенно увеличивать, удлинять, разделять и укреплять эти каналы и эти органы за счет веществ, непрерывно образующихся и отделяющихся от основных флюидов, находящихся в движении, веществ, часть которых ассимилируется и присоединяется к органам, в то время как другая выделяется наружу.

4. Сущность органического движения состоит не только в том, чтобы содействовать развитию организации, увеличивать части [тела] и обуславливать рост, но также и в том, чтобы умножать число органов и выполняемых ими функций».

Иными словами, по мнению Ламарка, флюиды, проникая в неживую слизь, вызывают зарождение жизни. При упражнении органов в них притекают флюиды и изменяют эти органы. При возникновении потребности в новом органе, флюиды устремляются в соответствующее место и создают новый орган. И все эти изменения закрепляются в наследственности, которую также определяют флюиды. Этим Ламарк объясняет и самозарождение, и соматическую индукцию, и закон градаций.

Таким образом, теория эволюции Ламарка представляет собой, пусть и недоказанную, но целостную систему взглядов, чем она выгодно отличается от трансформизма Бюффона и других авторов. Тем не менее современники не приняли этой теории. Ж. Кювье называл ее печальным заблуждением. И лишь через 50 лет после выхода в свет «Философии зоологии» справедливость,

хотя и частично, но была восстановлена. Недаром в «Происхождении видов» Ч. Дарвин назвал Ламарка своим предшественником, который «первым оставил всеобщее внимание на вероятности предположения, что все изменения в органическом мире происходили на основании законов природы, а не вследствие чудесного вмешательства».

Основной причиной неприятия теории Ламарка было то, что он предложил механизм эволюции, но не доказал ни его реальности, ни существования процесса эволюции как такового. Единственным, причем косвенным доводом в пользу этой теории является констатация факта, что все организмы образуют ряд по сложности организации. Но этот факт был известен еще со времен Аристотеля и никем никогда не интерпретировался как результат эволюции. Важное значение имеет и другое обстоятельство. «Философия зоологии» является лишь одной из большой серии работ Ламарка, в которых он, подобно античным философам, пытался нарисовать общую картину мира. В работах «Исследования о причинах главных факторов физики (1794)» и «Мемуары о физике и естественной истории (1797)» Ламарк, продолжая идею Эмпедокла о четырех элементах (огонь, земля, воздух и вода), комбинация которых создает все многообразие «вещей», пишет о том, что элемент огня создает «материю звука», и все физические процессы объясняет действием флюидов. В 1802 г. выходит его работа «Исследования о живых телах», где он пытается объяснить процесс размножения и онтогенез, и снова через действие все тех же флюидов. В частности, процесс оплодотворения он трактует как проникновение флюидов (пар семени) в неживое яйцо, а процесс онтогенеза как формирование органов за счет движения флюидов.

В «Философии зоологии» (1809) теории эволюции Ламарк посвящает лишь первую из трех частей. Во второй же он излагает свои представления о процессе оплодотворения, онтогенезе и самозарождении. А в третьей части он пытается объяснить с позиций теории флюидов нервную деятельность животных и психику человека.

В 1802 г. вышла «Гидрогеология» Ламарка, где выдвигается гипотеза о биогенном происхождении земной коры. Согласно этой гипотезе, вначале вся поверхность Земли была покрыта водой. Путем самозарождения в воде возникла жизнь. Умершие живые организмы опускались на дно, и из их останков, путем постепенных превращений, возникли все минералы, из которых образовалась суша. Преобразование останков животных шло, по мнению Ламарка, следующим путем: ракушник – мел – известняк – мрамор – известковый шпат – жерновой камень (песчаник) – кремнистые гальки – кремнь. Остатки растений преобразовывались иначе: торф – битумы – квасцы – гипс – сульфаты – руды – самородные металлы – горный хрусталь. И все эти сомнительные заявления делались на фоне значительных успехов теоретической

химии в XVIII веке. К этому времени уже были известны многие химические элементы, что позволило навсегда отбросить представления алхимиков о возможности превращения одних элементов в другие. Теория же флюидов была опровергнута работами Лавуазье и Ломоносова. Естественно, что в таком контексте трудно было принять всерьез и теорию эволюции Ламарка.

3. Жорж Кювье

Жорж Кювье (1769–1832) (рис.18) родился на западе Швейцарии в небольшом городке Монбельяр, принадлежавшем в то время немецкому герцогу Карлу Вюртенбергскому. Предками Кювье были французы-протестанты, бежавшие в Швейцарию от преследования католиков. В 1784 г. он с отличием окончил местную школу, и герцог Вюртенбергский направил его в организованный им университет в Штутгарте (Карлсшуле) и назначил стипендию. О выдающихся способностях Кювье говорит хотя бы тот факт, что он всего за четыре месяца выучил немецкий язык и получил серебряную медаль.

Еще в школьные годы Кювье увлекся зоологией. Его любимой книгой была «Естественная история» Бюффона. В Карлсшуле он продолжил занятия естественной историей, составлял гербарии растений, собирал и анатомировал насекомых. Изучая насекомых, он сделал более тысячи рисунков, а собранный им гербарий содержал 3–4 тыс. растений. После окончания университета в 1788 г. Кювье получил место домашнего учителя в семье графа д'Эрси. Замок д'Эрси находился на севере Нормандии, на берегу моря близ устья Сены. Здесь Кювье смог продолжать свои научные занятия, увлекшись изучением моллюсков и рыб. В 1780 г. в одном из писем своему другу К.Г. Пфаффу он писал. «Я теперь кончаю мой курс зоологии изучением конхиологии, и это среди богатой коллекции, в которой находятся даже раковины из самых до-рогих. Я поступаю здесь так же, как



Рис. 18. Жорж Кювье.

с рыбами, то есть я каждый вид рисую карандашом и суммарно описываю. Таким способом вещи лучше всего запечатлеваются в уме».

Нужно отметить, что и в Карлсшуте, и в Нормандии Кювье имел довольно мало книг по естественной истории, так что знания об изучаемых объектах он черпал в основном из собственных наблюдений. В 1792 г. он опубликовал три небольшие статьи (о мокрицах, о двукрылых насекомых и об анатомии «морского блюдечка»). Живя в отрыве от научного общества, он вел обширную переписку со многими учеными Германии и Франции, в том числе с Э. Жоффруа Сент-Илером, который пригласил его работать в Национальный музей естественной истории в Париже.

В 1795 г. Кювье переезжает в Париж и занимает должность профессора кафедры сравнительной анатомии в Национальном музее, где и работает до конца жизни. За эти годы им было опубликовано множество работ, наиболее значительными из которых были «Лекции по сравнительной анатомии» (5 тт., 1800–1805), «Исследование костей ископаемых четвероногих», 1-е издание в 4 тт., 1812; 4-е издание в 10 тт., 1834–1836), «Царство животных, распределенное по его организации» (4 тт., 1817), «Мемуары, служащие для истории и анатомии моллюсков (1817).

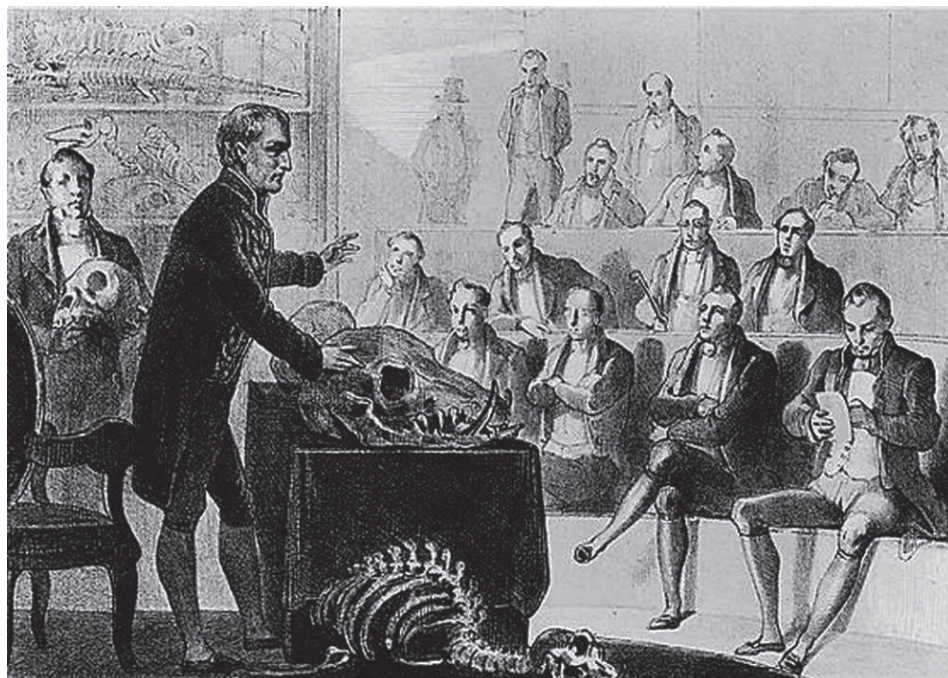


Рис. 19. Жорж Кювье читает публичную лекцию.

Помимо научной Кювье ведет активную политическую деятельность, занимая ряд важных государственных должностей. С 1830 г. он становится постоянным секретарем Французской академии наук. При Наполеоне Кювье организовал ряд университетов и лицеев в городах Франции и присоединенных к ней итальянских и голландских провинциях, в частности, создает университеты в Турине, Генуе и Пизе. Перед своим свержением Наполеон назначил его членом Государственного совета. Людовик XVIII сохранил за ним эту должность и присвоил ему титул барона. При Карле X он становится пэром Франции, а за год до смерти — председателем Государственного совета. Кювье провел реформу школьного образования во Франции, введя в школьные курсы преподавание истории, математики и естествознания, а также создал факультет естественных наук в Парижском университете (рис. 19).

Теория корреляций

Важнейшей научной заслугой Кювье является разработка теории корреляций. Согласно его представлениям, организм является целостной системой, строение которой определяется ее функциями. Эта целостность присуща только живым организмам: «Способ существования каждой части живого тела держится совокупностью всех прочих частей, тогда как у неорганических тел каждая часть существует сама по себе». Отдельные части и органы находятся во взаимной связи, их функции согласованы и приспособлены к определенным условиям внешней среды. Эту идею Кювье кратко сформулировал в виде двух принципов:

Принцип конечных причин: «Так как ничто не может существовать без выполнения условий, которые делают это существование возможным, различные части каждого существа должны быть таким образом координированы, чтобы сделать возможным существование данного существа как целого не только в самом себе, но также в его отношениях с другими существами».

Принцип корреляции: «Так как все органы животного образуют единую систему, части которой зависят друг от друга и действуют и противодействуют одна по отношению к другой, никакое изменение не может обнаружиться в одной части без того, чтобы не вызвать соответствующие изменения во всех остальных частях».

Первый принцип говорит о приспособленности всего организма к условиям внешней среды (в т.ч. и к другим организмам), а второй — о взаимозависимости частей и органов внутри организма в процессах их изменения. Эти обобщения полностью сохранили свое значение и в настоящее время. Любопытно отметить, что если положение о взаимосвязи между частями организма было сразу же признано биологами, то положение о взаимосвязи разных организмов долгое время воспринималось скептически. Справедливость его

подтвердилась лишь в последние годы в связи с развитием экологии и разработкой проблемы коадаптивной эволюции.

Важнейшим следствием теории корреляции было решение вопроса о соотношении формы и функции органов. Бюффон и Ламарк считали первичной функцию. Согласно их представлениям, изменение условий среды ведет к образованию новой функции, которая, в свою очередь, определяет изменение формы. Напротив, Жюффруа Сент-Илер, как будет показано ниже, считал первичной форму. Кювье же первым обосновал принцип единства формы и функции. Согласно этому принципу, функции, которые выполняет тот или иной орган, однозначно определяют особенности строения этого органа и его строение идеально приспособлено к выполнению определенных функций.

Помимо теоретического значения, теория корреляций давала возможность практической реконструкции организмов по их частям. Вот как пишет об этом сам Кювье: «Если кишечник животного устроен так, что он может переваривать только мясо, причем мясо свежее, его челюсти должны быть устроены так, чтобы проглатывать добычу, его когти — чтобы ее схватывать и разрывать, его зубы чтобы разрезать и разделять, и вся система органов движения — чтобы преследовать и ловить ее, а органы чувств — чтобы замечать ее издали. Нужно также, чтобы природа наделила его мозг необходимым инстинктом, чтобы уметь прятаться и строить ловушки своим жертвам... Чтобы челюсть могла схватывать, ей нужна определенная форма сочленованной головки, известное соотношение между положением сопротивления и силы с точкой опоры, известный объем височной мышцы, что требует известной площади височной ямки и известной выпуклости скуловой дуги, под которой она проходит. Скуловая дуга должна также иметь известную прочность, чтобы дать опору жевательной мышце... Для того чтобы животное могло унести добычу, нужна известная сила мышц, поднимающих его голову, откуда следует определенная форма позвонков и кости, к которой мышцы прикрепляются. Для того чтобы когти могли схватывать добычу, необходима известная подвижность пальцев, известная крепость когтей, откуда вытекает необходимость формы всех фаланг и соответствующее расположение мышц и связок. Нужно, чтобы предплечье обладало определенной легкостью в повороте, откуда вытекает опять определенная форма костей, ее составляющих. Но кости предплечья, сочленяясь с плечевой костью, не могут изменить свою без изменения в этой последней».

Создание научной палеонтологии

Эти подходы Кювье блестяще использовал в практической работе. Вначале им были изучены корреляции известных ему животных. После этого он начал

реконструировать по частям облик современных видов животных, которые ему были неизвестны, а затем сопоставлял реконструкции с реальным обликом. И наконец, перешел к реконструкции скелетов ископаемых млекопитающих и рептилий, от которых сохранились лишь фрагменты. Результаты этих реконструкций были использованы им в знаменитой работе «Исследование костей ископаемых четвероногих». Хотя Кювье был крупным специалистом не только по «четвероногим», но также по рыбам и моллюскам, выбор группы не был случайным. Во-первых, в это время уже было известно много находок этих животных в Центральной Европе (Франция, Англия, Германия). Во-вторых, и это, наверное, главное, принцип корреляций был практически разработан им именно на наземных позвоночных.

В этой работе Кювье также заложил основы стратиграфии. Он обнаружил, что геологические слои одного возраста в разных местах содержат останки одних и тех же животных, в то время как слои разного возраста на одной территории содержат разных животных. Основываясь на этих данных, он предложил первую стратиграфическую шкалу, выделив пять последовательных групп геологических формаций:

Первичные формации. Следы жизни отсутствуют.

Переходные формации. Встречаются останки рыб, но отсутствуют «четвероногие».

Вторичные формации. Встречаются останки рептилий, но останки птиц и млекопитающих отсутствуют.

Третичные формации. Встречаются останки птиц и млекопитающих, относящиеся к не существующим ныне видам.

Четвертичные формации. Современные или близкие к современным виды птиц и млекопитающих. Появляются останки человека.

Эти группы формаций приблизительно соответствуют современным докембрию, палеозойской, мезозойской и кайнозойской эрам и четвертичному периоду.

Теория катастроф

Для объяснения причины наблюдающихся в истории Земли смен фаун Кювье, не принимавший теорию эволюции, предложил теорию катастроф, подробно изложенную им в предисловии к книге «Исследование костей». В 1821 г. она вышла отдельной книгой под названием «Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара» и затем несколько раз переиздавалась при жизни автора. Кювье предположил, что на Земле периодически происходили катастрофы, в результате которых на большой территории гибли все животные. Затем происходило новое заселение опустошенных территорий.

Последней такой катастрофой, по его мнению, был Всемирный потоп, сведения о котором содержатся в Библии и многих других древних литературных источниках.

Иногда Кювье приписывают идею о повторных творениях. Но на самом деле, эта идея принадлежит не ему, а его ученику А. д'Орбиньи, который опубликовал свою работу «Элементарный курс палеонтологии и геологической стратиграфии» в 1849 г., после смерти своего учителя. А. д'Орбиньи предполагал, что после каждой глобальной катастрофы все живое на Земле создавалось заново, и насчитывал 26 таких творений. Сам же Кювье высказался совершенно определенно: «В конце концов, когда я утверждаю, что каменные пласты содержат кости многих родов, а рыхлые слои — кости многих видов, которые теперь не существуют, я не говорю, что нужно было новое творение для воспроизведения ныне существующих видов; я говорю только, что они не существовали в тех местах, где мы их видим теперь, и что они должны были прийти из других мест». Эту мысль он иллюстрирует следующим примером: допустим, что на территории Австралии произошла катастрофа и все австралийские животные погибли, а затем произошло ее повторное заселение из Азии. В этом случае в земных слоях мы наблюдали бы резкую смену фауны сумчатых на фауну плацентарных млекопитающих.

Далее, обсуждая вопрос об отсутствии костей человека в древних слоях, он пишет: «Итак, всё заставляет нас думать, что вид человека не существовал в тех областях, где находят ископаемые кости, погребенные в эпоху переворотов, так как нет никакой причины, чтобы он целиком мог избежать таких общих катастроф, и чтобы останки его не могли встречаться теперь наравне с останками других животных. Отсюда, однако, я не хочу делать вывода, что человек совершенно не существовал до этой эпохи. Он мог жить в каких-нибудь небольших областях, откуда мог заселить Землю после этих ужасных событий; возможно также, что те места, где он жил, были окончательно разрушены и кости его погребены на дне современных морей, за исключением небольшого количества особей, которые и продолжали его род».

Почему же Кювье, фактически создавший научную палеонтологию, не пришел к идее об эволюции, а выдвинул креационистскую теорию катастроф? Дело в том, что имеющиеся в его распоряжении факты говорили в пользу последней. Во-первых, он не находил промежуточных форм между разными видами и рассматривал это как довод против трансформации видов. Более того, изучение египетских мумий животных показало, что эти виды не изменились за несколько тысяч лет. Если учесть, что максимальный срок существования жизни на Земле, определенный Бюффоном, по тогдашним представлениям, составлял всего 20 тыс. лет, а общепринятым считался возраст, указанный в Библии (около 5 тыс. лет), то для эволюции просто было недо-

статочно времени. Во-вторых, существенным доводом против эволюции Кювье считал отсутствие преемственности между слоями. Действительно, рептилии вторичной эпохи никоим образом не могли быть предками третичных млекопитающих. И наконец, некоторые палеонтологические данные, по его мнению, прямо свидетельствовали в пользу теории катастроф. Так, на юге Франции имеются отложения, в которых одновременно присутствуют раковины пресноводных и морских моллюсков. Кювье предполагал, что такие отложения могли возникнуть только в результате резкого поднятия уровня моря (потопа). Он также считал, что поскольку слоны и носороги могут существовать только в тропическом климате, и в то же время в Сибири находят трупы мамонтов и шерстистых носорогов, явно замерзших при жизни, резкое похолодание наступило мгновенно.

Представление о типах животных

Нельзя не упомянуть и о важном вкладе Кювье в систематику животных. Он ввел в классификацию новый таксон — тип. Согласно его представлениям, типы различаются принципиально разными планом и строением, между которыми нет переходов. Поскольку важнейшей особенностью животных, отличающей их от растений, является наличие нервной системы, за основу он взял именно строение нервной системы и выделил четыре типа:

1. *Лучистые*. Животные с радиальной нервной системой. В этот тип он включал современных кишечнополостных и иглокожих.

2. *Членистые*. Животные, у которых имеются парные ганглии и брюшная нервная цепочка. В этот тип он включил насекомых, ракообразных и различные классы червей.

3. *Моллюски*. Животные, у которых имеются нервные узлы, соединенные между собой нервами.

4. *Позвоночные*. Животные, имеющие головной и спинной мозг. Классы одного типа, по представлениям Кювье, имеют в принципе сходный план строения, но у представителей каждого класса имеются органы, гомологи которых отсутствуют у представителей других классов. И наконец, отряды, семейства и роды одного класса отличаются лишь модификациями единого плана строения. Отсутствие переходов между типами и одновременное их появление в геологической летописи Кювье также рассматривал в качестве довода против эволюционной теории Ламарка.

Большой вклад Кювье внес и в историографию науки. Наполеон, став диктатором Франции, пожелал иметь представление о состоянии науки во Франции и за рубежом и предложил Кювье составить такой обзор. Работа затянулась на много лет, и ее итогом стал пятитомный труд «История прогрес-

са естественных наук с 1789 г. до наших дней». Первый том, вышедший в 1826 г., охватывает период с 1789 до 1808 г. Следующие три тома (1829) содержат историю естествознания до 1827 г., а пятый том, вышедший уже после смерти Кювье, доводит историю естествознания до 1831 г.

Кроме того, как секретарь Академии наук он составлял некрологи умерших членов академии, опубликованные в 1827 г. В 1832 г. отдельным изданием был опубликован его некролог об умершем Ламарке. В 1841–1845 гг., уже после смерти Кювье, вышел в свет пятитомный труд «История естественных наук от их начала до наших дней». Эта книга не была написана самим Кювье, а представляет собой стенограммы лекций, прочитанных им в Коллеж де Франс (рис. 19).

В его работах по истории естествознания поражает эрудиция автора, прекрасно знакомого с работами в области физики, химии, минералогии, анатомии, физиологии, зоологии, ботаники и прикладных наук — в медицине и агрономии.

4. Эволюционные взгляды Жоффруа Сент-Илера

Этьен Жоффруа Сент-Илер (1772–1844) (рис. 20) начал свою научную деятельность как минералог. Еще студентом Парижского университета он начал работать под руководством известного минералога Р.Ж. Аюи (Гаюи). В 1792 г. он занял должность младшего смотрителя минералогической коллекции Королевского ботанического сада, а в 1793 г. по совету Л.Ж.М. Добантона, возглавившего кафедру зоологии позвоночных во вновь созданном Национальном музее естественной истории, начал заниматься зоологией. В том же году вышла его совместная с Добантоном работа о лемурах, а с 1794 г. он уже начал читать полый курс зоологии позвоночных.

В 1798 г. Наполеон отправил в захваченный Францией Египет научную экспедицию, которую возглавил Жоффруа Сент-Илер. Экспедиция базировалась в Розетте (ныне город Рашид) на левом берегу рукава Нила, близ впадения его в Средиземное море. На базе экспедиции был создан Институт Египта, сотрудники которого заложили основы египтологии. В частности, именно в ходе этой экспедиции был найден знаменитый розеттский камень с двуязычной надписью, с которого началась расшифровка египетских иероглифов. Сам Жоффруа Сент-Илер занимался в Египте зоологическими исследованиями. Им были собраны богатые коллекции, было найдено 17 новых родов и видов млекопитающих, 25 родов и видов рептилий и амфибий, 57 родов и видов рыб, в т.ч. двоякодышащая рыба *Polypterus*. По результатам экспедиции он опубликовал серию работ об электрических рыбах и ископаемых крокодилах.

В 1801 г. Египет захватили английские войска, но Жоффруа Сент-Илеру удалось вывезти значительную часть коллекций во Францию, в том числе коллекцию мумий животных. Для изучения этих мумий была собрана комиссия во главе с Кювье, которая пришла к выводу, что они принадлежат ныне живущим видам. Из этого был сделан вывод о неизменяемости 103 видов изученных животных. Единственным членом комиссии, который не признал ее выводов и записал особое мнение, был Ламарк. Он считал что неизменность видов в течение нескольких тысячелетий свидетельствует о том, что жизнь на Земле насчитывает миллионы лет. С 1802 г. и до конца жизни Жоффруа Сент-Илер работал на кафедре зоологии позвоночных (а с 1809 г. после смерти Добантона заведовал этой кафедрой) и одновременно руководил созданным им Парижским зоопарком.



Рис. 20. Жоффруа Сент-Илер.

Теория аналогов

В основе научных представлений Жоффруа Сент-Илера лежала идея единства всего живого, которую он пытался доказать, основываясь на *единстве плана строения животных*. Он полагал, что природа «сформировала все существа по одному единственному плану, по существу одинаковому в принципе, но варьировала их второстепенные части на тысячу ладов... Ей достаточно изменить некоторые пропорции органов чтобы сделать их подходящими для новых функций и либо расширить, либо ограничить их отправления». Методической основой исследований Жоффруа Сент-Илера служила разработанная им *теория аналогов*.

В основе теории аналогов лежит положение о том, что орган может менять форму и функцию, но его связи с другими органами остаются постоянными. «Какие бы средства не придумала природа для увеличения организма в одном направлении и уменьшения в другом, выдвинутый ею закон обуславливает тот порядок и гармонию, которые царят в ее творениях, так что ни один ор-

ган не захватывает собой другой. Принцип взаимоотношений неизменен: любой орган может, скорее, уменьшиться стереться, сойти на нет, чем переместиться».

Принцип равновесия органов, на первый взгляд, напоминает теорию корреляций Кювье. Но если у Кювье изменение органов связано с изменением функции, то, по Жоффруа Сент-Илеру, это изменение связано с перераспределением материала в ходе онтогенеза. Увеличение расхода материала на построение одного органа неизбежно ведет к уменьшению притока материала к другим органам и, соответственно, к уменьшению этих органов. Важным методическим достижением Жоффруа Сент-Илера было широкое использование сравнительного изучения зародышей. Свои основные взгляды он изложил в двухтомном труде «Философия анатомии» (т. 1, 1817; т. 2, 1822), который представляет собой сборник изданных ранее отдельных статей.

Первые работы по сравнительной анатомии млекопитающих, положившие начало реформе классификации позвоночных животных по сравнительно-анатомическим признакам, Жоффруа Сент-Илер вел совместно с Кювье. Основываясь на анатомических данных, они доказали единство плана строения всех млекопитающих, а в 1812 г. вышла статья Жоффруа Сент-Илера, в которой он доказывал единство плана строения не только у млекопитающих, но и у птиц. Вначале Кювье выступил с критикой этой статьи, но затем вынужден был согласиться с главными ее выводами.

Расхождения во взглядах Сент-Илера и Кювье

В 1820 г. Жоффруа Сент-Илер опубликовал работу, где доказывал *единство плана строения рыб и наземных позвоночных*. В ней он доказал гомологию слуховых косточек и жаберных дуг, нашел в скелете рыб гомолог ключицы. В то же время он ошибочно интерпретировал некоторые части скелета рыб как гомологи подъязычной кости (*гиоида*), гортани и грудины, которые, на самом деле, являются новообразованиями у наземных позвоночных. В итоге Кювье не мог согласиться с рядом выводов этой работы.

В это же время энтомолог **Пьер Латрейль** (1762–1833), занявший кафедру зоологии беспозвоночных Национального музея после отставки Ламарка, проделал большую работу по доказательству единства плана строения членистоногих, в частности установив гомологии различных частей ротового аппарата у представителей разных отрядов насекомых.

В свою очередь, в 1822 г. Жоффруа Сент-Илер опубликовал статью «О позвонке насекомого», где в очередной раз попытался доказать единство плана строения членистоногих и позвоночных. В ней он сравнивал сегмент ракообразного и позвонка рыбы с ребрами. Конечности членистоногого он

посчитал гомологами ребер, а хитиновый сегмент тела — гомологом тела позвонка. «Поскольку, — писал он, — у членистоногих отсутствует кровеносная система, нервная система (спинной мозг) притянула все остальные органы на себя и они оказались внутри позвонка». Кювье отреагировал на эту статью словами: «Ваш мемуар о скелете насекомых лишен логики от начала и до конца. Ничего общего нет, абсолютно ничего, между насекомыми и позвоночными животными, в лучшем случае лишь один пункт: животность». Но эти слова были сказаны в кулуарах, поэтому Жоффруа Сент-Илер потребовал публичного диспута: «Пусть он атакует мою доктрину, атакует так решительно, как ему предпишет его убеждение, но чтоб это произошло публично». Однако Кювье на это не отреагировал, и диспут состоялся лишь в 1830 г., когда Жоффруа Сент-Илер выступил с доказательствами единства плана строения моллюсков и позвоночных и подверг критике теорию типов Кювье. Поскольку этот диспут сыграл важную роль в истории методологии естествознания, его подробное изложение будет дано ниже в самостоятельном разделе.

Трансформизм Жоффруа Сент-Илера

В последние годы жизни Жоффруа Сент-Илер пришел к мысли о возможности трансформации видов. Но его трансформизм принципиально отличался от трансформизма Бюффона и эволюционных взглядов Ламарка, для которых, как уже говорилось выше, первичной была функция, а не форма. Жоффруа Сент-Илер, напротив, считал первичной форму. По его представлениям, изменения внешней среды влияют на эмбрионы, вызывают перераспределение материала и ведут к модификации исходного плана строения. Возникшие таким образом новые виды находят в природе условия (как сказали бы мы сегодня, экологическую нишу), которые соответствуют их строению. Воздействуя на куриные эмбрионы температурой и изменением газового состава воздуха, он получил ряд искусственных уродов и посчитал это доказательством возможности трансформации предложенным им путем.

Основываясь на представлениях о том, что трансформации видов происходят путем преадаптивных модификаций плана строения, он высказал предположение, что известные ископаемые виды рептилий были предками современных млекопитающих, и предложил следующий ряд трансформаций: ихтиозавры — плезиозавры — мозозавры — мегатерии — мастодонты — слоны. Естественно, построение такого ряда возможно лишь при признании первичности формы и полном непонимании адаптивности эволюционного процесса.

5. Диспут Жоржа Кювье и Жоффруа Сент-Илера

Противоречия во взглядах Ж. Кювье и Ж. Сент-Илера привели к тому, что в 1830 г. между ними состоялся публичный диспут, сыгравший важную роль в развитии естествознания. Формально дискуссия была посвящена проблеме единства плана строения животных и границ применимости теории аналогов. Но фактически на нем обсуждались важнейшие проблемы методологии науки и главный стоящий перед тогдашней биологией вопрос — о возможности органической эволюции.

15 февраля 1830 г. на заседании Французской академии наук Жоффруа Сент-Илер представил диссертацию молодых натуралистов Лорансэ и Мейрана, работой которых он руководил совместно с Латрейлем. В этой диссертации делалась попытка доказать единство плана строения головоногих моллюсков и позвоночных. В заключение доклада он заявил, что учение Кювье о четырех типах полностью устарело, и подверг критике принцип конечных причин. Кювье не присутствовал на этом заседании, но 22 февраля, на следующем заседании академии, выступил с докладом, в котором полностью опроверг выводы диссертации и показал, что головоногие и позвоночные имеют совершенно разный план строения. Можно найти общие органы у моллюсков и позвоночных (кишечник, мозг), но у позвоночных есть органы, отсутствующие у моллюсков, и наоборот. Кроме того, многие органы позвоночных расположены иначе, чем у головоногих. Выступление Кювье произвело большое впечатление на слушателей, поскольку его доводы были весьма убедительными.

Жоффруа Сент-Илер посчитал доклад Кювье выпадом против созданной им теории аналогов и 1 марта сам выступил с докладом «Относительно теории аналогов для обоснования ее новизны как доктрины и ее практической пользы как инструмента». В этом докладе он уже не упоминал о единстве планов строения позвоночных и беспозвоночных, а целиком сосредоточился на изложении теории аналогов. В целом этот доклад был принят слушателями положительно, но в качестве одного из примеров успешного применения теории он привел данные о гомологах подъязычной кости у рыб. Спор продолжился 22 марта.

Кювье выступил с сообщением о подъязычной кости и показал ошибочность гомологизации, проведенной Жоффруа Сент-Илером. В тот же день Жоффруа Сент-Илер выступил с докладом «О теории аналогов, примененной для познания организации рыб», в котором не отвечал на вопросы, только что поставленные Кювье, а пытался опровергнуть возражения, выдвинутые последним в докладе 22 февраля. На вопросы, поставленные Кювье 22 февраля, он попытался ответить на следующем заседании 29 февраля, сделав доклад «О гиоидных костях». На заседании 5 апреля Кювье выступил с очередным

анализом взглядов Жоффруа Сент-Илера о подъязычной кости и грудице и отметил сходство его взглядов с воззрениями немецких натурфилософов. На примерах из истории естествознания Кювье показал, что наукообразные натурфилософские построения скоро забывались, а сохранялись и развивались лишь концепции, обоснованные фактическими данными. После этого академия решила прекратить дискуссию, причем большинство биологов признало победу Кювье.

Диспут Кювье и Жоффруа Сент-Илера привлек необычайное внимание широкой общественности. Периодическая печать во Франции и ряде других европейских стран постоянно освещала ход этой дискуссии, причем одни издания стояли на стороне Кювье, а другие — на стороне Жоффруа Сент-Илера. Отношение ученых к участникам спора также было различным. Гёте, научные взгляды которого были очень близки к взглядам Жоффруа Сент-Илера, решительно встал на его сторону. Известный французский физик Дюма писал: «Формально все было против Жоффруа Сент-Илера, но, тем не менее, публика, с ее замечательным инстинктом правды, не ошиблась в этом вопросе. С первого дня дискуссии каждый стал желать, чтобы взгляды Жоффруа Сент-Илера оправдались, каждый понял, что ум человеческий собирается сделать большой шаг». Напротив, наш соотечественник К.М. Бэр осуждал Гёте за поддержку Жоффруа Сент-Илера и одобрял позицию Кювье.

Естественно, широкую публику мало волновал вопрос о планах строения подъязычной кости. Но в диспуте двух известнейших ученых того времени ярко отражались принципиальные различия двух подходов, причем не только к методологии научных исследований, но и по вопросу о возможности или не возможности изменения видов и эволюции. По первому вопросу речь шла о том, имеет ли ученый право на построение априорной теории или он должен опираться только на выводы из фактов. Газета «Националь» от 22 марта 1830 г. писала: «Речь идет не более и не менее как о том, сохранится ли философия зоологии, как ее дал Аристотель и как ее трактует 22 века спустя г-н Кювье в своих замечательных трудах, или будет доказано, что она неполна и должна уступить место доктринам, предложенным в области сравнительной анатомии несколькими известными учеными в Германии и во Франции, среди которых г-н Жоффруа Сент-Илер занимает почетное место... Обсуждаемые вопросы, помимо их научного интереса, по своему характеру таковы, что захватывают воображение всякого мыслящего человека, привлекают все умы, для которых живая природа является обильным источником эмоций». Журнал «Ревю энциклопедик», подробно и регулярно освещавший каждое заседание, посвященное дискуссии, в июне 1830 г. справедливо подчеркивал, что «разбираемый вопрос есть вопрос европейский, выходящий за круг естествознания».

Жоффруа Сент-Илер отмежевывался от натурфилософии и писал по этому поводу: «Существует некая школа, которая злоупотребляет методом *a priori*; воображение увлекает ее до поэзии. Состоящая преимущественно из натурфилософов, эта школа создает из доверия к своим предчувствиям способ объяснения для решения самых высоких и самых трудных вопросов физики». Противопоставляя этот метод тому, который ограничивается только описанием реальных фактов, он писал: «Будем избегать обоих подводных камней». И всё же, несмотря на эти высказывания, близость взглядов Жоффруа Сент-Илера к популярной в то время натурфилософии очевидна. Слишком часто он подгонял факты к придуманным им умозрительным гипотезам. В то же время Кювье считал, что в научных исследованиях выводы можно делать только из фактического материала.

Как показала дальнейшая история развития биологии, именно путь, предложенный Кювье, оказался верным. Оценивая итоги диспута, известный советский палеонтолог академик А.А. Борисяк в предисловии к русскому переводу работы Кювье «Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара» (1937) писал: «На первый взгляд, кажется, что современная наука ушла от Кювье и восстановила идеи его противников. Однако своих успехов, приведших ее к современному состоянию, к торжеству эволюционного учения, она добилась, следуя по тому пути, который был указан Кювье: наблюдая так, как это делал Кювье, классифицируя так, как это делал Кювье. Можно сказать, что Кювье подготовил результаты, которых он не предвидел». Не случайно и Ч. Дарвин, и наш К.Ф. Рулье при доказательстве эволюции в значительной мере опирались именно на работы Кювье.

Прав оказался Кювье и в вопросе о единстве планов строения всех животных, которым Жоффруа Сент-Илер пытался доказать реальность эволюции. Но его правота, как и неправота Сент-Илера, не имела отношения к теории эволюции. Просто единство плана строения, которое явилось бы, да и является в действительности самым убедительным доказательством существования эволюции, Сент-Илер искал не там, где надо. Если бы он попытался найти его не в строении тела животных (где его нет и быть не могло), а в **клеточном его строении**, то не только победил бы Кювье в вопросе о единстве плана строения, но и (о чем и мечтать не мог) доказал бы существование органической эволюции.

Глава III. Чарльз Дарвин и коренной переворот в естествознании

1. Предпосылки возникновения эволюционной теории

Тридцать лет спустя после знаменитого диспута Жоржа Кювье и Жоффруа Сент-Илера трое английских ученых — Ч. Дарвин, А. Уоллес и Г. Спенсер независимо друг от друга пришли к созданию эволюционных теорий. Трудно объяснить это совпадение случайностью. Безусловно, оно было следствием изменений в науке, произошедших в этот промежуток времени.

Важнейшим из них было изменение представлений о возрасте Земли. В 1825 г. английский геолог **Чарлз Лайель** (1797–1875) (рис. 21) опубликовал статью, в которой показал, что размеры долин рек пропорциональны мощности протекавших по ним потоков, что возможно только при допущении длительного воздействия воды. Развивая эту мысль, он в своей знаменитой работе «Основания геологии» (1830–1833, в 3 тт.) привел множество других фактов, свидетельствующих о постепенном формировании рельефа земной поверхности, и сформулировал *принцип униформизма*. Согласно этому принципу, все особенности геологического строения Земли можно объяснить медленным и непрерывным изменением земной поверхности под влиянием постоянных геологических факторов, действующих и в современную эпоху (атмосферные осадки, текучие воды, извержения вулканов и т.п.). Но это возможно, только если допустить, что Земля существует много миллионов лет. Лайель также опроверг некоторые частные факты, которые Кювье использовал для доказательства теории катастроф. Так, в Шотландии он нашел кости оленей, быка и бобра, реконструировал условия захоронения и пришел к выводу, что перед гибелью эти животные попали в ловушки типа трещин льда. Это снимало довод Кювье о мгновенном катастрофическом похолодании. На юге Франции Лайель изучил описанные Кювье

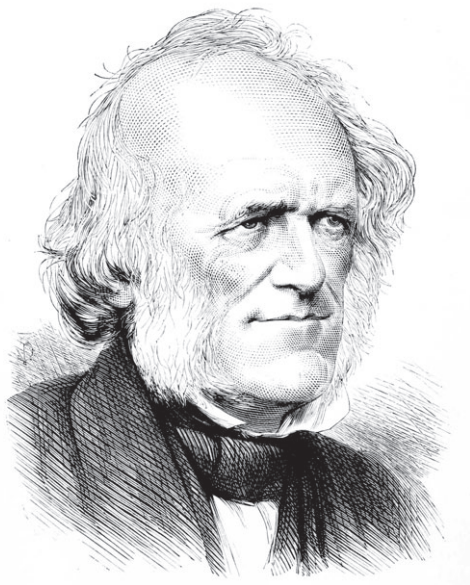


Рис. 21. Чарльз Лайель.

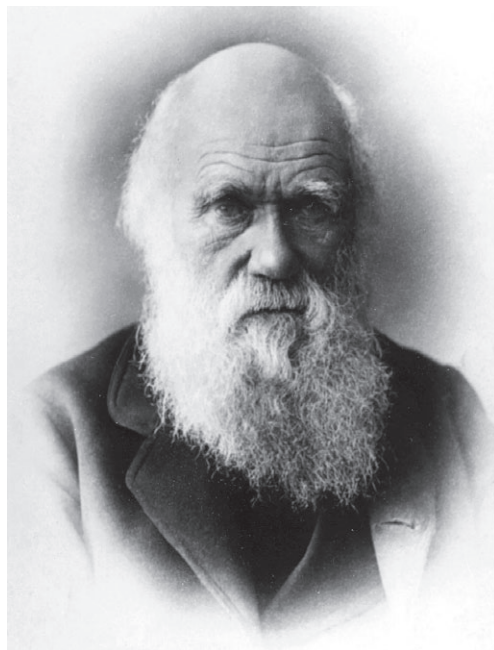


Рис. 22. Чарльз Роберт Дарвин.



Рис. 23. Томас Роберт Мальтус.

отложения, где вместе находились раковины пресноводных и морских моллюсков, и показал, что эти отложения формировались в дельте древней реки, выносившей в море пресноводных моллюсков. Таким образом, Лайелем были выдвинуты серьезные доводы против теории катастроф. Падчерица Кювье рассказывала, что незадолго до смерти она прочитала отчиму первый том «Оснований геологии». По ее словам, он был поражен глубиной аргументации Лайеля, но не высказал своего мнения ни в печати, ни в разговорах.

За этот период также была создана клеточная теория и тем самым доказано единство всех живых организмов. Но, как уже говорилось выше, сделано это было совсем не на основании сходства планов строения высокоорганизованных животных, как это пытались сделать Жюффруа Сент-Илер и немецкие натурфилософы, а на уровне клеточного строения.

Косвенным свидетельством в пользу единства всех позвоночных животных было и открытие Карлом Бэрм закономерностей, которые впоследствии Ч. Дарвин (рис. 22) назвал *законом зародышевого сходства*.

Важную роль в формировании теории эволюции сыграла работа английского священника и экономиста Томаса Роберта Мальтуса (1766–1834) «О законе народонаселения» (1798) (рис. 23), высказавшего идею о геометрической прогрессии раз-

множения. И Дарвин, и Уоллес писали, что именно эта работа натолкнула их на мысль о борьбе за существование.

В первой половине XIX века неоднократно возникала идея о борьбе за существование и естественном отборе, однако она не связывалась с эволюцией. В 1818 г. английский натуралист **Чарлз Вильям Уэллс** (1757–1817) в докладе Лондонскому Королевскому обществу, посвященном расовым различиям у человека, высказал предположение, что различия между европейцами и африканцами в цвете кожи и устойчивости к местным заболеваниям могли возникнуть на ранних этапах истории человека, как следствие постепенного вымирания менее устойчивых особей. В двух статьях, опубликованных в 1835 и 1837 гг., английский зоолог **Эдвард Блит** (1810–1837) высказал мысль, что в природе существует жесткая конкуренция, в результате которой погибают менее приспособленные особи. Но он использовал эту идею как доказательство постоянства видов и предустановленной гармонии. По его представлениям, отбор уничтожает все отклонения от нормы и предотвращает вырождение видов. Идею отбора также высказал в 1831 г. английский лесовод **Патрик Мэттью** (1790–1874) в работе «Строевой корабельный лес и древонасаждение», но на эту работу не обратили внимания. После выхода в свет книги Дарвина «Происхождение видов», в которой излагалась теория естественного отбора, Мэттью даже опубликовал статью, в которой настаивал на своем приоритете.

Большие успехи были достигнуты в Великобритании в селекции домашних животных и культурных растений, а также в разработке теории искусственного отбора, в чем принимал участие и Ч. Дарвин. Доходность сельскохозяйственного производства в большой степени зависела от выведения наиболее продуктивных пород домашних животных, главным образом овец, и сортов культурных растений. Племенными животными Великобритания снабжала многие страны.

Начало планомерной селекционной работе положил известный английский животновод **Роберт Бэкуэл** (1725–1795), который вывел лейстерскую породу овец с выдающимися мясными и шерстными качествами. Его опыт скоро был подхвачен другими заводчиками. В Великобритании были впервые созданы селекционные питомники, организовано племенное животноводство. Были разработаны детальные критерии подбора производителей, и даже появилась профессия оценщика производителей.

В сравнительно короткий срок путем скрещивания и браковки было выведено много новых пород домашних животных (коров, лошадей, овец, свиней, собак, кроликов, кур и голубей) и сортов сельскохозяйственных и декоративных растений.

В результате этих успехов создалось убеждение, что человек в состоянии изменять внешний облик и хозяйственные качества домашних животных и

культурных растений, приспособлявая их признаки к своим потребностям. Эта уверенность во всемогуществе человека в деле произвольного изменения живых форм ярко передана селекционером **Джоном Себрайтом** (1767–1846), именем которого была названа одна из пород кур. Он говорил, что берется в три года произвести какое угодно перо, а за шесть лет получить желаемую форму головы или клюва у кур.

Таким образом, к концу 50-х годов XIX века были сняты практически все возражения против идеи изменения видов во времени и созданы предпосылки для возникновения *эволюционной теории*. Однако, прежде всего, требовались доказательства того, что виды изменяются во времени не только в искусственных условиях, но и в дикой природе. Хотя такие доказательства к этому времени уже были приведены нашим великим соотечественником **К.Ф. Рулье**, научной общественности в Западной Европе они были неизвестны.

2. Проблема доказательства биологической эволюции

Широко распространено мнение, что доказательствами эволюции являются данные палеонтологии, эмбриологии, сравнительной анатомии и систематики. Действительно, эти факты хорошо согласуются с теорией эволюции, но в то же время они подчас не противоречат и креационистским гипотезам. Сходство плана строения разных животных может объясняться тем, что у них был общий предок, но может быть и следствием того, что у них был общий создатель. Равным образом факты палеонтологии (появление все более высокоорганизованных животных с уменьшением возраста слоев, преемственность между слоями) вполне согласуются с гипотезой множественных творений д'Орбиньи. Подобные доказательства непротиворечащими примерами могут быть убедительными лишь для тех, кто считает эволюцию самоочевидной, подобно тому, как наличие целесообразности в природе не может служить доказательством бытия божьего для атеиста. Неудивительно, что Кювье, Бэр и Лайель, на работы которых опирался Дарвин, не стали эволюционистами. Корректным доказательством всеобщности явления может быть только индуктивное логическое построение, базирующееся на доказанных фактах.

Довод Ламарка о том, что наличие постепенных переходов от низших организмов к высшим является свидетельством эволюции, не убедил современников. Также неубедительными оказались и доводы Жоффруа Сент-Илера, который в работе «О степени влияния окружающей среды на изменения живых форм» (1831) для обоснования гипотезы об изменяемости видов привлек данные эмбриологии, палеонтологии и сравнительной анатомии. В 1844 г. английский публицист **Роберт Чемберс** (1802–1871) анонимно из-

дал книгу «Следы Творения», пользовавшуюся широкой популярностью. В ней приводились данные о постепенном усложнении жизни на Земле и делался вывод об изменяемости видов во времени. С резкой критикой этой книги выступил видный зоолог **Томас Гексли** (1825–1895), показавший неубедительность аргументации автора. Нельзя, однако, отрицать, что эти и другие подобные работы готовили почву для проникновения идеи эволюции в умы ученых.

В 1852 г. в статье «Гипотеза развития» весьма оригинальные свидетельства в пользу эволюции предложил английский философ **Герберт Спенсер** (1820–1903). Он утверждает, что ни гипотеза творения, ни гипотеза развития не могут быть доказаны, но существует несколько доводов в пользу гипотезы развития. *Гипотеза творения* возникла на заре цивилизации, когда еще не существовало науки. и входит в круг гипотез, опровергнутых современной наукой. Гипотеза же развития — продукт нового времени, входящая в круг современных теорий. Кроме того, гипотеза творения менее соответствует научному познанию, т.к. творение невозможно себе представить. «Вы говорите, — пишет Спенсер, — что новый создающийся организм образуется из ничего? Но если так, то значит, Вы полагаете возможным сотворение вещества; а сотворение вещества непостижимо». В то же время представить себе историческое развитие можно по аналогии с онтогенезом. «Если бы, — пишет он, — подёнки, живущие один день, могли мыслить, они бы посчитали, что ребенок, зрелый человек и старик относятся к разным видам. Но мы прекрасно знаем, что это лишь этапы постепенного развития человека». Наконец, гипотеза творения, как считал Спенсер, предполагает существование менее совершенного бога, чем теория развития. «Не ответят ли нам на это, что создатель, оказавшись способным установить естественное происхождение одних особей от других, не мог установить подобного же происхождения видов? Но это значит класть пределы могуществу, а не расширять их. Или, может быть, ответят, что чудесное, изредка совершающееся произведение видов практически возможно, непрерывное же чудесное произведение бесчисленных особей практически не осуществимо? Но и это — уничижение божества». В то же время *гипотеза развития* предполагает существование бога, который создал жизнь и такие совершенные законы, благодаря которым без его дальнейшего вмешательства возникло все разнообразие живых существ.

Стоит заметить, что если бы Спенсер последовательно пользовался своими доводами, он должен был бы отказаться от *собственной эволюционной теории*, изложенной в «Основаниях биологии» (1864), в основу которой был положен принцип наследования благоприобретенных признаков Ламарка. Спенсер в отличие от Ламарка не признавал принципа градаций. Он предполагал, что существует единство организмов и окружающей среды. При изменении

условий организмы автоматически изменяются. Возврат к прежним условиям невозможен, поскольку среда это не только абиотические факторы, но и другие (также изменившиеся) организмы. Таким образом, по его мнению, в результате колебаний абиотических факторов должно наблюдаться поступательное изменение организмов во времени. Эта остроумная гипотеза не получила подтверждения.

Убедительные доказательства существования биологической эволюции и описание механизма этой эволюции были предложены Ч. Дарвином.

3. Жизненный путь Чарльза Дарвина

Чарльз Роберт Дарвин (1809–1882) родился в обеспеченной и образованной семье. Его отец и дед были врачами. Дед Чарльза Эразм Дарвин (1731–1802) в своих сочинениях «Зономия, или Законы органической жизни» (1794) и «Храм природы» (1803) высказывал трансформистские взгляды, но, как писал Ч. Дарвин в автобиографии, взгляды деда не оказали влияния на его мировоззрение. В 1826 г. Ч. Дарвин поступил на медицинский факультет Эдинбургского университета, но, проучившись всего два года, перевелся на теологический факультет Кембриджского университета. Поскольку многие выпускники этого факультета становились миссионерами, здесь было неплохо поставлено преподавание естественной истории. В 1831 г., сразу после окончания университета, Дарвин отправляется в кругосветное путешествие на бриге «Бигль» в качестве натуралиста. Основной целью экспедиции было гидрографическое картирование восточного побережья Южной Америки. 27 декабря 1831 г. «Бигль» вышел из Плимута и после остановки на островах Зеленого Мыса в конце февраля 1832 г. достиг берегов Бразилии. В течение трех лет экспедиция курсировала вдоль побережья от Бразилии до Огненной Земли. Дарвин совершал многодневные сухопутные экскурсии, собирая коллекции растений и животных и изучая геологическое строение Южной Америки. В сентябре 1835 г., обогнув Огненную Землю, экспедиция направилась на Галапагосские острова, а затем после кратких остановок в Австралии, на островах Полинезии, на Маврикии и в Южной Африке в октябре 1836 г. вернулась в Англию.

Уходя в плавание, Дарвин был весьма религиозным человеком, верующим в буквальность Священного Писания. Но за время путешествия его взгляды кардинально изменились. Перед отплытием «Бигля» учитель и друг Дарвина профессор минералогии и ботаники Кембриджского университета Д.С. Генсло принес ему первый том «Оснований геологии» Лайеля. Уже при первой высадке на островах Зеленого Мыса Дарвин обнаружил, что особенности гео-

логического строения этих островов лучше всего объясняются с позиций теории Лайеля. Это мнение укрепилось после изучения геологии Аргентины. Как писал Дарвин в автобиографии, на изменение его взглядов также сильно повлияли обнаруженное им сходство современной и ископаемой фаун Южной Америки и особенности эндемичных флоры и фауны Галапагосских островов, сходных с флорой и фауной ближайшего материка. В 1837 г. в записной книжке Дарвина появляется запись о начале работы над теорией эволюции.

В течение последующих 20 лет Дарвин обрабатывает материалы, собранные в плавании, редактирует пятитомную монографию о зоологических итогах экспедиции (1839), публикует «Дневник наблюдений по естественной истории и геологии стран, посещенных во время кругосветного плавания корабля "Бигль" под командой капитана Фиц Роя» (1839), двухтомную монографию «Усоногие раки» (1851–1854) и знаменитую статью о происхождении коралловых атоллов. Таким образом, он становится известным ученым. Важным событием было приобретение имения в Дауне, в графстве Кент, куда Дарвин переехал в 1842 г. Все последующие годы он почти безвыездно провел в своем имении.

В 1842 г. Дарвин сделал первый карандашный набросок своей теории на 35 страницах, который к 1844 г. разросся до 230 страниц. Однако в этом варианте еще отсутствовало объяснение причин дискретности видов. В 1858 г. молодой английский зоолог Альфред Рассел Уоллес (1823–1913) (рис. 24), работавший в то время на Малайском архипелаге, прислал Дарвину рукопись статьи «О стремлении разновидностей бесконечно уклоняться от первоначального типа» с просьбой помочь ее опубликовать. В этой небольшой статье содержались основные положения теории, над которой Дарвин работал уже 30 лет. Дарвин готов был отказаться от приоритета, но его друзья геолог Ч. Лайель и ботаник Д. Хукер уговорили его не делать этого. 1 июля 1858 г. на заседании Линнеевского

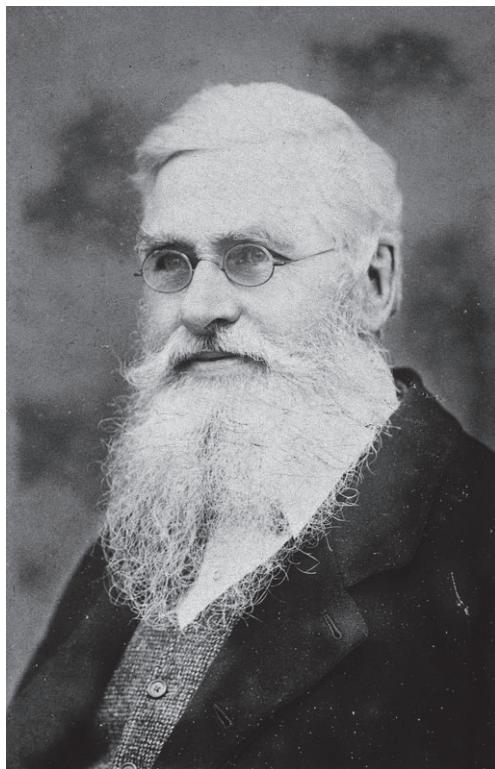


Рис. 24. Альфред Рассел Уоллес.



Рис. 25. 10-фунтовая банкнота с изображением Ч. Дарвина.

общества были зачитаны выписка из рукописи Ч. Дарвина и его письмо американскому ботанику А. Грейю, написанное в 1857 г., в которых излагались основные положения теории естественного отбора и статья А. Уоллеса. В августе они были опубликованы в одном номере «Трудов Линнеевского общества», но прошли незамеченными.

Сразу же по настоянию Лайеля и Хукера Дарвин начал готовить к печати основной труд своей жизни и в ноябре 1859 г. он вышел в свет под заглавием «Происхождение видов путем естественного отбора и сохранения избранных пород в борьбе за жизнь» тиражом 1250 экз. Книга разошлась в тот же день, и уже в начале 1860 г. вышло ее второе издание. Вскоре книга была переведена почти на все европейские языки. Естественно, она не могла не встретить резкой критики, но сам Дарвин в полемике не участвовал. Этим занимались его горячие сторонники — Т. Гексли и А. Уоллес в Англии, Э. Геккель в Германии, А. Грей в США, И.М. Сеченов и К.А. Тимирязев в России. Уоллес после знакомства с книгой Дарвина признал его приоритет, и именно он впоследствии ввел в историю науки термин «Дарвинизм», выпустив в 1909 г. книгу под таким заглавием. С этого момента Ч. Дарвин становится чуть ли не самым популярным гражданином Великобритании (рис. 25).

В 1868 г. Дарвин публикует «Изменения растений и животных под влиянием одомашнивания» (рис. 26), а в 1871 г. — «Происхождение человека и половой отбор», завершающие работу по созданию теории эволюции. Эти монографии

посвящены детальному разбору вопросов, по которым Дарвин принципиально расходился во взглядах с Уоллесом. Во-первых, по мнению Уоллеса, изучение искусственного отбора не имеет отношения к теории естественного отбора. Во-вторых, он отрицал существование полового отбора. И наконец, считал, что невозможно объяснить происхождение человека путем естественного отбора.

После работы над «Происхождением человека» у Дарвина осталось много не включенного в книгу материала, который вошел в произведение «О выражении душевных движений у человека и животных» (1872). Одновременно с разработкой теории эволюции Дарвин много занимался более частными вопросами и опубликовал еще несколько книг, в том числе «Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми» (1862), «О движении и поведках лазящих растений»

(1865), «Насекомоядные растения» (1875). Особое место занимает его работа «Образование перегноя деятельностью дождевых червей и наблюдения над образом жизни последних», с которой начинается почвенная зоология.

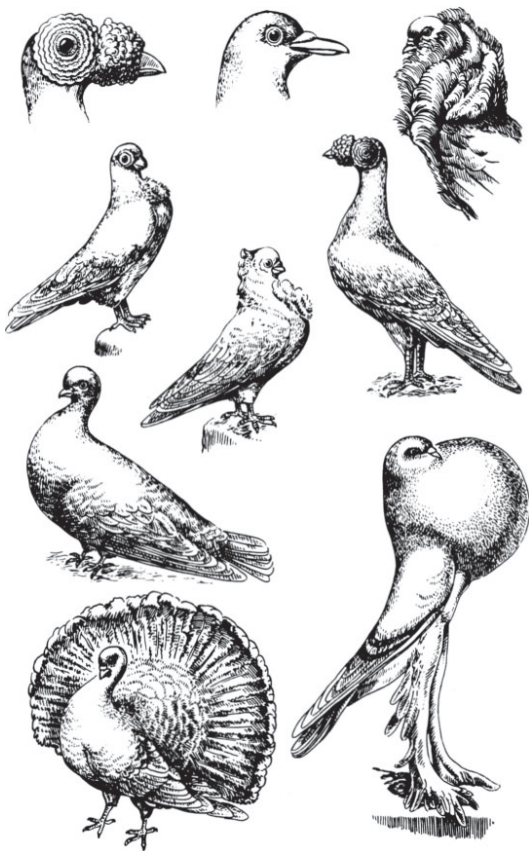


Рис. 26. Искусственный отбор на примере голубей (из книги Ч. Дарвина).

4. Теоретические взгляды Чарльза Дарвина

Теоретические взгляды Ч. Дарвина, совершившие революционный переворот в методологии биологии, изложены им в работах «Происхождение видов», где излагается теория эволюции, «Происхождение человека и половой отбор», обосновывающей естественное происхождение человека, и «Изменения растений и животных под влиянием одомашнивания», в которой предлагается первая теория наследственности.

Логика «Происхождения видов»

Сейчас многие рассматривают «Происхождение видов» Ч. Дарвина как доказательство механизма эволюции. Сам же Дарвин считал эту книгу «одним сплошным аргументом», доказывающим саму эволюцию. Также к ней относились и современники. Показательно, что Т. Гексли, до этого выступавший с критикой эволюционных высказываний Чемберса, прочитав книгу Дарвина, сразу же стал активным сторонником эволюционной теории.

«Происхождение видов» Ч. Дарвина представляет собой классическое бэкониаанское индуктивное построение, в котором из многочисленных фактов делаются выводы первого порядка, а затем логически выводятся заключения более высоких порядков.

Изложение материала Дарвин начинает с обзора данных по искусственному отбору, показывающих эффективность этого метода. Основной вывод из этих данных состоит в том, что путем отбора уклоняющихся особей можно постепенно выйти за пределы изменчивости исходной формы.

Проанализировав многочисленные данные об изменчивости диких видов животных и растений, он показывает, что все виды живых организмов изменчивы. Используя уже доказанное Кювье положение о единстве формы и функции, Дарвин приходит к выводу об относительности приспособленности. Действительно, если особи одного вида изменчивы, а форма и функция едины, различные особи одного вида будут в разной степени приспособлены к конкретным условиям обитания. Затем, опираясь на многочисленные факты, Дарвин доказывает, что многие признаки наследуются. Из этих частных обобщений он делает логический вывод о том, что существует наследственная изменчивость по приспособленности.

После этого Дарвин переходит к вопросу о борьбе за существование и начинает раздел с рассуждений о том, что количество потомков, произведенных каждой парой особей, во много раз больше, чем число выживших и приступивших к размножению особей. Если бы у любого вида все потомки выживали, то, вследствие геометрической прогрессии размножения, спустя некоторое время они заняли бы всю поверхность Земли. Основываясь на собственных наблюдениях, он показывает, что, действительно, подавляющее большинство потомков одной пары особей гибнет, не достигнув половой зрелости. Отсюда делается вывод, что в природе постоянно происходит борьба за существование.

Логическим выводом из наличия борьбы за существование и наследственной изменчивости по приспособленности является неизбежность естественного отбора. Особи, более приспособленные к конкретным условиям, имеют больше шансов оставить потомство. Следует подчеркнуть, что Ч. Дарвин по-

нимал отбор не столько как выживание наиболее приспособленных, сколько как наибольшую вероятность оставления потомков. Так, например, он писал, что растения омелы, семена которой разносят птицы, поедая ягоды, «борются» между собой, производя плоды, более привлекательные для птиц.

Вывод о всеобщности естественного отбора у Дарвина является чисто логическим. Это вполне естественно, поскольку всеобщность какого-либо явления не может быть доказана экспериментально. Это возможно только путем логических построений, основанных на индуктивном методе. Из идеи всеобщности естественного отбора в природе, а также из того, что отбор позволяет выйти за пределы изменчивости исходного вида, с неизбежностью следует вывод о существовании эволюции, т.е. о прогрессивном изменении видов во времени.

Однако теория эволюции не может считаться законченной без объяснения причин дискретности видов. Дело в том, что до Дарвина существовала дилемма. Считалось, что если виды дискретны, то они должны быть постоянными, а если существует эволюция, то между ними видами должны быть постепенные переходы. Ч. Дарвин блестяще решил эту проблему, выдвинув *идею о видообразовании путем дивергенции (дизруптивного отбора в современной терминологии)*. По его представлениям, в ходе эволюции происходит специализация вида к разным условиям, а промежуточные формы не выдерживают конкуренции со специализированными особями и элиминируются. Таким образом, постоянно происходит увеличение видового разнообразия или, как писал Ч. Дарвин, «увеличение суммы жизни». Хотя в настоящее время возможность видообразования только путем дизруптивного отбора подвергается сомнению, сама идея Дарвина о том, что виды не дискретны во времени, но дискретны (и, следовательно, реальные) на каждом временном срезе, является общепризнанной.

Заключительные главы «Происхождения видов» посвящены обсуждению данных палеонтологии, сравнительной анатомии, эмбриологии, биогеографии и проблемы эволюции инстинктивного поведения. Дарвин убедительно показывает, что они не противоречат теории эволюции. Свой труд Дарвин заканчивает следующими словами: «Есть величие в этом воззрении, по которому жизнь с ее различными проявлениями Творец первоначально вдохнул в одну или ограниченное число форм. И между тем, как наша планета продолжает описывать в пространстве свой путь согласно неизменным законам тяготения, из такого простого начала возникали и продолжают возникать несметные формы, изумительно совершенные и прекрасные».

К 1860 г. немногие приняли точку зрения Ч. Дарвина. Но прошло 20 лет (время смены поколений в науке) и подавляющее большинство биологов поверили в существование эволюции. Работу «Происхождение видов» часто

стали рассматривать уже не как доказательство существования эволюции, а как объяснение ее механизма. И вот тогда-то на первый план вышли так называемые «косвенные доказательства эволюции», основанные на данных палеонтологии, сравнительной анатомии, эмбриологии, систематики и биогеографии.

Первое подтверждение того, что естественный отбор действительно наблюдается в природе, было получено еще при жизни Ч. Дарвина. В 1878 г. была опубликована статья английского зоолога В. Уэддона о крабах *Carcinus maenas* в гавани Плимута. После постройки дамбы в этом порту увеличилась мутность воды. Частицы взвеси забивали жаберные полости крабов, и преимущество получали крабы с более узким панцирем. В результате средний размер панцирей в популяции уменьшился. К настоящему времени удалось наблюдать множество случаев естественного отбора в природе (например, так называемый «индустриальный меланизм у английских популяций бабочки березовой пяденицы»), так что наличие этого механизма эволюции не вызывает сомнений.

В «Происхождении видов» вопросу о происхождении человека Дарвин посвятил всего одну фразу при обсуждении перспектив дальнейшего развития теории: «Новый свет будет пролит на происхождение человека и на его историю». Подробно же к этому вопросу он обратился 11 лет спустя в работе «Происхождение человека и половой отбор».

Однако вначале необходимо коротко остановиться на представлениях А. Уоллеса на проблему происхождения человека, поскольку обсуждаемая работа Дарвина фактически является развернутым возражением именно Уоллесу. Уоллес, в отличие от Дарвина, полагал, что возникновение человека не могло произойти без божественного вмешательства. При этом он исходил из того, что путем естественного отбора не могут возникнуть безразличные или, тем более, вредные признаки. Мозг цивилизованного европейца, пишет он, ничем не отличается от мозга дикаря. В то же время «сравнивая дикаря с высокоразвитыми людьми или с животными, мы однозначно придем к заключению, что его большой и хорошо развитый мозг совсем не соответствует его потребностям. Следовательно, мы имеем орган, который, по-видимому, приготовлен заранее для будущего, с целью находить себе применение по мере успехов цивилизации. Насколько нам известно, человеческий мозг немного больший, чем у гориллы, вполне достаточен для существующего умственного развития какого-нибудь дикаря. Поэтому большой объем его мозга не может быть результатом исключительно законов развития». В качестве другого довода он выдвигает отсутствие волос на теле человека. Уоллес пишет, что, по его наблюдениям, даже в тропиках дикари без одежды могут мерзнуть и простужаться. Таким образом, отсутствие шерсти — явно вредный признак,

который не мог возникнуть путем естественного отбора. Необъяснимы, с его точки зрения, и такие особенности человека, как мелодичный голос и наличие «нравственного чувства», заставляющего человека действовать во вред себе, но для пользы других членов общества.

Возражая Уоллесу, Дарвин приводит многочисленные факты, свидетельствующие о принадлежности человека к царству животных. Как и все животные, человек состоит из клеток. По своей анатомии, общему плану строения, характеру эмбрионального развития он сходен с другими позвоночными. Человек, пишет он, безусловно, относится к отряду приматов, и морфологически ближе всего к нему стоят африканские человекообразные обезьяны (горилла, шимпанзе). Особое внимание он уделяет вопросу о некоторых морфологических признаках, отличающих человека от обезьян, которые часто приводились в качестве доказательства четкой границы между ними. Дарвин показывает, что эти признаки были либо утрачены еще человекообразными обезьянами, либо присутствуют у человека в рудиментарном состоянии.

Обсуждая вопрос о возможности эволюции человека, Дарвин указывает, что у человека, как и у животных, имеется изменчивость и что многие изменения наследуются. Он также приводит косвенные свидетельства того, что человек подвержен естественному отбору (увеличение объема грудной клетки у жителей высокогорных областей, темный цвет кожи у коренных жителей тропиков и др.). Таким образом, пишет он, есть все основания утверждать, что человек мог произойти от животного предка путем естественного отбора, и продолжает: «Мы не должны, однако, впасть в другую ошибку, предполагая, что древний родоначальник всего обезьяньего рода, не исключая и человека, был тождествен или даже только близко сходен с какой-либо из существующих ныне обезьян».

Последовательно разбирая признаки, считавшиеся исключительной способностью человека (наличие языка, способность к обобщениям, использование орудий, чувство красоты), Дарвин показывает, что все эти особенности можно наблюдать и у животных, хотя, естественно, у них они развиты в гораздо меньшей степени. Особый интерес представляют его соображения по поводу «нравственного чувства» человека, т.е. способности к альтруистическим действиям. Для объяснения причин его возникновения Дарвин вводит понятия группового отбора, при котором единицей отбора является не особь, а группа особей (стадо, стая, триба и т.д.). Человек, пишет он, изначально жил в группах. А группы, в которых имеются особи, способные жертвовать собой ради других членов группы, будут иметь преимущества в борьбе за существование перед группами, не имеющими таких особей. При этом он приводит примеры, показывающие, что подобное «альтруистическое» поведение наблюдается и у животных, живущих группами.

Интересны и его возражения Уоллесу по поводу избыточности размеров мозга у дикарей. Дикари, пишет Дарвин, приводя в пример огнеземельцев, могут жить в таких условиях, в которых цивилизованный европеец выжить не сможет. При этом они побеждают в борьбе за существование, не имея, подобно животным, специализированных органов защиты и нападения (когтей, мощных зубов и т.д.), а исключительно за счет своего интеллекта. Разум дикаря направлен на решение совсем иных задач, нежели мозг цивилизованного человека. Кроме того, пишет он, группы, в которых есть особо одаренные индивидуумы, способные лучше добывать пищу или изготавливать орудия, получают явное преимущество в борьбе за существование.

Во второй части книги Дарвин переходит к детальному изложению теории полового отбора. Объединение проблем происхождения человека и полового отбора в одной книге не случайно. Дело в том, что Дарвин связывал с таким отбором возникновение целого ряда признаков человека, которые, как полагал Уоллес, не могут возникнуть в ходе естественного отбора. К таким признакам Дарвин относил отсутствие волосяного покрова на теле человека и мелодичный голос. Половым отбором он объяснял также возникновение расовых признаков, связывая его с разными представлениями о мужской и женской красоте у различных народов. Именно этому посвящены последние главы книги.

Теория наследственности

Существует довольно распространенное заблуждение, что важнейшее возражение против теории Дарвина было выдвинуто в 1867 г. английским математиком Ф. Дженкинсом в статье «О происхождении видов». Сводилось оно к тому, что если у какой-то особи возникает полезный признак, то при скрещивании с другими особями, этого признака не имеющими, он будет постепенно разбавляться и, в конце концов, исчезнет. Эти рассуждения имеют смысл лишь в том случае, если считать наследственность слитной («наследование по крови»). Так, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов и А.В. Яблоков в популярном в свое время учебнике «Краткий очерк теории эволюции» (1969) писали, что наличие дискретности наследственности «было доказано экспериментальными работами Г. Менделя в середине XIX века». Ч. Дарвин не знал этих работ и был бессилен развеять «кошмар Дженкинса». Действительно, в одном из частных писем Дарвин писал, что статья Дженкинса «мучает его, как кошмар». Но уже год спустя он выпустил объемную монографию «Изменение растений и животных под влиянием одомашнивания», где обобщал дискретность наследования.

Хотя Дарвин и не цитирует знаменитую работу **Грегора Иоганна Менделя** (1822–1884) (рис. 27) «Опыты над растительными гибридами» (1866), ему

на других объектах были известны случаи наследования 3:1 и 9:3:3:1, но он не придавал им особого значения, поскольку знал и о других вариантах. Ему были также известны крупные мутации, которые он называл спортами, но при этом справедливо считал их уродствами, не имеющими значения для эволюции. Кстати, сам Мендель не считал открытые им на горохе закономерности всеобщими. В 1867 г. он написал в письме К. Негели, что после опытов с горохом его усилия были направлены, прежде всего, на то, чтобы сделанные на горохе наблюдения проверить на других растениях.

«При еще большем числе скрещиваний, предпринятых в 1863 и 1864 гг.,

я убедился, что нелегко найти растения, которые пригодны для обширного ряда опытов». По совету Негели он предпринял исследования на ястребинках, результатом которых была статья «О гибридах *Hieracium*, полученных при искусственном оплодотворении» (1869). Наследование 158 признаков у этих растений оказалось «слитным», поскольку, как известно теперь, выбранные им признаки были высокополигенными.

«Изменение растений и животных под влиянием одомашнивания» фактически состоит из двух частей, приблизительно равных по объему. Первая половина этого труда посвящена изложению многочисленных фактов об изменчивости и наследовании различных признаков у домашних животных и культурных растений, а также у человека. Во второй части дается анализ фактического материала. Как и в «Происхождении видов», Дарвин использует при этом классический индуктивный метод, делая из многочисленных фактов промежуточные выводы первого порядка, а затем вывод логически заключения более высоких порядков.

Проанализировав изложенные в первой части данные о наследственности и гибридизации, Дарвин формулирует пять законов наследственности:

1. «Всякий признак, как новый, так и старый, имеет *стремление передаваться* семенами или почковым размножением, хотя передаче этой часто препятствуют известные и неизвестные нам причины».



Рис. 27. Грегор Иоганн Мендель.

2. «Существует *реверсия*, или *атавизм*, который зависит от того, что передача и развитие суть две различные силы, проявляется различным образом и в различной степени». Дарвин различает два типа реверсий — дальние и ближние. *Дальними реверсиями* (атавизмами) он называл случаи появления признаков далеких предков (полосатая окраска лошадей, чрезмерно развитый волосяной покров на теле человека). *Ближними же реверсиями* он называл случаи наследования признаков близких предков (дедов, прадедов и т.д.), которые не проявляются в ряду поколений, а потом появляются у потомков (то, что мы называем выщеплением признаков).

3. «*Преимущественная передача* может ограничиваться только одним полом или быть свойственной обоим полам преобладающей формы». Под преимущественной передачей Дарвин понимал явление, которое мы называем *доминантностью признаков*.

4. «Передача, если она ограничивается полом, то тем, у которого впервые появился наследственный признак». Дарвину были известны закономерности наследования гемофилии и дальтонизма, однако он не различал признаков, сцепленных с полом, и вторично-половых признаков, появление которых определяется гормонально.

5. «Признаки наследуются в *соответствующие периоды жизни*, причем замечается некоторое стремление к более раннему появлению их у потомков, чем у родителей».

Обсуждая последствия гибридизации, Дарвин пишет о бесплодности гибридов, влиянии близкородственного скрещивания, роли перекрестного оплодотворения. Он также формулирует правило, согласно которому при скрещивании разновидностей у гибридов в первом поколении наблюдается однородность признаков, а при скрещивании этих гибридов наблюдается расщепление признаков. Как писал Дарвин, «скрещенные потомки выказывают чрезвычайную изменчивость, зависящую от склонности к реверсии».

Важным обобщением Дарвина было развитие представлений о соотносительной изменчивости. «Мы постоянно находим, — писал он, — что у видов, а в меньшей степени и у домашних пород, известные части изменились с какой-нибудь полезной целью; но мы почти неизменно находим, что вместе с этим изменились и другие части без всякой видимой пользы от изменения». Эта идея впоследствии легла в основу представлений о том, как в ходе эволюции возникают новые функции.

Вместе с тем Дарвин описывает факты, которые представляются ему доказательствами существования наследования благоприобретенных признаков (*соматической индукции* в современной терминологии). Часть из приведенных случаев основана либо на некритическом цитировании ошибочных работ, либо на неверной интерпретации фактов. Так, в качестве примера Дар-

вин приводит более спокойный характер домашних кроликов по сравнению с дикими родичами, хотя, как он полагал, отбор по этому признаку не велся. На самом же деле, в данном случае должен был происходить бессознательный отбор, поскольку слабовозбудимые животные при клеточном содержании лучше размножаются и оставляют больше потомства. В то же время, справедливости ради, следует отметить, что две группы фактов — фиксация адаптивных модификаций и комбинирование малых мутаций в ходе отбора — долгое время рассматривались многими авторами как убедительные свидетельства соматической индукции. Свое объяснение эти факты получили лишь в XX веке благодаря работам С.С. Четверикова, К.Х. Уоддингтона и И.И. Шмальгаузена, о чем будет сказано ниже.

Подводя итоги всему изложенному материалу, Дарвин приходил к следующим логическим заключениям:

1. Существуют элементарные носители признаков (он называл их *наследственными зачатками*, или *геммулами*).

2. Эти наследственные зачатки автономны.

3. Возможно, наследственные зачатки, определяющие строение отдельного органа, объединены в группы.

4. При оплодотворении происходит объединение наследственных зачатков обоих родителей.

5. Факты регенерации и возможность выращивания растений из небольших фрагментов свидетельствует о том, что все клетки организма содержат полный набор наследственных зачатков.

В таком виде представления Дарвина о наследственности фактически почти не отличаются от представлений современной генетики. Но Дарвин, к сожалению, не останавливается на этом. Он включает в свою теорию выводы, сделанные им на основании фактов, ошибочно интерпретировавшихся как соматическая индукция. Из них он в свою очередь делает два неверных вывода:

1. Наследственные зачатки в соматических клетках изменяются под воздействием внешних условий.

2. Соматические клетки «делегируют» свои наследственные зачатки в половые клетки.

Эти два последних пункта портят его красивую и стройную теорию наследственности. Ведь если допустить, что соматические клетки делегируют наследственные зачатки в половые клетки, придется признать, что либо количество этих зачатков должно увеличиваться от поколения к поколению в геометрической прогрессии, что выглядит явным абсурдом, либо существует какой-то механизм сортировки зачатков в половых клетках. Дарвин сам понимал, что в его концепции концы с концами не сходятся, и поэтому назвал свои выводы не теорией, а *временной гипотезой пангенезиса*. «Я вполне со-

знаю, — писал он, — что предлагаемый взгляд не что иное, как временная гипотеза, предварительное соображение, но за неимением лучшего оно полезно уже потому, что связывает массу фактов, остававшихся до сих пор без всякой причинной связи».

Использованный Дарвином бэкониянский подход к решению этой задачи оказался бессильным, поскольку сама задача была слишком сложной. Следует, однако, отметить, что все последующие теории наследственности брали за основу те или иные положения гипотезы пангенезиса. В частности, А. Вейсман прямо указывает, что он использовал идеи Дарвина, очистив его гипотезу от допущения возможности соматической индукции.

5. Значение вклада Чарльза Дарвина в дальнейшее развитие биологии

Значение вклада Ч. Дарвина в развитие биологии невозможно переоценить. Его работы совершили форменный переворот в представлениях биологов. Прежде всего, стало ясно, что естественная система живых организмов, о необходимости создания которой писал еще К. Линней, должна строиться на основе филогении, т.е. родственных связей между организмами. Совершенно новый смысл получили данные таких старых наук, как анатомия и морфология, эмбриология, палеонтология, биогеография. Если раньше наличие целесообразности в живой природе рассматривалось как свидетельство мудрости Творца, то после работ Дарвина стало возможно объяснить ее как неизбежный результат эволюции путем естественного отбора.

Теория пангенезиса послужила отправной точкой для развития генетики, о чем подробнее будет сказано дальше. Фактически с «Происхождения видов» начинается и синэкология — раздел экологии, посвященный взаимодействию организмов друг с другом и с другими живыми организмами. Именно Ч. Дарвин первым показал значение внутривидовой и межвидовой конкуренции. В работе «Происхождение видов» он также ввел представление о цепях питания и, таким образом, показал сложность экологических отношений в природе.

Важнейшим методологическим вкладом Ч. Дарвина в науку было введение вероятностного подхода к анализу явлений, что первым отметил Дж. Бернал в знаменитой работе «Социальная функция науки» (1938). Работы Дарвина послужили толчком к возникновению *вариационной статистики*. В 1871 г. бельгийский математик **Ламбер Адольф Жак Кетле** (1796–1874) в работе «Антропометрия» впервые применил статистический метод к изучению изменчивости и вывел закон нормального распределения. Наиболее крупный

вклад в развитие статистики внес **Фрэнсис Гальтон** (1822–1911), английский психолог и антрополог, двоюродный брат Ч. Дарвина. Под влиянием работ брата он ввел в антропологию и психологию идею наследственности, стремясь с ее помощью объяснить индивидуальные различия людей. Гальтон разработал методы статистической обработки результатов исследований, в частности метод исчисления корреляций между переменными, первым применил массовое анкетирование. Некоторое время вариационная статистика вообще рассматривалась как раздел биологии, а термины *вариационная статистика* и *биометрия* считались, да и теперь нередко считаются синонимами. Лишь в XX веке статистические методы стали широко применяться вначале в естественных, а потом и в гуманитарных науках.

Выход теоретических работ Дарвина фактически ознаменовал окончание становления общей методологии биологии. В дальнейшем, естественно, развитие продолжалось, но разрабатывались уже частные методологии отдельных биологических дисциплин.

Глава IV. Учения о виде и его организация

1. Общие положения

Проблема вида — одна из центральных проблем современного естествознания. Именно вид — основная единица органического мира, и поэтому вопросы теории вида и видообразования являются ключевыми для всей биологии и служат предметом весьма оживленного обсуждения. Без понятия «вид» вся биология, как писал когда-то Ф. Энгельс, «превращалась в ничто. Все ее отрасли нуждались в понятии вида в качестве основы: чем были бы без понятия вида анатомия человека и сравнительная анатомия, эмбриология, зоология, палеонтология, ботаника и т.д. Все результаты этих наук были бы не только поставлены под сомнение, но и прямо-таки упразднены» (цит. по изд. 1955 г., с. 174). Особое место занимает эта проблема и в системе биологического образования, в частности, как один из важнейших этапов формирования правильных эволюционистских представлений.

Рассматриваемая проблема включает огромное разнообразие вопросов. Это и история изучения вида, и вопрос о его критериях, признаках и научном определении, и выяснение общих законов существования и развития видов, форм и эволюционной роли внутривидовых и межвидовых отношений. Наконец, сюда входит анализ процесса становления видов, их возникновения и дифференциации, т.е. проблема видообразования.

Естественно, что по этой чрезвычайно сложной и многоплановой проблеме существует большое разнообразие мнений, изложенных в многочисленных как теоретических, так и конкретных практических исследованиях. Объем книги не позволяет дать даже краткого обзора всех существующих по данному вопросу взглядов. Это задача, посильная лишь для капитального издания¹. Что же касается настоящего труда, то цель его заключается в том, чтобы попытаться в самой краткой форме, конспективно изложить основные положения учения о виде и тем самым помочь читателю правильно ориентироваться в современном состоянии этой проблемы.

Термин «вид» (*species*) применительно к живым организмам существует в науке более 250 лет. На рубеже XVII и XVIII веков его выдвинул и обосновал английский натуралист Джон Рей. Однако окончательное утверждение этого термина и оформление его бинарной номенклатуры связано с именем Карла Линнея. При этом Линней, а вслед за ним и другие креационисты (Кювье,

¹ Некоторые из таких изданий названы в списке литературы, приведенном в конце книги.

Ляйель и др.)¹ признавали виды реально существующими, но строго константными, неизменными формами, обязанными своим происхождением Творцу. Наряду с креационистским представлением о виде развивалось учение трансформистов (Бюффон, Сент-Илер, Гёте, Каверзнев, Вольф и др.), которые рассматривали виды в качестве постоянно изменяющихся и взаимопереходящих биологических единиц, связанных между собой различной степенью родственных связей. Но объективно существующая изменяемость видов была ими абсолютизирована и превращена в идею об их нереальности. Примерно такой же точки зрения придерживался и Ж.Б. Ламарк, отрицавший реальность вида на том основании, что само понятие вида уже таит в себе представление о неизменности. Таким образом, он ошибочно отождествлял отрицание постоянства видов с отрицанием их реальности. Некоторое формальное сходство с этой концепцией имеет трактовка понятия вида, данная Ч. Дарвином: «Термин “вид” я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения групп особей, близко между собой схожих, и существенно не отличающимся от термина “разновидность”, обозначающего формы, менее резко различающиеся и колеблющиеся в своих признаках» (цит. по изд. 1939 г., с. 308–309). Однако сходство здесь чисто внешнее. На самом же деле в этой формулировке только лишь констатируются трудности, возникающие при разграничении вида от разновидности, а также то, что вида как категории строго определенной, неизменной и застывшей в природе не существует. В одном из писем Дарвина есть фраза, предельно точно выразившая его взгляды: «...кто же может сомневаться во временном существовании видов?» Эта мысль и отражает подлинные воззрения Дарвина на реальность вида. По меткому определению академика В.Л. Комарова (1940), «Ч. Дарвин дает глубоко продуманное учение о виде. В его изложении вопрос “что такое естественноисторический вид” получает исчерпывающий для своего времени ответ. Он создал учение о виде подвижном, о виде, находящемся в процессе становления».

Эту сторону учения Дарвина в свое время исчерпывающе охарактеризовал Ф. Энгельс. Ч. Дарвин «в своем составившем эпоху произведении исходит из самой широкой, покоящейся на случайности, фактической основы. Именно бесконечные случайные различия индивидов внутри отдельных видов, различия, которые могут усиливаться до выхода за пределы видового признака... заставляют его подвергнуть сомнению прежнюю основу всякой закономерности в биологии — понятие вида в его прежней метафизической окостенелости и неизменности».

Взгляды Ч. Дарвина были в дальнейшем развиты К.А. Тимирязевым в его вышедшей в 1922 г. работе «Исторический метод в биологии». Он писал:

¹ Креационизм (от лат. creatio — создание) — учение о неизменности (постоянстве) видов и божественном их сотворении. Развилось в XVIII и начале XIX века.

«Итак, на вопрос: естественноисторический вид — отвлеченное понятие или реальный факт? — мы должны ответить двояко, соответственно двоякому смыслу, который, очевидно, связан с этим словом. Вида как категории, строго определенной, всегда себе равной и неизменной, в природе не существует; утверждать обратное значило бы действительно повторять старую ошибку схоластиков-”реалистов”. Но рядом с этим и совершенно независимо от этого вывода мы должны признать, что виды — в наблюдаемый нами момент — имеют реальное существование...» (цит. по изд. 1939 г., с. 106).

Такая точка зрения на виды как реально существующие подвижные формы живой материи, возникающие в историческом процессе развития, является в настоящее время общепринятой. Вместе с тем современное учение о виде и видообразовании представляет качественно новый, высший этап по сравнению с дарвиновским. Оно основано на прочном фундаменте теории корпускулярной наследственности и учении о генетике популяций и микроэволюции. Современный этап изучения вида характеризуется развитием работ по дальнейшему изучению статики и динамики вида исходя из законов его эволюции, разворачиванием комплексных генетико-географо-экологических и физиолого-биохимических исследований внутренней организации вида, оформлении учения о популяциях, началом экспериментальной разработки вопроса о целостности вида и способах видообразования.

В этой связи все чаще приходится возвращаться как к старым, почти забытым, так и новым представлениям об условности (относительной нереальности) существования вида, по крайней мере, как объективно существующей биологической единицы природы. Среди отечественных ученых, однозначно не поддерживающих концепцию «дарвиновского (реального) вида», неформальным идеологическим лидером выступает известный биолог-эволюционист М.В. Мина (1986, 2007, 2010). В его программной статье, написанной в соавторстве с Ю.С. Решетниковым и Ю.Ю. Дгебуадзе (Мина и др., 2006, с. 557), говорится о существовании двух, по сути близких друг к другу концепций вида — филогенетической и прагматической. При этом первая дает фактически ту же систему, что и вторая, никакого отношения к эволюции не имеющая. Согласно филогенетической концепции, вид есть множество организмов, которых можно уверенно отличить от членов других множеств и внутри которого существуют отношения предков и потомков. По второй концепции, вид есть просто множество организмов, которых можно уверенно отличить от членов других множеств. В результате появляется соблазн чуть ли не каждую популяцию (подвид) считать отдельным видом, что неизбежно и происходит при любых попытках классифицировать по крайней мере представителей класса рыбообразных. В итоге, по меткому выражению авторов, «выделение видов превращается в самоцель, а классификация становится

бесполезной». Так что же делать? Вот как отвечает на этот вопрос сам Михаил Валентинович Мина (2010, с. 233): «Дарвинская концепция вида, преобразованная в концепцию “вида по соглашению”, представляется более операциональной, чем любая из концепций, постулирующих существование видов как реальных единиц эволюции и (или) “биологического разнообразия”. Изучение конкретных ситуаций показывает, что число случаев, когда фенетические, генетические и филогенетические отношения популяций нельзя описать, выделяя дискретные единицы (виды), весьма велико. Главное достоинство дарвинской концепции состоит в том, что она не заставляет втискивать получаемые результаты исследования межпопуляционных отношений в прокрустово ложе *a priori* заданной схемы. В поисках “реального” вида исследователи внесли большой вклад в познание взаимоотношений организмов и популяций, но “проблема вида”, как они ее понимали (то есть нахождение некой универсальной “единицы разнообразия”, или “эволюционной единицы”), так и осталась нерешенной, вероятная причина чему — отсутствие в природе искомого объекта».

Вместе с тем хотелось бы кое-что добавить и от себя. С нашей точки зрения, не стоит полностью исключать и других объяснений безуспешности предпринимаемых попыток выявить «реальный вид». Не менее вероятно, например, что это может быть результатом не отсутствия в природе искомого объекта, а того, что в данном случае ищется не реально существующий вид со всеми его атрибутами, а совсем другое — созданный в сознании самих «искателей» некий фантом, абстрактная модель реального вида, которая и в самом деле не существует, да и не может существовать в действительности. Именно поэтому ее и не находят.

2. Определение понятия «биологический вид»

Попытки дать объективную исчерпывающую формулировку этого понятия предпринимались многими биологами, но общепринятого удовлетворительного определения вида нет до сих пор, что лишний раз свидетельствует о крайней сложности проблемы вида. В настоящее время наиболее широкое признание получило определение биологического вида, сформулированное Эрнстом Майром (1947) более полувека назад и приведенное им в последней монографии: «Виды — это группы фактически или потенциально скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких же групп» (Майр, 1968).

Близко к этому определению стоит формулировка Т. Добжанского (Dobzhansky, 1951), определившего вид как «наибольшее и наиболее емкое...

сообщество размножающихся половым путем и перекрестно-оплодотворяющихся особей, которые обладают общим генофондом». Нетрудно видеть, что в обеих этих формулировках акцентируется двойственная биологическая природа вида, а именно его репродуктивная изоляция и общность генофонда. С этих позиций Э. Майр подчеркивает, что благодаря объединению различных генотипов в пределах вида поддерживается гетерозиготность как существенный элемент видового гомеостатического механизма. Среди других более современных определений вида значительный интерес представляют экологические и генетические. К последним нужно отнести определение вида, данное Н.П. Дубининым (1966): «Вид. Группа особей, обособленная от других единой системой приспособительных признаков, объединенная в своей эволюции таким единством наследственности, при котором внутри нее обмен генами и новыми мутациями возможен и имеет прогрессивное значение в процессах естественного отбора». В этом определении акцентируется то обстоятельство, что вид является генетически замкнутой, эволюирующей системой, подчеркивается эволюционная полезность наследственной информации, проявляющаяся внутри вида и обычно не имеющая места вне его границ.

Примером экологического определения вида служит формулировка, предложенная Н.П. Наумовым (1966): «Вид не представляет собой простого собрания кровнородственных особей, объединенных общим происхождением — строением, способных размножаться и давать плодовитое потомство, а является стройной и обычно сложной гетероморфной экологической системой, состоящей из качественно разнородных групп особей (индивидов), тесно связанных друг с другом обязательным взаимодействием».

Приведенные выше определения вида хотя и имеют существенные различия, но все подчеркивают генетическую общность и взаимодействие особей и популяций, принадлежащих к одному виду, и так или иначе отражают сущность биологического вида как естественной, генетически замкнутой самовоспроизводящейся системы популяций, осуществляющей эволюционное развитие. Вместе с тем эти формулировки, выделяющие в основном какую-либо одну, хотя и существенную сторону вида, страдают односторонностью и весьма далеки от совершенства.

В связи с этим представляется лишним давать еще одну формулировку, которая лишь увеличит число имеющихся. Гораздо целесообразнее в заключение этого раздела дать развернутое определение вида, предложенное К.М. Завадским (1967, 1968). По выражению самого автора, эта формулировка «громоздка и очень далека от афористических формулировок», но имеет то преимущество, что определяет сущность явления и его основные противоречия. В частности, в формулировке К.М. Завадского подчеркивается двойственная природа вида: с одной стороны, вид — объективно существующая

биологическая эволюирующая система (так называемый биологический вид), с другой — объект таксономии, логическая система, объединяющая совокупность близкородственных организмов, связанных общностью происхождения, распространения, строения и функций.

По Завадскому, «вид — одна из основных форм существования жизни, особый надындивидуальный уровень организации живого; будучи статистически детерминированной системой и полем деятельности естественного отбора, вид обладает как возможностью длительного самовоспроизведения и существования в течение неопределенного времени, так и способностью к самостоятельному эволюционному развитию, он является носителем и основной единицей эволюционного процесса. Вид внутренне противоречив: как результат эволюции он выступает в относительно стабильном состоянии, качественно определен, целостен, приспособлен к данной среде, устойчив, обособлен от других групп (дискретен), а как узловой пункт и носитель эволюции — менее определен, имеет составной характер, неустойчив, лабилен, обладает расплывающимися границами».

3. Критерии и биологические признаки (свойства) вида

В практике работы биологов выработались определенные критерии, которыми пользуются для установления видов. При этом среди признаков вида нет ни одного, который можно было бы использовать как единственный, абсолютный видовой критерий. Объясняется это специфичностью явления вида, заключающейся в своеобразной взаимосвязи между всеми существенными его чертами. Таким образом, при определении и изучении вида оказывается необходимым использовать не один, а несколько критериев, каждый из которых в отдельности не определяет вид, но примененные вместе они вполне подходят для этой цели. Рассмотрим наиболее важные из этих критериев.

Морфологический критерий. Свидетельствует о морфологической изоляции (морфологической определенности, специфичности) вида и предусматривает морфоанатомический анализ исследуемой органической формы с целью установления характерных для нее признаков. Этот критерий наиболее прост и удобен в практической работе, но далеко не всегда может удовлетворить исследователей. Совершенно бесполезен он, например, при распознавании видов-двойников — совместно обитающих органических форм, сходных или неразличимых морфологически, но обладающих специфическими физиологическими и экологическими особенностями. Впрочем, и для обычных видов этот критерий часто оказывается ненадежен. Дело в том, что не только виды, но и подвиды отличаются морфологически, разница лишь в степени таких от-

личий. Между тем никакой стандартной, заранее известной «видовой степени (масштаба) различия» не существует. Таким образом, на основании одного лишь морфологического критерия невозможно окончательно решить вопрос о том, с каким таксоном мы имеем дело — видом или подвидовой формой.

Физиолого-биохимический критерий. Основан на физиолого-биохимической специфичности (половой изоляции) вида и выражается чаще всего в нескрещиваемости (психофизиологической или физиологической). Это один из наиболее четких видовых критериев, но и он не имеет абсолютного значения и к тому же не применим к формам, не имеющим полового процесса. Все же в последнее время этот критерий получает все более широкое распространение: на его основе разработан и успешно применяется метод разграничения близких видов путем постановки специфических аллергических реакций и метод электрофореза белков сыворотки крови.

Генетический и молекулярный критерии. Основываются на видовом своеобразии кариотипа (хромосомного набора) и ДНК. Значение их также ограничено. В одних случаях они могут играть решающую роль и служить достаточным критерием вида, в других — вовсе не иметь систематического значения.

Этологический критерий (рис. 28). Включает особенности брачного поведения половозрелых форм, которое в конечном счете способствует успешному спариванию и оплодотворению организмов одного вида и препятствует таковому у представителей разных видов. Речь идет, следовательно, о поведе-



Рис. 28. Количественные различия основных элементов брачного поведения у двух видов-двойников *Drosophila melanogaster* (А) и *D. simulans* (Б) (Мэннинг, 1959).

Гистограммы следует читать слева направо. Единица времени на шкале — 1,5 сек. Высота черных колонок показывает, какой из элементов брачного поведения реализуется в данный момент. Нижний уровень — ориентация (I); средний уровень — демонстративное поведение, выражающееся в специфических движениях крыльями (II); высший уровень — облизывание и попытка к копуляции (III).



Рис. 29. Географическая изменчивость и распространение австралийских земляных попугаев — розелла (род *Platycercus*).

Возникновение этих видов, образующих прерывистое кольцо ареалов, связано с сокращением лесных массивов в результате изменений климата. При этом более южный *P. icterotis* и более северный *P. venustus* имеют в настоящее время изолированные ареалы, связанные с изолированными участками леса, и являются по отношению друг к другу аллопатрическими. У двух других видов (более северного *P. adscitus* и более южного *P. eximius*) ареалы перекрываются, поэтому их следует отнести к симпатрическим. В том, что эти хорошо морфологически обособленные формы действительно являются видами, убеждает отсутствие гибридов между ними в местах перекрывания ареалов.

нии как изолирующем факторе. Этот критерий тоже не абсолютен: известно немало случаев свободного образования жизнеспособных межвидовых гибридов в естественных условиях (у ив, ястребинок, хохлаток и других растений, а из животных — у карповых рыб, кунных, зайцеобразных, мышей).

Эколого-географический критерий. Предполагает установление закономерностей географического распространения исследуемой формы и особенностей ее взаимоотношений с внешней средой. Этот критерий свидетельствует об эколого-географической изоляции вида и выражается обычно в наличии четкого видового ареала и специфического внутриареального (биотопического) размещения. При этом ареалы видов одного рода могут быть либо совершенно изолированы — тогда говорят об аллопатрических видах, либо частично или полностью перекрыты — симпатрические виды (рис. 29). В последнем случае видовая специфика форм вскрывается в результате изучения их экологических особенностей, например, при установлении биотопического взаимоотношения близкородственных видов (репродуктивная изоляция, основанная на биотопической изоляции).

Биологические признаки (свойства) вида

Каждому виду как объективной реальности свойственны определенные признаки (биологические свойства). Э. Майр (1968) рассматривает три группы таких свойств: «1. Приспособление видов к физическим условиям среды; 2. Способность видов сосуществовать с потенциальными конкурентами; 3. Способность видов поддерживать репродуктивную изоляцию по отношению к другим видам».

Еще более детально разрабатывает этот вопрос К.М. Завадский (1968). Он выделяет десять общих признаков вида.

1. **Уровень численности.** Различные, даже родственные и морфологически близкие виды, как правило, отличаются численностью и, прежде всего, плотностью населения. Включая множество особей, вид является надорганизменным образованием и как таковой характеризуется определенной, оптимальной для него численностью. Таким образом, уровень численности вида составляет одну из важнейших его качественных характеристик.

2. **Тип организации** (имеется в виду как внутренняя физиолого-биохимическая генотипическая специфичность организма, так и внешняя популяционная организация населения одного вида). Как известно, вид обладает единой наследственной основой (соответствующим генофондом, уровнем его разнообразия и изменчивости). Генотипическое единство вида проявляется в специфичности системы ДНК – РНК – белки, в однородности типа обменных реакций, процессов морфогенеза, внутреннего и внешнего строения особей, популяционно-генетическом своеобразии населения, а также в сходстве пространственной структуры и внутривидовых отношений в популяции. С этих позиций вид выглядит относительно однородным (изоморфным) образованием и как тип организации выступает в качестве особой единицы.

3. **Воспроизведение** (способность к самостоятельному самовоспроизведению в природе при сохранении качественной определенности). При этом и сами особенности репродуктивного процесса, свойственные виду, являются его важной специфической характеристикой и определяют экологическую обособленность вида.

4. **Дискретность.** Как дискретная и относительно изолированная от других видов единица вид представляет собой биологическую отдельность, существующую и эволюирующую как более или менее обособленное образование.

5. **Экологическая определенность.** Каждый вид по-своему приспособлен к условиям существования и конкурентоспособен в борьбе за существование. Он занимает определенное особое место в экологических системах (специфическую экологическую нишу) и выступает как отдельное звено в круговороте веществ и во взаимосвязях живого с живым.

6. **Географическая определенность** (наличие свойственной виду области распространения — ареала). Вид определенным образом расселен в природе, занимая характерную для него территорию — область распространения, или ареал. Ареал, как правило, является обязательной чертой, входящей в общую характеристику вида.

7. **Многообразие форм**. Вид дифференцирован на популяции и субпопуляционные структуры. Включая много разнородных форм, вид выступает как полиморфная система, основной единицей которой является популяция.

8. **Историчность**. Этот признак определяет вид как систему, способную к эволюционному развитию и имеющую свою историю. Историчность вида проявляется во временном существовании его как особой филогенетической ветви (вид во времени, или фратрия) и в его способности к эволюционному развитию.

9. **Устойчивость**. Вид, не имея заранее заданного, внутренне определенного срока существования в природе, обладает той или иной степенью устойчивости. Устойчивость, то есть способность сохранять качественную определенность в течение известного геологического времени, — важнейшая специфическая особенность вида.

10. **Целостность**. Вид — не сумма особей и не аддитивное образование, а племенная общность, объединенная внутренними связями, консолидирующими его в целостную единую систему. Такими связями являются «видовые адаптации», полезные виду как целому, а также особый строй внутривидовых отношений. Целостность вида наиболее полно проявляется в отдельных популяциях. При этом он представляет собой основную надорганизменную (надындивидуальную) форму организации живой материи.

При внимательном рассмотрении всех этих признаков нетрудно заметить, что они являются не только объективно присущими виду, но и, как правило, неукоснительно присущими. Видом является только такое образование, которому свойственно все или, по крайней мере, большинство из указанных особенностей. Все эти признаки входят в характеристику любого вида, независимо от способа размножения, высоты организации, специфики питания и т.п.

Комплекс перечисленных выше признаков позволяет достаточно надежно выделить определенный вид из других биологических образований, сходных с ним по одному или даже нескольким отдельным признакам, но в целом качественно отличным от него. Так, например, одна особь, как бы она не выделялась генетически или фенотипически из массы особей, не является видом. Иначе говоря, типологическое понимание вида к настоящему времени окончательно изжило себя и заменяется статистико-популяционной концепцией (Мауг, 1963, 1965; Завадский, 1965, 1968).

Значение численности как специфического признака вида и механизмов ее регуляции у птиц и других животных прекрасно рассмотрено в книге Д. Лэка (1957), а применительно к насекомым — в обобщающей работе Г.А. Викторова (1965). В них на огромном материале показано, что каждый вид животных имеет специфические колебания и средний уровень численности, которые регулируются, главным образом, внутрипопуляционными и биоценотическими отношениями. Отдельные клоны или так называемые гомозиготные, чистые линии, как правило, также не являются особыми видами, хотя у некоторых групп (вегетативно размножающиеся высшие растения, синезеленые водоросли и некоторые другие) на определенном этапе эволюции они могут приобрести и видовой статус. Точно так же и две группы популяций, не различающиеся между собой по типу организации или экологически, также не являются видами. Не является видом и множество особей, не имеющее в природе эколого-географической определенности, или популяция, не проявившая еще своей приспособленности и конкурентоспособности. Совокупности особей с генетическими отличиями любого масштаба не могут считаться полноценными видами, если не доказали способности устойчиво воспроизводиться в природе. Любые генетически несбалансированные образования (расщепляющиеся гибриды, расы, биотипы и другие внутрипопуляционные образования) также не являются видами.

С другой стороны, то, что названные признаки присущи всем видам, еще не значит, что у каждого вида они проявляются одинаково; у разных типов видов они различны. Например, какая-либо группа признаков вида может быть более или менее развита. Так, у одних видов (в частности, агамных и апогамных форм) такие особенности, как целостность и дискретность, еще мало развиты или же подверглись вторичной редукции, у многих из них на определенном этапе развития может слабо проявляться и признак многообразия внутривидовых группировок (Полянский, 1956). У водорослей и мхов ведущую роль играют цитологические, физиологические и географические признаки, а также способы размножения, тогда как у несовершенных грибов — биохимические (Рудаков, 1964).

Степень проявления общих признаков вида может зависеть и от стадии его эволюционного развития. У молодых видов при некоторых способах видообразования чаще всего слабо проявляются дискретность и некоторые другие связанные с этим особенности, в частности, более расплывчат такой признак, как тип организации [эвкалипты, тополя, ивы, осоки, ястребинки, одуванчики и др. (Завадский, 1968)]. Трудными для систематики являются и некоторые группы млекопитающих, например, бурые и пещерные медведи, систематика которых «в связи с огромной полиморфностью и изменчивостью популяций обоих видов при отсутствии четких и объективных критериев объема систе-

матических категорий чрезвычайно запутана» (Верещагин, 1963, с. 55). Многообразие форм у одних древних реликтов перестает быть практически заметным, а у других этот признак может быть отлично развит (Завадский, 1968).

В целом можно сказать, что неодинаковое проявление различных признаков у разных видов является следствием как неравноценности самих видов, так и различий в способах видообразования. Эти различия — убедительное свидетельство того, что нет и не может быть какого-то одного стандарта, в который укладывалось бы все разнообразие организации существующих в природе видов.

4. Структура вида и внутривидовые отношения

Вопрос о структуре вида — один из решающих, но, к сожалению, еще не достаточно исследованных в комплексе современных проблем теории вида. Достаточно сказать, что даже сам факт неоднородности вида, его дифференцированности и дробности оспаривается некоторыми биологами, особенно систематиками (Терентьев, 1957, 1968; Wilson, Brown, 1953; Hagmeier, 1958 и др.). Согласно их представлениям, выделение внутривидовых таксономических единиц — следствие недостаточной изученности внутривидовой изменчивости, которая носит постепенный клинальный характер (Терентьев, 1957, 1968). И, тем не менее, при объективном подходе становится ясно, что новые данные по клинальной изменчивости не «расшатывают» подвид и, тем более, не «отменяют», а, наоборот, обогащают наши представления о нем. Они показывают, что у него более глубокая сущность и более сложная структура, чем думали раньше (Гептнер, 1968). В процессе своей эволюции и становления вид приспосабливается к среде, занимая в пределах своего ареала наиболее благоприятные местообитания. В связи с этим происходит постепенное расчленение вида с возникновением отдельных территориальных группировок — популяций. Наряду с такой территориальной расчлененностью наблюдается биологическая дифференциация вида как результат приспособления его к отдельным условиям существования. В результате этого процесса образуются группировки, не связанные с территорией, — биологические расы, половые и возрастные группы, элементарные группировки (семьи, колонии, стада) и т.д. При этом биологическая группировка имеет в основном адаптивное значение и в видообразовании участия не принимает.

Территориальные же группировки, наоборот, имеют в этом процессе решающее значение. Таким образом, структура вида носит двоякий — адаптивный и эволюционный характер. С одной стороны, она является результатом и формой приспособления вида к среде, с другой — демонстрирует вид как объект

эволюции. С этой точки зрения взятая на каждый данный момент структура вида весьма специфична и говорит о его стадии в процессе эволюции (отражает процесс эволюционных изменений, протекающих внутри вида). Существует много мнений относительно структуры вида. Но различия между ними сводятся в основном к деталям. Поэтому, не вдаваясь в дискуссию, мы приводим здесь общую схему иерархии внутривидовых единиц, разработанную преимущественно для растений, но в принципе верную и для животных. Эту схему (систему внутривидовых единиц), отвечающую представлениям большинства современных биологов, можно представить следующим образом:

Полувид — географическая или экологическая раса, почти достигшая состояния молодого вида.

Подвид — сформированная географическая или региональная экологическая раса, представляющая собой обособленную совокупность популяций с устойчивыми морфологическими признаками, занимающую определенную часть видового ареала. Виды, у которых различные географические популяции незначительно отличаются морфологическими признаками, называются монотипическими, а виды, распадающиеся на крупные группировки географических или экологических популяций (на подвиды) и хорошо отличающиеся от других популяций данного вида, — политипическими (рис. 30).

Экотип — локальная экологическая или (у паразитов) биологическая раса, представляющая собой совокупность экологических популяций с на-

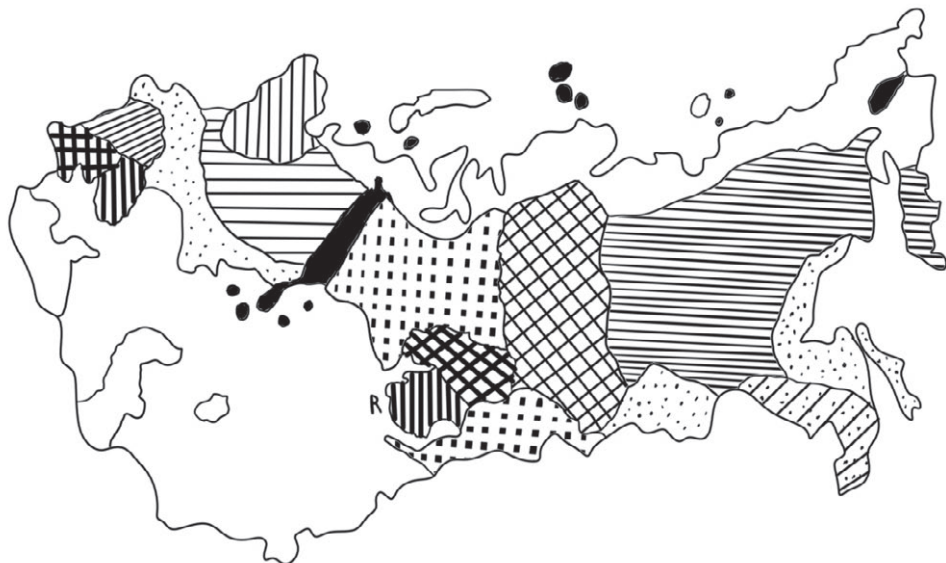


Рис. 30. Распространение подвидов белки (*Sciurus vulgaris*) в СССР (Огнев, 1940). Этот случай представляет характерный пример распространения политипического вида.

следственно закрепленными приспособлениями к условиям определенного местообитания и устойчивыми морфофизиологическими и биологическими признаками. Экологические расы могут встречаться в одной географической точке, но обитают в разных экологических условиях (местообитаниях). Примером могут служить паразитические животные, виды которых распадаются на обособленные совокупности популяций, приспособившиеся к обитанию на определенных хозяевах (расы по хозяину).

Местная популяция (или просто популяция) — основная, более или менее отчетливо отграниченная структурная единица населения вида и основной объект эволюции. Это относительно обособленное поселение, занимающее определенную территорию и способное к самовоспроизведению и эволюционированию.

Экоэлемент — внутривидовая форма, связанная со спянным, нерасщепляющимся генетическим комплексом и способная выходить из состава популяции в положение самостоятельно существующего экотипа (Синская, 1948).

Морфобиологическая группа, или изореагент — группа организмов внутри популяции, имеющая одинаковую или различную наследственную основу, различающаяся морфологически, имеющая сходный ритм развития (феногруппа) и одинаково реагирующая на условия среды.

Биотип — элементарная единица генетической структуры (полиморфизма) популяции; группа организмов, имеющих почти тождественный генотип, отличающаяся от всех других таких же групп хотя бы одной мутацией.

Первая особенность этой системы состоит в том, что главным структурным элементом вида признается местная популяция, а вторая — в том, что единицы, стоящие выше популяции (экотип, подвид и полувид), представляют собой викарирующие (т.е. пространственно взаимоисключающие друг друга), или аллопатрические, группы, а единицы, стоящие ниже популяции (экоэлемент, изореагент или биотип), — симпатрические, существующие совместно на одной и той же территории (Майр, 1947).

Итак, основной единицей существования, приспособления и воспроизведения вида является местная популяция. Определений популяции имеется немногим меньше, чем определений вида, но суть их в общем одна. Под популяцией понимается совокупность особей одного вида, объединенных панмиксией (взаимным скрещиванием), единой территорией и тем или иным давлением изоляции отделенных от других совокупностей особей внутри вида (Яблоков, 1968).

По С.С. Шварцу (1960), популяция — «элементарная совокупность особей, которая обладает всеми необходимыми условиями для поддержания численности на характерном для данного вида уровне в течение длительного пе-

риода и обладает известными общими свойствами, определяющими единство жизнедеятельности слагающих популяцию особей». Основными свойствами популяции по Шварцу являются: генетическое единство (взаимоскрещиваемость, отсутствие генетической изолированности), фенотипическое единство (единый фенотип, общие условия существования), тип освоения пространства (топографическая структура населения), возрастная и половая структура популяции и ее динамика, биологическая разнородность популяции (наличие различных фаз, типов животных, различающихся степенью выживаемости и различной способностью к репродукции в связи с условиями среды), реакция популяции на изменения внешних условий, динамика численности (ее тип, ход и закономерности).

Согласно К. Мандею (1964) и В.Н. Бурову (1968), важнейшим свойством популяции является также способность к саморегулированию численности, поддержанию плотности популяции на оптимальном уровне (популяционный гомеостаз). Адаптивная саморегуляция, в том числе и срабатывающая через нейро-гуморальные механизмы стресса (Selye, 1946, цит. по: Мандей, 1964), реализуется только на уровне популяций, т.е. является популяционным приспособлением, а это свидетельствует, в частности, о целостности и объективности существования популяции в природе.

В качестве критериев (границ) популяций С.С. Шварц (1960) выдвигает: 1) однородность условий существования и связанную с ней синхронность основных периодических явлений в жизни вида; 2) панмиксию, в результате чего рассматриваемое поселение представляет собой взаимоскрещивающееся единство; 3) биоценотические связи. «Если, — пишет Шварц, — данное поселение осваивает территорию, специфичную по своим условиям (отличающуюся от соседних территорий); если обмен особями между ними и соседними поселениями исключен или сведен к минимуму и, наконец, если это поселение является частью специфического биоценоза, то ясно, что такое поселение есть популяция. Таким образом, границы популяций естественно определяются границами биоценозов или отдельными участками, условия которых создают предпосылки для формирования поселений отдельных видов, обладающих известной самостоятельностью и специфическими особенностями».

Внутривидовые отношения

Внутривидовые отношения — чрезвычайно широкое понятие, включающее все разнообразие связей и зависимостей между организмами и группами организмов одного вида. Такие взаимосвязи могут существовать постоянно или носить эпизодический характер, быть весьма стабильными и зафиксированными в приспособлениях, лабильными, быстро исчезающими, охва-

тивать все возрастные стадии (от гамет до взрослых особей) или возникать лишь у отдельных генераций (например, каннибализм в личиночной стадии у рыб), проявляться в прямом, активном или косвенном воздействии, зависеть от плотности популяции или не испытывать ее влияние, стимулировать важнейшие жизненные процессы или ослаблять их или даже приводить организм к бесплодию и гибели. Внутривидовые отношения включают как зависимости, возникающие в результате действия отбора, и в этом случае они имеют значение видовых приспособлений, объединяющих популяцию в целостное образование, так и процессы, служащие причиной естественного отбора, и тогда эти отношения сами могут оказаться объектами отбора и стать источником эволюционных изменений вида. В процессе эволюции внутривидовые отношения настолько совершенствуются, что приобретают характер хорошо отрегулированных процессов. Вместе с тем они крайне противоречивы. Будучи одним из главных объектов отбора, они представляют собой относительно сбалансированную, стройную систему внутривидовых связей, но так как этот баланс не идеален, то возникают противоречия, ведущие через отбор к изменению сложившихся отношений, т.е. к изменению вида с образованием новых, более соответствующих условиям среды отношений и связей.

Внутривидовые отношения настолько разнообразны по своему характеру, что очень трудно дать им стройную классификацию (рис. 31). Именно поэто-

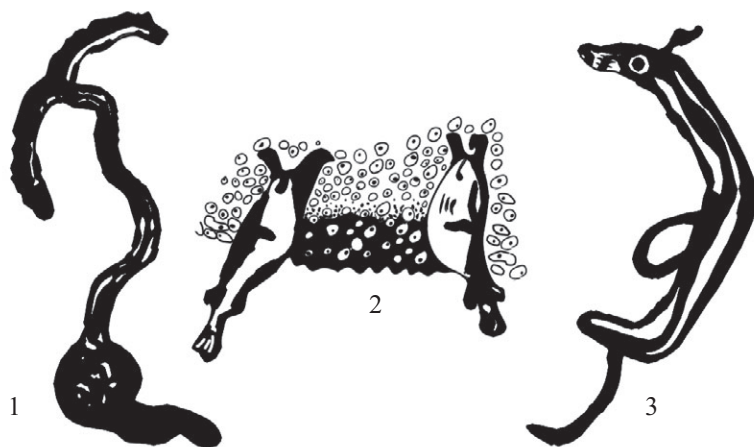


Рис. 31. Паразитирование особей одного пола внутри или на теле другого как одна из форм внутривидовых отношений:

1 — червь-бонеллия (самец живет внутри самки в особом мешковидном расширении нефридия), 2 — глубоководный удильщик (самцы прирастают к телу самки), 3 — кровяная двуустка (самка живет в продольной складке, расположенной на брюшной стороне самца).

му различные авторы трактуют этот вопрос по-разному. Так, Ф.Н. Правдин (1968) предлагает все формы внутривидовых отношений свести к следующим трем группам: «1) взаимоотношения между различными полами, 2) отношения между родительскими и дочерними формами и 3) отношения между особями одного и того же поколения в процессе их индивидуального развития». Другие авторы выделяют, кроме того, внутrigрупповые отношения, в которые вступают между собой отдельные индивиды, и межгрупповые — между естественными группами особей (семьями, стадами, экологическими расами и т.д.). Широко практикуется подразделение внутривидовых отношений, основанное на их характере и результатах. С этой точки зрения различают прямую внутривидовую борьбу, внутривидовую конкуренцию и взаимопомощь (кооперацию). Причем все эти три формы внутривидовых отношений не только нормально встречаются в природе (что в свое время безосновательно оспаривалось Т.Д. Лысенко и его сторонниками¹), но и являются закономерными для существования и развития всех видов растений и животных.

По значению для воспроизведения вида в целом внутривидовые отношения подразделяются на основные и производные (Завадский, 1968).

Основными внутривидовыми отношениями являются все, непосредственно обеспечивающие воспроизведение вида, например, спаривание, насиживание яиц, выкармливание детенышей и др. Основные отношения включают отношения между особями и группами особей разных полов (режимы скрещиваний, избирательность оплодотворения, поиски особи другого пола, турнирные бои самцов, паразитирование самок на самцах и самцов на самках, почкование, формирование гаремов, полигамная структура популяции и т.п.); отношения родительского поколения к потомству, обеспечивающие развитие зародышей и молодняка и снижение их смертности (все формы пассивной и активной заботы о потомстве: гнездо- и норостроительство, инкубация яиц, вынашивание, выкармливание, охрана и тренировка молодняка и т.п.); наконец, отношения между особями или группами особей одного пола и возраста или обоих полов и нескольких возрастов, обеспечивающие сохранение численности популяции (постоянные, сезонные или возрастные агрегации, скучивания, стада, стаи и т.п.). Эти отношения обеспечивают само существование вида, его воспроизведение и поддержание определенного уровня численности всех возрастных групп популяции. Без них существование вида невозможно. Поразительное совершенствование основных внутривидовых отношений в ходе эволюции от простейших до высших животных (например,

¹ Критику высказываний Т.Д. Лысенко о внутривидовых отношениях можно найти в ряде работ [например В.Н. Сукачев (1956), К.М. Завадский (1957)] и в специально посвященном этой проблеме сборнике статей, опубликованном в Ученых записках Томского университета (1956, № 27).

отношения между зародышем и материнским организмом) свидетельствует об огромном значении их для прогрессивной эволюции. Наиболее перспективные формы таких отношений становились, благодаря отбору, достоянием все большего числа потомков и постепенно приобретали значение крупных усовершенствований типа ароморфозов (сумчатость, плацентарность, выкармливание детенышей молоком, птенцовость, покрытосемянность, образование амниона и т.д.).

В процессе развития основных внутривидовых отношений происходило формирование конгруэнций — взаимоприспособлений организмов одного и того же вида, направленных всегда на пользу вида в целом, но далеко не всегда полезных, а часто и просто вредных для жизни отдельной особи. Понятие конгруэнций ввел С.А. Северцов (1951), который с их помощью доказывал целостность вида и давал картину видообразования. Данное понятие конгруэнций расширил К. Петрусевич (1960), сведя их не к пяти (как Северцов), а ко всем формам внутривидовых отношений.

На этой основе К. Петрусевич предложил объективный критерий для разграничения межвидовых и внутривидовых отношений: первые вызывают приспособления (коадаптации), всегда направленные на пользу и виду в целом, и каждой особи в отдельности, тогда как вторые вызывают адаптации (конгруэнции), также полезные для вида, но далеко не всегда — для отдельной особи. Например, рога, как и другие виды турнирного оружия, в основном лишь отягощают самцов, не принося им никакой конкретной пользы (истинным оружием служат копыта), зато вид в целом получает выигрыш в результате полового отбора. Полезен для вида в целом, но губителен для отдельных особей каннибализм, встречающийся у некоторых видов хищных рыб как приспособление, дающее возможность взрослым рыбам использовать недоступный им планктон через собственную молодь. Фактом существования стада пользуются в известной мере все его члены, однако вожака стада, который охраняет его, когда члены стада пасутся или отдыхают, в известной степени от этого страдает.

К производным внутривидовым отношениям относятся все зависимости, которые непосредственно не связаны с обеспечением воспроизводства вида и поддержанием его численности и возникают на базе уже сложившихся основных отношений. Это, например, внутривидовые отношения, складывающиеся в результате роста плотности популяции (откочевки, увеличение смертности молодняка, усиление конкуренции, диспропорция в рождении и выживании особей разного пола и др.), а также на базе оборонительных и пищедобывательных рефлексов или на основе инстинктов самосохранения и защиты корма (охрана индивидуального или семейного участка, реакция агрессии, борьба за корм, некоторые случаи каннибализма и т.п.).

Особо следует сказать об отношениях, связанных с интеграцией индивидов (Завадский, 1968). Имеются в виду такие первичные объединения особей, как семья, выводок, колония, стая, стадо и т.д., где возникают весьма разнообразные, порою очень сложные отношения между особями (Шовен, 1965; Calhoun, 1963; Petruszewicz, 1966). Примером может служить глубокая специализация членов колонии на основе разделения функций и превращение особи в орган колонии у муравьев и пчел, иерархические отношения в стаде обезьян, коллективная добыча пищи в трудное время у хищников (волчья стая), терморегуляционное агрегирование у насекомых, змей и некоторых зимоспящих грызунов, кроуинг-эффект головастики, нахлебничество с элиминацией большинства личинок у медузы-галикклистус, общественное выкармливание молодняка (у обезьян, птиц и других животных), совместная оборона детенышей и беременных самок у стадных копытных, приматов и др., коллективное гнездование колониальных птиц («птичьи базары»), лежбища ластоногих и т.д.

Наконец, весьма существенны для жизни вида конкурентные отношения между особями, направленные на предотвращение перенаселения и в конечном счете на сохранение оптимальной численности популяции. Эти отношения выполняют роль своеобразного регулятора: при критических, в смысле перенаселения, ситуациях у одних видов снижается плодовитость, у других происходит резорбция яиц, у третьих возникает каннибализм, у четвертых начинается усиленная миграция молодняка или взрослых форм, у пятых возрастает смертность, у шестых изменяется структура популяций и т.п. (Christian, 1963; Southern, 1963; Chitty, 1964). У млекопитающих и птиц высокая плотность вызывает снижение размножаемости и элиминацию особей с наибольшей реактивностью (ранимостью) на избыток контактов с другими особями по сравнению с определенной адаптивной нормой. Это явление было названо стрессом (Мандей, 1964).

Конкретное действие механизма регулирования численности заключается в том, что при переуплотнении популяции учащаются встречи, а следовательно, и столкновения особей одного вида и развивается так называемое социально-психологическое давление (перенапряжение центральной нервной системы, шоковая болезнь). Вследствие этого возникают эндокринные адаптивные ответы, выражающиеся в нарушении нормальной деятельности ряда эндокринных желез, в частности гиперфункции надпочечников и гипофиза. В итоге сначала подавляется, а затем полностью прекращается воспроизведение и увеличивается гибель животных (Лэк, 1957; Викторов, 1965; Буров, 1968; Christian, 1963 и др.). Подобные механизмы препятствуют созданию избыточных плотностей населения, но полностью предотвратить их не могут, поэтому в определенных условиях перенаселенность не только может иметь место, но и является вполне обычным, даже закономерным процессом (Завадский, 1957, 1968).

5. Становление систематики и таксономии живых организмов

Завершая раздел о виде, следует особо остановиться на связанных с этой проблемой основных тенденциях развития биологии в XX веке. Описание новых для науки видов животных и растений, начатое еще в XVIII веке, успешно продолжается и сегодня. К началу XX века было описано подавляющее большинство видов наземных позвоночных и некоторых других хорошо заметных животных (например, дневных бабочек). Открытие новых видов млекопитающих происходит и в настоящее время, но рассматривается как научная сенсация. В то же время обнаружение новых видов беспозвоночных до сих пор является рядовым событием. Степень изученности разных групп не одинакова и зачастую определяется совершенствованием новых методов сбора и изучения конкретной группы.

Прогресс в описании мелких беспозвоночных в конце прошлого века в значительной степени определило появление сканирующих микроскопов, а также публикация серийных изданий, касающихся фауны отдельных регионов мира. Издаются также каталоги фауны различных стран всей планеты.

До начала XX века было распространено представление о систематике как о науке, изучающей внешние, подчас случайные и незначительные видовые признаки животных и растений, задачи которой сводятся лишь к описанию, наименованию и классификации для того, чтобы ориентироваться в многообразии органических форм. С конца XIX века главным направлением систематики стало стремление возможно более точно установить и отразить в эволюционной (филогенетической) системе генеалогические отношения, существующие в природе. Первоначально систематики удовлетворялись простейшей схемой таксономических категорий (вид, род, семейство, отряд, класс, тип), но по мере увеличения числа известных видов и совершенствования системы начали вводиться промежуточные категории, такие как подрод, триба, подсемейство, надсемейство, подотряд, подвид и др.

По разным причинам, главным образом из-за недостатка знаний, в системах нередко имела место неправильная оценка родственных отношений разных групп, в частности ошибочное объединение некоторых групп в одну, что придавало системе искусственный характер. По мере накопления знаний такие ошибки постепенно обнаруживаются и исправляются, и система приближается к филогенетической, т.е. естественной и более адекватно отражающей родственные отношения организмов, объективно существующие в природе. Во второй половине XX века наряду с морфологическими признаками начали использоваться данные биохимии, а потом и молекулярной биологии,

включая и генетику. Сравнительное изучение структуры важнейших белков (гемоглобинов, цитохромов) у разных групп, электрофорез белков, гибридизация ДНК, использование генетических маркеров позволяют дополнять систематическую характеристику и более объективно оценивать взаимоотношения групп.

С середины XX века неоднократно предпринимались попытки объективизации построения системы с помощью математических приемов. Одно время была популярна *нумерическая таксономия* (Снет, 1957; Смирнов, 1960; Сокал, 1962) — оценка степени близости видов на основе математического анализа комплекса диагностических признаков. Не менее популярным в 1960-е годы оказался и *кладизм* В. Хенинга (1950) — выявление древних (плезиоморфных) и новоприобретенных (апоморфных) признаков видов или таксонов надвидового ранга, определение точек ветвления и построение филогенетических деревьев. В последние годы на Западе особой популярностью пользуется *компьютерный кладизм* — построение филогенетических деревьев на основе анализа комплекса признаков при помощи специальных компьютерных программ (Hening86, PAUP).

Тем не менее трудно назвать эти методы абсолютно объективными, поскольку выбор признаков, по которым ведется анализ, определяется самим исследователем. Кроме того, эти методы рассматривают все признаки как равноценные, тогда как в действительности это не так. В результате во многих случаях построенные «филогенетические деревья» на самом деле характеризуют не родство, а степень сходства по признакам, выбранным авторами. Как справедливо заметил известный отечественный зоолог В.Г. Гептнер, «создание макросистемы требует обширных знаний в разных областях, обостренного чувства меры и соотносительности — всего того, что искони называется “духом систематика” и дается большим опытом и школой».

Важнейшее значение для развития систематики живых организмов имело и постепенное формирование современной концепции вида как главной структурной единицы системы. И хотя Ч. Дарвин и предложил механизм формирования дискретности видов путем дизруптивного отбора, систематики конца XIX – начала XX века не обратили на это должного внимания. Гораздо больший интерес привлекло его неправильное, но для своего времени естественное высказывание о якобы отсутствии принципиальной разницы между видом и разновидностью и, соответственно, несуществовании четких границ между видами. Фактически произошло возрождение номиналистической концепции Ламарка.

Отсутствие четких критериев вида привело к тому, что к первой четверти XX века система низших таксонов стала очень размытой. В некоторых группах любые локальные формы описывались как виды, в других, напротив, проис-

ходило укрупнение. В качестве *вида* стали рассматриваться группы близкородственных видов, которые в свою очередь как *подвиды* (расы) или *варианты* (морфы, абберрации). В результате в систематике появились понятия *мелкие виды* — жорданоны (по имени французского ботаника А. Жордана) и *большие виды* — линнеоны (по имени Линнея), а среди последних стали различать монотипические и политипические виды, состоящие из ряда подвидов. Широко распространилась квадринарная номенклатура (род, вид, подвид, вариеет).

Классический период в развитии систематики завершила работа русского энтомолога **Андрея Петровича Семёнова-Тян-Шанского** (1866–1942) «Таксономические границы вида и его подразделений» (1910), в которой он обосновал *политипическую концепцию вида* (рис. 32). Согласно этой концепции, вид неоднороден и состоит из более мелких структурных единиц.

Дальнейшее развитие эта концепция получила в знаменитой работе **Николая Ивановича Вавилова** (1887–1943) (рис. 33) «Линнеевский вид как система» (1931), где он дал определение виду как обособленной сложной подвижной морфофизиологической системе, связанной в своем генезисе с определенной средой и ареалом. Вид стал рассматриваться уже не как монолитная единица, а как некая сложная система, отграниченная от других аналогичных биологических систем, а внутривидовая изменчивость — как приспособление вида к меняющимся условиям среды.

С 1930-х годов начался синтез генетики с эволюционным учением и стало раз-



Рис. 32. Андрей Петрович Семёнов-Тян-Шанский.



Рис. 33. Николай Иванович Вавилов.

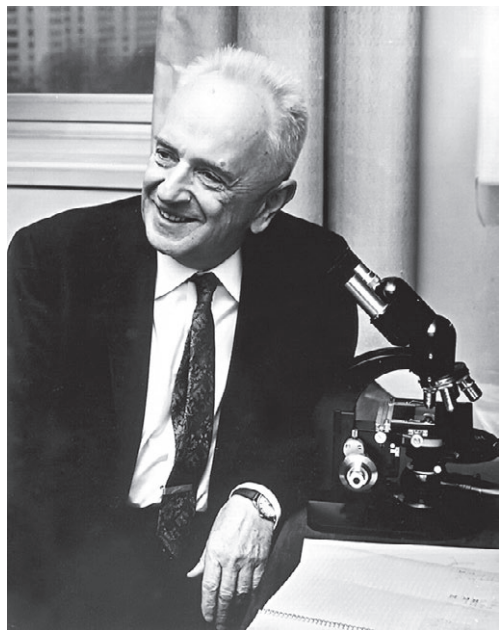


Рис. 34. Феодосий Григорьевич Добжанский.

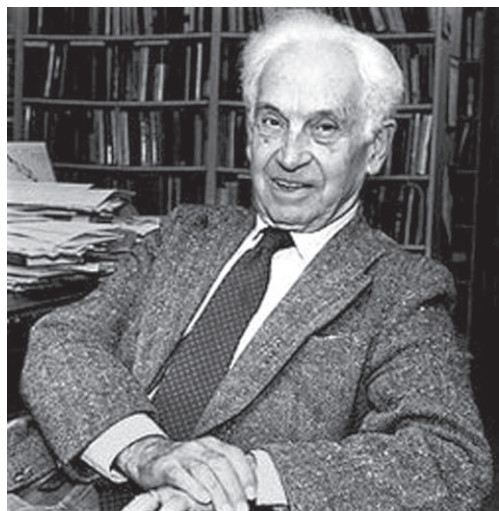


Рис. 35. Эрнст Майр.

виваться учение о микроэволюции как совокупности пусковых механизмов эволюции и видообразования. Это привело к пересмотру основных определений и концепций в систематике низших таксонов.

Важнейшим шагом в развитии теории вида стала опубликованная в 1937 г. на английском языке работа советского, а с 1927 г. — американского генетика **Феодосия Григорьевича Добжанского** (1890–1975) «Генетика и происхождение видов» (рис. 34), определившая вид как генетически замкнутую систему. В 1956 г. вышла статья американских зоологов В. Брауна и Э. Вильсона «Смещение признаков» («Character displacement»), в которой авторы привели многочисленные факты того, что близкие виды с перекрывающимися ареалами могут быть очень сходными в тех частях ареала, где они не встречаются вместе. Однако эти же виды дискретно отличаются в зоне совместного обитания. Эта работа послужила толчком к формированию биологической концепции вида, окончательно оформленной в работе **Эрнста Майра** (1904–2005) «Зоологический вид и эволюция» (1963) (рис. 35). Согласно этой концепции, основным критерием вида является полная репродуктивная изоляция в природных условиях (некоторые абсолют-

но изолированные в природе виды могут скрещиваться в искусственных условиях). Несмотря на существенный прогресс в понимании сущности вида, биологическая концепция имела ряд недостатков. В частности она оказалась

неприменима для агамных (размножающихся бесполовым путем) видов и пространственно изолированных популяций.

Одним из следствий разработки концепций вида стало изменение представлений о числе видов, составляющих разные группы животных. Большое число видов, которые ранее считались вполне самостоятельными, оказались лишь подвидами и вошли в состав политипических видов. Это привело к тому, что некоторые группы, несмотря на открытие новых видов, стали включать меньшее число видов, чем признавали ранее. Так, вместо 18–20 тыс. видов птиц (1914 г.) приняли всего около 8600 (1955 г.), вместо 6000 видов млекопитающих — около 3500 (1953 г.). В других случаях, например во многих группах насекомых, картина оказалась обратной. Формы, описанные вначале как подвиды или вариететы, на самом деле оказались видами. В 1958 г. на XV Международном зоологическом конгрессе был принят современный «Международный кодекс зоологической номенклатуры», установивший строгие правила описания видов и других таксономических категорий.

С середины XX века наряду с внешней морфологией систематики начал использовать и более тонкие признаки. Изучение строения хромосомного аппарата клетки привело к развитию *кариосистематики*. В результате было показано существование **видов-двойников**, а некоторые формы, которые по уровню их фенотипических отличий считали подвидами или морфами, были признаны самостоятельными видами (например, серые полевки *Microtus arvalis* и *M. subarvalis*). Начали использоваться данные биохимии (*хемосистематика*) и молекулярной биологии (*геносистематика*). В последние годы также стали использоваться этологические признаки, в частности инстинктивные звуковые сигналы при брачном поведении, которые иногда оказываются более характерными признаками видов, чем морфологические.

В настоящее время в результате исследований многих биологов сформировалась синтетическая концепция вида, согласно которой критериями вида признаются дискретность по полигенным фенотипическим признакам, репродуктивная изоляция, а также экологические, этологические, физиологические, биохимические, генетические, географические и некоторые другие особенности.

Глава V. Микроэволюционный процесс и пути видообразования

Согласно современным представлениям, видообразование складывается из двух сменяющих друг друга процессов: приспособительного формообразования — обособления географических рас и популяций (микроэволюция) и собственно видообразования — переход генетически открытых систем в генетически закрытые в связи с географической, экологической или иной изоляцией (начальный этап макроэволюции). При этом элементарным эволюционным явлением признается устойчивое, длительное и направленное изменение генотипического состава популяции (Тимофеев-Ресовский, 1958). Благодаря действию естественного отбора, такое изменение обычно является, образно говоря, «квантом» адаптивной перестройки популяции (Завадский, 1965). Объектом элементарных эволюционных явлений служат, таким образом, популяции, а не отдельные особи или целые виды.

В настоящее время можно считать полностью доказанным тот факт, что основную массу элементарного эволюционного материала представляют хорошо известные теперь по природе и свойствам различные формы мутаций, а также популяционные волны и генетико-автоматические процессы («дрейф генов»), затрагивающие признаки, временно не контролируемые отбором.

При этом запас наследственной изменчивости (разнообразие генофонда) в популяции определяется не только темпом и объемом мутационного процесса, но и бесконечной комбинаторикой разных генов, происходящей в связи с половым процессом. Таким образом, мутационная и комбинативная изменчивость открывают практически неисчерпаемые возможности наследственной изменчивости.

Будучи по своей природе статистическим и ненаправленным, естественный мутационный процесс не может рассматриваться как направляющий фактор эволюции. Таковым является естественный отбор, представление о котором составляет центральное звено всего эволюционного учения. При этом естественный отбор — не только элиминирующий (устраняющий), но и творческий фактор. Творческая роль естественного отбора заключается в том, что посредством элиминации одних форм он приводит к образованию совершенно новых форм жизни и объективно определяет направление всех возникающих адаптаций, выбирая из разнообразного материала именно тот, который приводит к биологическому совершенствованию в данных условиях существования.

1. Микроэволюция

В основе современных представлений о видообразовании лежит эволюционная теория Ч. Дарвина (дивергентное формирование видов путем обособления разновидностей, естественного отбора и изоляции). Однако за почти 150 лет своего существования эта теория претерпела значительные изменения, и прежде всего в свете достижений современной генетики и новых взглядов на начальный и конечный этапы дивергентного процесса.

Как уже указывалось, процесс видообразования начинается с микроэволюции, протекающей на уровне популяции. Под микроэволюцией понимают идущий внутри вида процесс адаптивных эволюционных преобразований популяций, приводящий к дифференциации вида, т.е. распадению его на группировки разного ранга. Все направленные отбором адаптивные изменения — сдвиг количественного баланса форм в полиморфной популяции, образование новой морфобиологической группы и экоэлемента, изменение или возникновение новых популяций, локальных экотипов, физиологических рас, географических подвидов и т.д., если они протекают в пределах вида или популяции, рассматриваются как микроэволюция (Завадский, 1965, 1968). Процессы микроэволюции далеко не всегда завершаются видообразованием. Некоторые из этих адаптивных преобразований, например увеличение полиморфизма популяции, как правило, не ведут к возникновению новых видов, а лишь несколько изменяют ранее существующий вид. Другие же при определенных условиях могут выйти за рамки вида, и тогда возникает процесс видообразования.

«Вся совокупность внешних и внутренних факторов, по-разному проявляющихся в тех или иных экологических условиях, приводит к тому, что в каждой популяции создаются свои предпосылки к возможной дифференциации вида. В то же время различными оказываются и факторы естественного отбора в разных популяциях, а следовательно, специфично проявляется и его стабилизирующее действие. Чем сильнее отличаются условия среды, тем сильнее будет отклоняться перестройка фенотипических особенностей индивидуумов, входящих в состав популяции. Под покровом нового фенотипа начинается специфическая перестройка их генотипических особенностей, в которой большую роль будут играть новые мутационные изменения и комбинативная изменчивость» (Правдин, 1968, с. 322).

Хорошим примером типичного микроэволюционного процесса, идущего в популяциях и приводящего к образованию новых экологических рас, служит явление «индустриального меланизма» европейских бабочек (березовой пяденицы и др.), обитающих вблизи крупных промышленных центров Англии и других стран Западной Европы (рис. 36). В связи с загрязнением среды и



Рис. 36. Размещение светлых (1) и темных (2) форм березовой пяденицы *Biston betularia* на территории Англии (Сковрон, 1965).

Черная часть круга обозначает количество черных форм, белая — светлых форм. На карте нанесены промышленные центры, из которых западные ветры переносят сажу в восточные сельскохозяйственные районы.

потемнением коры деревьев ранее покровительственно окрашенные светлые бабочки стали подвергаться интенсивному уничтожению птицами, и отбор в течение многих поколений преобразил светлых бабочек в темных. В сельских же районах направление отбора оставалось прежним, поэтому здесь сохранилась светлая форма бабочки. Налицо экологическая дивергенция, приводящая к образованию двух экологических рас. Широко известен другой пример — возникновение ДДТ-устойчивых рас и форм насекомых-вредителей, которое происходит также под влиянием естественного отбора. Такого же рода процесс протекает и при формировании географических рас.

2. Образование новых видов

Как бы ни были разнообразны формы видообразования, в основе их лежат общие закономерности — процесс эволюционного преобразования популяции или группы популяций, т.е. приспособительная трансформация популяций, осуществляемая естественным отбором. Сущность видообразования

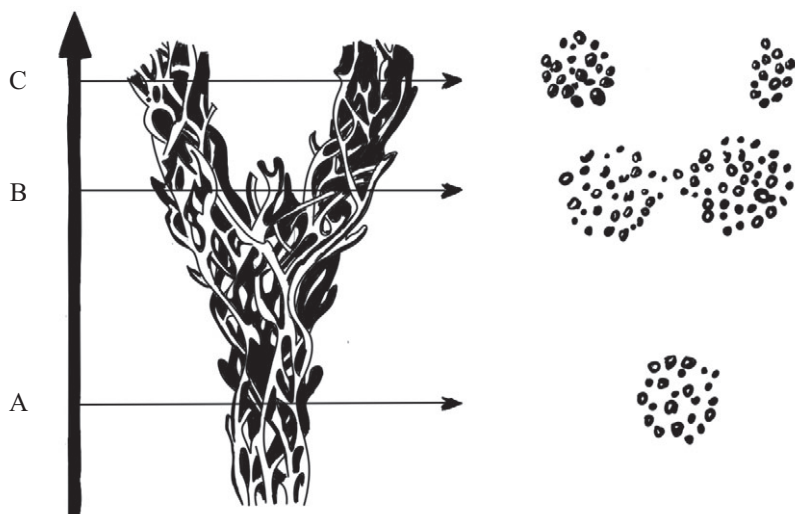


Рис. 37. Схема видообразования (Dobzhansky, 1951).

Каждая веточка представляет одну популяцию. Отдельные ответвления, соединяющие ветви, обозначают обмен генов между популяциями, которые не изолированы генеративно друг от друга. До уровня, обозначенного линией А, все популяции этого вида генеративно мало дифференцированы. В промежутке между линиями А и В совокупность популяций начинает разделяться на две группы, представляющие две возникающие географические расы. На уровне линии С монолитный в начале вид разделяется на два отдельных генеративно изолированных друг от друга вида.

состоит в том, что преобразуемые популяции приобретают все большую самостоятельность и устойчивость. Следовательно, образование нового вида представляет собой процесс, завершающий микроэволюционную дифференциацию ранее существовавшего вида (рис. 37). Что же касается причин видообразования, то они могут быть различными. В одних случаях исходный вид сохраняется в пределах старого ареала, но существенным образом меняются условия его существования, а это ведет к изменению направления отбора и в конечном счете — к образованию новой формы. В других случаях изменение условий существования исходного вида связано с заселением им новой территории, неоднородной в смысле природных условий.

В этих общих рамках существует несколько способов видообразования, различающихся по причинам, их обуславливающим, по характеру исходного материала, по темпам процесса.

Первым из этих способов является *географическое видообразование* — образование нового вида путем формирования и обособления географических рас. Этот процесс связан с изменением ареала исходного вида, который

или расширяет область своего распространения, занимая новую территорию, или ареал расчленяется под влиянием возникновения физических преград, что ведет к изоляции отдельных популяций. И в том и в другом случае пути к образованию нового вида лежат через возникновение новых подвидов (географических рас). В конечном итоге это процесс расселения и приспособления популяции к условиям окружающей среды с образованием популяций, размножающихся «внутри себя» вследствие удаленности других популяций или же из-за изолирующего влияния достаточно широких полос непригодных местообитаний. Приспособление таких популяций к специфическим условиям среды и фактическая их полуизоляция от других групп популяций приводит к постепенному формированию географических рас. В дальнейшем географическое обособление этих рас может усилиться (например, вымирание популяций на промежуточных территориях в ледниковый период или из-за вытеснения одних сообществ новыми сообществами). Наступает полная изоляция географических рас и каждая из них образует замкнутую племенную общность, размножающуюся внутри себя (рис. 38).

Наконец, между такими расами иногда может возникнуть и столь большое генетико-физиологическое несоответствие, что если впоследствии они вновь поселяются на одной территории (кольцевые ареалы, например), то оказы-

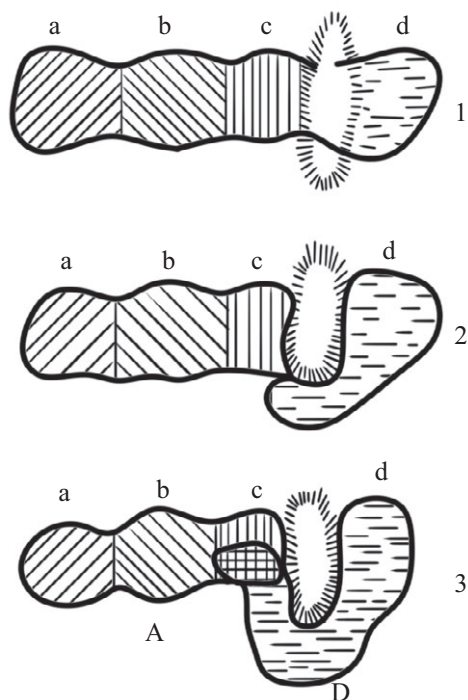


Рис. 38. Роль географической изоляции в видообразовании:

1, 2 — начальные этапы видообразования: вид А разделен на 4 подвиды, один из которых (d) отделен горным хребтом от других подвидов (a, b, c); 3 — обойдя горный хребет с юга, форма d вновь сближается с формой c, но, так как они не скрещиваются, мы считаем их отдельными видами А и D.

ваются уже неспособными к скрещиванию или дают стерильное потомство (Завадский, 1968). Таким образом, географическое видообразование надо рассматривать как процесс приспособления к новым климатическим или биоценотическим условиям (или к тем и другим одновременно). В простейшем случае этот процесс можно представить следующим образом.

Предположим, какой-то вид занимает огромные пространства, различные в смысле природных условий, например, территорию, вытянутую с севера на юг. В результате этого в северных районах естественный отбор будет идти в ином направлении, чем на юге, и между северной и южной популяциями возникнут микроэволюционные изменения, вызванные появлением новых генов в результате мутаций и их отбора. Пока существует связь популяций, т.е. пока происходит обмен генами, не существует условий для того, чтобы генетические различия могли привести к преобразованию двух географических рас в два разных вида, генетически полностью изолированных друг от друга. Если же между этими популяциями возник изолирующий барьер и обмена генов не происходит, то генетические различия рас углубляются и вид распадается на два новых. В дальнейшем два новых вида могут оказаться на одной территории, но генеративная изоляция не дает им смешиваться (рис. 38).

Помимо фрагментации ареала материнского вида (сначала широкое расселение, а впоследствии постепенное преобразование его популяций и фрагментация ареала материнского вида с разделением последнего на несколько дочерних молодых видов), географическое видообразование может происходить в процессе миграции, т.е. по мере самого расселения. В этом случае большое значение для видообразования имеют процессы преобразования популяций, расположенных на границах ареала вида (экспансия и связанные с нею процессы формообразования).

Вторым способом видообразования является возникновение новых видов путем формирования экотипов (экологических рас) и их последующее обособление — *экологическое видообразование*. Этот процесс в общем близок к описанному выше, но если при географическом видообразовании дивергенция вызывается изменением ареала исходной формы, то при экологическом видообразовании она происходит в результате занятия потомками новых типов местообитаний в пределах старого ареала.

Начавшаяся с формирования экотипов дивергенция приводит к обособлению викарирующих видов, обитающих в одной географической точке, но связанных с различными биоценозами (биотопами, стациями и т.д.).

Наряду с географическим и экологическим способами видообразования (иногда их объединяют вместе, называя *аллопатрическим*), для которых характерно наличие территориальной разобщенности эволюирующих групп, некоторые авторы настаивают на возможности *симпатрического видообразо-*

вания, специфической чертой которого является сосуществование формирующегося вида с исходным в одном местообитании в рамках одной популяции. Не вдаваясь в дискуссию¹, заметим, что если такой способ видообразования и существует (что нельзя считать доказанным), то, во всяком случае, он имеет весьма ограниченное распространение.

Четвертым типом видообразования является *гибридогенный способ* — образование нового вида путем отдаленной (межвидовой и межродовой) гибридизации. В результате гибридизации иногда возникают растения — амфиплоиды со сбалансированным генотипом, константные, вполне жизнеспособные, при скрещивании между собой стойко воспроизводящие свой тип, а при попытках скрещивания с обеими родительскими формами обнаруживающие полную стерильность. Если возникшая форма оказывается при этом приспособленной к среде и конкурентоспособной, то последуют ее расселение, формирование популяций и т.д.

3. Изоляция и ее формы

В процессе видообразования большое значение имеет возникновение различных форм изоляции. Под этим термином понимается такое обособление отдельных индивидов, внутривидовых групп, популяций, видов или же целых фаун и флор, которое препятствует тем или иным взаимодействиям, их скрещиванию, конкуренции и т.д. с другими такими же группами. Без изоляции видообразование практически невозможно, а следовательно, невозможно и само существование видов, лишенных изолирующих механизмов. Э. Майр (1968, с. 84) по этому поводу пишет: «Механизмы, которые репродуктивно изолируют один вид от других, вероятно, следует считать наиболее важной чертой вида, поскольку они уже по самому определению служат видовыми критериями».

В зависимости от причин, вызывающих изоляцию, К.М. Завадский (1968) предлагал делить ее на пространственную (физико-географическую и локально-экологическую), временную (хроноэкологическую — например, изменение сроков размножения) и репродуктивную (половую или физиологическую), Н.В. Тимофеев-Ресовский (1958) — на территориальную и биологическую, подразделяя последнюю на экологическую, микрогеографическую (биологическую) и генетическую. Ряд авторов насчитывают еще большее число форм изоляции: помимо названных выше, например, еще и

¹ Подробное обсуждение доводов за и против симпатрического видообразования можно найти у Э. Майра (1968, с. 359–384), А. Кэйна (1958, с. 216–232), Ю.М. Оленова (1961, с. 91–131) и К.М. Завадского (1968, с. 326–333).

репродуктивную, сезонную, этологическую, психическую, физиологическую и миксиологическую, при которой оплодотворение протекает нормально, но потомство стерильно (Bouillon, 1959). При этом в каждую из названных форм изоляции авторы произвольно включают то одни и те же, а то и совсем разные механизмы, в том числе и явления, перекрывающие друг друга.

Пытаясь примирить разные, подчас взаимоисключающие мнения, К.М. Завадский (1968) предлагает дифференцировать формы изоляции по степени обособления и различать на этой основе полную и неполную изоляцию (полу-изоляцию). При полной изоляции прекращаются обмены гаметам, взаимная миграция, заносы спор и семян и другие формы взаимодействия между группами. Если число межгрупповых взаимодействий близко к числу внутригрупповых, то состояние полуизоляции исчезает и группы сливаются воедино, а при снижении их числа степень изоляции возрастает. Неполную изоляцию следует, в свою очередь, разделять на периодическую и хроническую. При пульсациях численности (резких ее перепадах типа «популяционных волн» — смене высоких подъемов периодами депрессии численности) происходит чередование фаз неравномерного, мозаичного распределения организмов и обособление (временной изоляции) отдельных группировок (функционирующих нередко как так называемые «резерваты» вида) с фазами дисперсного размещения населения и слияния временных внутривидовых группировок в одну большую популяцию (в период пиков численности). Хроническая полуизоляция возникает при всех типах барьеров, но при условии, если длительное время преобладают межгрупповые взаимодействия. Таким образом, в отличие от суперпопуляций, по-видимому довольно инертных в эволюционном отношении, большие полуизолированные комплексы популяций в структурном отношении являются весьма перспективными для эволюции. Такая структура способствует оптимальному сочетанию универсальных адаптаций общего значения, распространяющихся по всей расе, с частными адаптациями, локализованными в отдельных популяциях. В эту концепцию вполне укладывается позиция К. Уайта, подчеркивавшего различное значение оседлости и кочевого (номадного) образа жизни для расообразования: препятствуя изоляции, номадизм замедляет микроэволюцию, тогда как оседлость, напротив, ведет к явному ее оживлению.

Вопрос о значении разных форм изоляции для видообразования был поставлен еще со времен Ч. Дарвина и А. Уоллеса, но до сих пор остается дискуссионным. Некоторые авторы рассматривают изоляцию как самостоятельный и достаточно важный фактор эволюции, действующий наряду или только при вспомогательном участии отбора (Райт, Майр и др.). При этом одни выделяют роль миграций (Майр, Кэйн, Лэк), другие — роль случайных генетических дифференцировок в мелких популяциях при пульсациях численно-

сти (Райт, Симпсон и др.). Однако правильнее, наверное, считать изоляцию не самостоятельным фактором видообразования, а одной из движущих сил (факторов) естественного отбора (Шмальгаузен, 1946; Завадский, 1968; Оленов, 1961 и др.). Тем не менее некоторая степень пространственной изоляции, как полагает, например, Э. Майр (Mayr, 1963), «является необходимой предпосылкой для видообразования».

Переходим теперь к непосредственному и более подробному рассмотрению некоторых наиболее распространенных форм изоляции.

Пространственная (физико-географическая и локально-экологическая) изоляция. Заключается в пространственной разобщенности ареалов аллопатрических видов, возникающей в результате непригодности территорий для жизни, непреодолимости их для миграций и больших расстояний между частями одной широко расселенной популяции (т.е. из-за расстояния как такового). Физико-географическими преградами могут быть хребты, крупные пресноводные водоемы и моря, пустыни, леса и т.п. — для наземной фауны (рис. 39), материки и перешейки — для водных организмов. Под локально



Рис. 39. Изоляция и видообразование у древолазов *Climacterus picumnus*, обитающих в саваннах Австралии (Кист, 1961).

С каждой из главных областей саванных лесов связана особая форма. В результате вторичного расширения ареала *C. melanuta* на севере образовалась область, в которой этот вид симпатричен с *C. picumnus*. Короткими толстыми стрелками указаны преграды, препятствующие расселению; все — засушливые области, лишенные подходящих для древолазов биотопов. Более длинные стрелки на континенте указывают вторичное расширение ареала.

экологическим барьером понимают в основном мало подходящие для жизни места обитания — биотопическое разделение. В этом случае препятствием для скрещивания двух популяций могут быть пространственно маловыраженные (дюны, поймы, рощицы и т.п.), непригодные из-за отсутствия пищи, подходящих мест для размножения и пр. или биологически непроницаемые в связи с наличием врагов, конкурентов и т.д. биоценозы, а также неблагоприятные физико-химические показатели среды: температура, влажность, соленость, химический состав, pH и пр. При этом оценивать истинное значение того или иного изолирующего фактора следует только по отношению к конкретному виду. Для одних форм даже маленькая речушка или прогалина является непреодолимым барьером, а для других и океан — не преграда. Все дело в том, насколько подвижен и эврибионтен данный вид. Например, для многих наземных птиц даже ничтожный водный рубеж, как это ни парадоксально, подчас может оказаться серьезной преградой. Именно в этом, в частности, видят причину удивительного островного эндемизма ряда видов птиц на Галапагосском архипелаге (Лэк, 1957) и в Полинезии (Майр, 1947). У многих растений, при всех широких возможностях расселения в обычных условиях, изолирующим фактором может оказаться и небольшая полоса (например, массив растений другого вида), препятствующая каким-либо образом перелету насекомых-опылителей или даже переносу пыльцы. Особым изолирующим фактором служат и сами насекомые-опылители, обладающие высокой избирательностью. По меткому выражению К.М. Завадского (1968, с. 349), «один вид не способен преодолеть “экологическое сопротивление” биоценоза, который оказывается непроницаемым барьером, а другой вид легко преодолевает эту преграду».

Существуют настолько подвижные и эврибионтные виды, что изолирующим фактором для них могут служить лишь океаны и очень сильные изменения климата. Примерами могут служить сибирский шелкопряд, австралийский червец, бабочка-репница, колорадский жук, фитофтора и др. (Элтон, 1960). Особой формой пространственной изоляции является и влияние расстояния как такового, не связанное с территориальной прерывистостью популяций, а просто с отсутствием необходимости путешествовать и покидать свое местообитание.

Временная (хроно-экологическая, или сезонная) изоляция. Включает изменения сроков размножения, брачного периода, течки и т.д. или даже цикла жизни, препятствующие скрещиванию и устраняющие конкурентные отношения. Возникает этот изоляционный механизм либо путем обособления крайних фенотипов внутри единой полиморфной популяции (при элиминации промежуточных фенотипов), что приводит, в конце концов, к образованию обособленной сезонной, а затем и географической расы, в результате преоб-

разования полиморфной популяции в мономорфные, развивающиеся из различных фенотипов, либо вследствие изменения сроков размножения у близких экологических или географических рас, ранее бывших мономорфными по срокам размножения (Завадский, 1968). Примером хроно-экологической изоляции может служить нескрещиваемость рыжего и малого лесных муравьев, прудовой и озерной лягушек, озимой и яровой рас рыб и целого ряда других симпатрических видовых или расовых пар (Майр, 1968). Во всех этих случаях причина обособленности и нескрещиваемости форм — несовпадение периодов размножения. Хроно-экологическая изоляция может возникать тремя путями. Во-первых, путем обособления крайних фенотипов внутри единой полиморфной популяции, во-вторых, в результате преобразования такой популяции в мономорфные, развивающиеся из различных фенотипов, наконец, в-третьих, вследствие изменения сроков размножения у близких экологических или географических рас, ранее отличавшихся по этому признаку мономорфностью. Это часто происходит как приспособление к новым экологическим особенностям нового местообитания.

Этологическая (поведенческая) изоляция. Этологические изолирующие механизмы — это преграды к спариванию, обусловленные несовместимостью поведения самцов и самок разных видов (Майр, 1968). Основаны они на том, что самцы каждого вида характеризуются специфическим типом ухаживания или демонстрационного поведения, которые способна воспринимать самка только данного вида. Изучение ухаживания у животных показало, что оно состоит в обмене специфическими раздражителями между самцом и самкой, продолжающемся до тех пор, пока оба партнера не достигнут такого состояния физиологической готовности, при котором осуществляется успешная копуляция (Tembrock, 1964; Tinbergen, 1951; Spieth, 1958). Между самцом и самкой разных видов такая этологическая гармония, а следовательно, и копуляция невозможны.

При этом изолирующая роль полового поведения присуща не только птицам и млекопитающим, но и амфибиям и даже многим насекомым. Так, у австралийской квакши половая изоляция симпатрических популяций основана на резких различиях брачного крика (по числу импульсов, продолжительности крика, доминантной частоте), который является изолирующим механизмом у многих близких видов бесхвостых амфибий. Как показали наблюдения за птицами, выполненные в Юго-Восточной Азии Э. Майром (1968), при полной половой изоляции близкие виды пернатых могут быть строго симпатрическими, даже заселяя один и тот же охотничий участок и ведя идентичный образ жизни.

Известно, что многие межвидовые и межродовые гибриды низших и высших позвоночных, изредка возникая, так и не удерживаются в популяциях, так

как элиминируются или поглощаются при повторных обратных скрещиваниях (заяц-беляк с русаком, виды мышей и других мелких грызунов, волк с шакалом, глухарь с тетеревом и многие другие виды птиц, симпатрические виды ужей и других змей, а также тритонов, жаб, различных видов рыб и т.п.).

Репродуктивная (половая) изоляция. Препятствует обмену генами и выражается в физиолого-генетическом несоответствии гамет. В своей крайней форме (полного бесплодия) встречается у близкородственных, сходных по экологии и ритмам размножения видов, живущих в одном и том же или в территориально смежных биоценозах. У столь же родственных видов, но изолированных пространственно-экологическими и временными барьерами, полного бесплодия, как правило, не возникает, а иногда наблюдается даже хорошая плодовитость межвидовых гибридов, правда, при понижении их адаптивности и жизнеспособности. Обычно репродуктивная изоляция возникает из-за несоответствия в анатомо-морфологических особенностях половых аппаратов (частично мы уже касались этого вопроса в разделе «Изоляция и ее формы»), психофизиологических различий (см. раздел «Этологическая изоляция») и несовместимости генетических систем. К репродуктивной изоляции следует отнести также и переход к бесполому размножению (апомиксис у растений и др.). Такая форма изоляции может служить как абсолютным, так и относительным барьером. В этой связи достаточно показательно обнаружение у изученных организмов всех степеней несовместимости от свободной скрещиваемости при едва заметном понижении жизнеспособности или плодовитости потомства, случая «полувида» с облигатной стерильностью у рождающихся потомков и, наконец, до полной нескрещиваемости форм. Полное бесплодие обычно развивается у близкородственных видов, живущих в одном и том же или в территориально смежных биоценозах, сходных по своей экологии и ритмам размножения. Как подчеркивает Р. Хайнд (Hinde, 1959), обязательным условием отбора на нескрещиваемость у симпатрических популяций позвоночных животных является несколько пониженная адаптивность и жизнеспособность межпопуляционных гибридов, а одним из распространенных механизмов отбора — выработка и закрепление специфических стереотипов полового поведения.

Причиной изоляции, помимо общеизвестной генетической и хромосомной несовместимости, может явиться затрудненность или невозможность самого спаривания, возникающая из-за несоответствия в строении половых органов (так называемая «механическая изоляция»). Различия в строении копулятивных аппаратов, препятствующие спариванию с представителями других видов и служащие весьма эффективным изолирующим механизмом, обнаружены, в частности, у многих насекомых, пауков, некоторых рыб, землероек, мышевидных грызунов и т.д. Отличия в строении копулятивных аппаратов

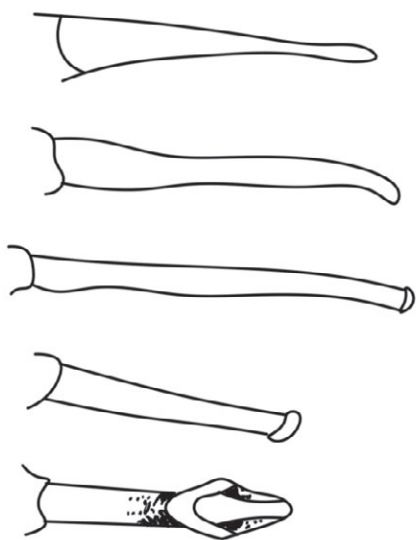


Рис. 40. Гениталии самцов близких видов землероек-бурозубок (род *Sorex*) (Долгов, Лукьянова, 1966). Различное строение копулятивных органов препятствует межвидовому скрещиванию и служит для механической изоляции.

бывают настолько значительны, что дают возможность использовать данный признак в качестве диагностического (рис. 40).

По своему происхождению репродуктивная несовместимость может быть трех родов (Завадский, 1968). Во-первых, быть косвенным (коррелятивным) следствием общих различий, возникших в процессе преобразования популяции. При формировании географических или экологических рас даже продолжительная фактическая изоляция может и не приводить к их репродуктивной несовместимости, в том числе и потому, что она им не нужна, поскольку они уже и так изолированы пространственно (географически). В таких случаях репродуктивная изоляция не является ни причиной, ни следствием формирования и обособления рас, а возникает как одно из побочных следствий адаптивной радиации.

Во-вторых, репродуктивная изоляция может быть результатом прямого отбора. При этом отбор на нескрещиваемость возможен только в отсутствии других барьеров (т.е. у симпатрических форм). Действуя внутри полиморфных популяций, он отгораживает более адаптивные формы от менее адаптивных. При этом могут быть использованы различные механизмы: сдвиг времени созревания половых продуктов, изменения рефлекторных реакций на представителя противоположного пола, изменение копулятивного аппарата и пр.

И, наконец, в-третьих, репродуктивная несовместимость может быть продуктом геномных преобразований, тератогенеза и т.п. (Завадский, 1968). Впрочем, как уже указывалось, в этом случае половая изоляция новой видовой формы является исходным моментом («стартовым условием»), а не итогом более или менее длительных процессов.

Вместе с тем нельзя забывать и о том, что признание специфической эволюционной роли изоляции неразрывно связано и с формированием самой концепции представления о «биологическом виде» (Мина, 1971).

Глава VI. Теории направленной эволюции и эволюционный прогресс

1. Краткий экскурс в историю вопроса

Представления о внутренней направленности эволюции, идеи общего прогресса в развитии органического мира появились еще задолго до Чарльза Дарвина. В более или менее стройной форме они были высказаны Шарлем Боннэ в сочинении «Созерцание природы» (1764). Боннэ предложил классифицировать живые объекты в виде лестницы, на нижних ступенях которой находились камни, дальше шли кораллы, затем растения, животные, человек, ангелы и архангелы. Однако взгляды Боннэ отнюдь не были эволюционными. Во-первых, «лестница существ» рассматривалась самим автором как результат деятельности Творца, преследовавшего цель создать некий «табель о рангах», а не как результат прогрессивной эволюции (в нее Боннэ не верил). Во-вторых, нарисованный в виде лестницы прогресс выглядит упрощенно, прямолинейно, как непрерывная смена ступеней. Между тем невозможно в одну шеренгу, в одномерную последовательность уложить все разнообразие форм живой природы.

Это понимал и Жан Батист Ламарк, один из первых биологов, создавший в начале XIX века стройное учение о прогрессе, которое выгодно отличалось от представлений Боннэ признанием нескольких линий прогрессивного развития. Согласно сформулированному Ламарком закону градаций, в каждом организме заложено особое «стремление к самоусовершенствованию» (прогрессу), которое и обуславливает направленность эволюции от простого к сложному. Это внутреннее стремление (I принцип градации, или эволюции) приходит в противоречие с необходимостью приспосабливаться к окружающим условиям, которые могут тормозить прогрессивное развитие (принцип нарушения градации, или II принцип эволюции). По Ламарку, причиной прогрессивного развития живой природы является сила, свойственная самой жизни и непрерывно стремящаяся к усложнению организации. Этой определяющей эволюцию живых организмов силе в известной мере противодействует изменяющаяся причина, которая проявляется, прежде всего, во влиянии условий окружающей среды, обуславливающим деформацию постепенного и прямолинейного хода усовершенствования организации животных.

Дуалистическое противопоставление причин прогрессивного развития и филогенетического приспособления выглядит у Ламарка так (цит. по изд. 1955 г.): «Станет очевидным, что то состояние, в котором мы видим в настоящее время животных, представляет собой, с одной стороны, результат воз-

растающего усложнения организации, стремящегося поддержать правильный ход градации, а с другой — результат влияния множества самых разнообразных обстоятельств, постоянно стремящихся разрушить этот правильный ход градации в возрастающем усложнении организации». Причины прогрессивной эволюции Ламарк видел, следовательно, не во взаимодействии организмов со средой, а в независимых от этого взаимодействия автономных, имманентных факторах и, таким образом, отрывал адаптацию от прогресса, противопоставляя их (Яблоков, 1968; Сутт, 1977).

Именно эти идеи Ламарка были впоследствии включены в качестве стержневых положений в теории К. Негели (1865), В. Гааке (1893), Т. Эймера (1887), Э. Копа (1904), Х. Осборна (1908) и других сторонников ортогенетических концепций эволюции, суть которых сводилась к признанию нематериального фактора главной причиной органической эволюции в определенных направлениях. В их числе и более поздние концепции наших соотечественников — Л.С. Берга (1922), А.А. Любищева (1975) и некоторых других. Мы еще вернемся к этим представлениям, но прежде обратимся к классическому дарвинизму, и в частности к теории Ч. Дарвина, что поможет нам понять не только саму проблему направленной эволюции, движимой материальными по своей природе факторами, но и источники телеологических доктрин в решении этой проблемы (и, в первую очередь, ортогенетических), спекулирующих как на объективных трудностях процесса познания эволюционного прогресса, так и на формалистической трактовке дарвинизма (об эволюционных взглядах названных ученых см.: Филипченко, 1923).

Начнем с того, что Ч. Дарвин категорически отказывается от основной идеи Ламарка и, ссылаясь на принцип естественного отбора, утверждает, что «вовсе не существует врожденного или необходимого стремления всякого существа подниматься по лестнице организации» (Дарвин, 1875, цит. по изд. 1937 г.). «Боже, избави меня от ламарковских бессмыслиц вроде “склонности к прогрессу”», — так весьма эмоционально, но вполне определенно формулирует Дарвин свое отношение к ламарковскому объяснению прогресса через «стремление к усовершенствованию».

Во-вторых, Дарвин возражает против отождествления прогресса и развития. Согласно его взглядам, развитие в живой природе идет во многих направлениях, из которых важным, но отнюдь не единственным путем эволюции является прогрессивное развитие: «...мы видели, что так как специализация частей дает организму преимущество, то естественный отбор стремится к тому, чтобы сделать организацию каждого существа более специализированной и совершенной и в этом смысле более высокой; наряду с этим естественный отбор может сохранить многие формы с простой и неусовершенствованной структурой, приспособленные к простым условиям жизни, и в некоторых

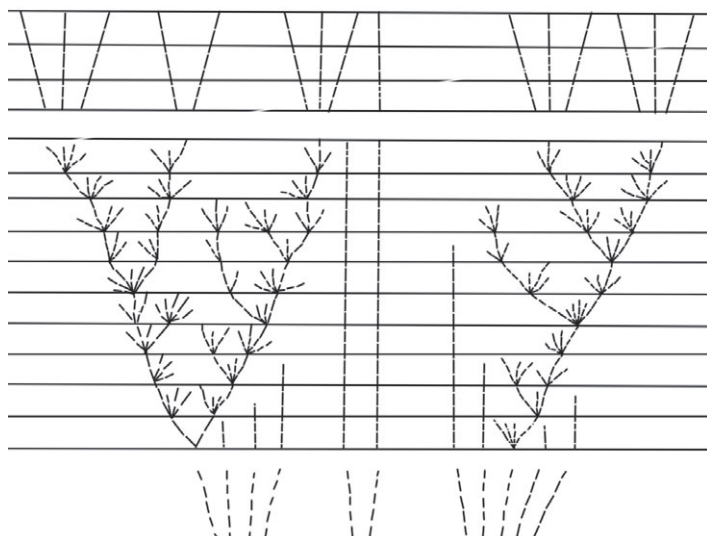


Рис. 41. Схема дивергенции в процессе эволюционного развития видов и любых других групп (единственный рисунок, помещенный Ч. Дарвином в «Происхождении видов...»).

случаях даже может понижать или упрощать организацию, что делает такие упрощенные формы лучше приспособленными к их новым условиям». Здесь Дарвин высказывает мысль об объективной разнонаправленности органической эволюции, которая впоследствии была уточнена И.И. Мечниковым (1950), а затем уже на новой основе развита А.Н. Северцовым (1925, 1939). Опровержение понятия об автоматически восходящей эволюции — один из наиболее важных результатов дарвиновской революции в биологии (Майр, 1975), играющий важную роль в разработке общей теории развития и выполняющий существенную мировоззренческую, методологическую функцию.

Наконец, третьим, важнейшим достижением теории Дарвина является сформулированный им принцип расхождения, или дивергенции, признаков, раскрывающий механизм видообразования, объясняя одновременно и возникновение различных направлений эволюции (рис. 41). Движущей силой дивергенции признаков является естественный отбор, под воздействием которого организмы стремятся занять возможно различные места в экономике природы (знаменитый закон «суммы жизней»).

Как справедливо подчеркивает И.И. Шмальгаузен (1969), «дивергенция форм лежит в основе всего эволюционного процесса. Вместе с тем это показывает, что эволюция вновь обособляющихся форм идет в различных, определенным образом характеризующихся направлениях. В этом выражается объективная направленность эволюционного процесса» (рис. 42).

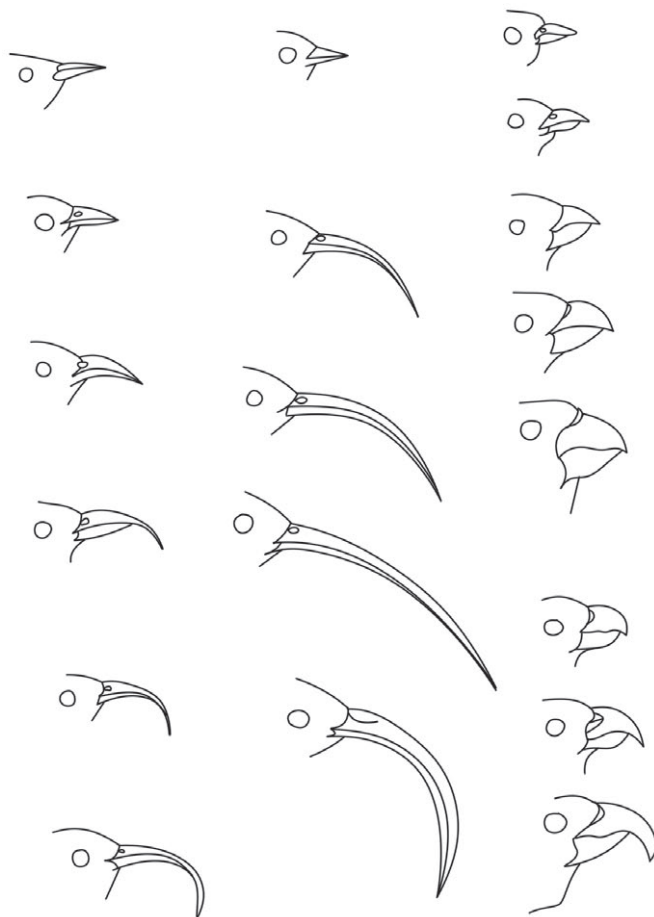


Рис. 42. Расхождение по форме клюва у птиц семейства Drepanididae на Гавайских островах (Шмальгаузен, 1969).

Форма клюва указывает на разное питание. Все 19 родов и 40 видов этого эндемичного семейства произошли от одной родоначальной формы, близкой к обыкновенному щеглу.

Кстати, именно дарвиновский закон суммы жизней, согласно которому, по формулировке самого Дарвина, «максимальной суммы жизнь достигает при максимальном разнообразии», впервые должным образом ставит вопрос о глобальном эволюционном и экологическом значении биоразнообразия. Между тем в наше время все это выдается чуть ли не за фундаментальные новации и самые последние достижения современной науки.

Итак, с точки зрения классического дарвинизма движущей силой исторического развития организмов является *естественный отбор*, а не имма-

нентное, присущее всем организмам стремление к усложнению организации, как это утверждал Ламарк. Направленность эволюции является результатом противоречивого взаимодействия внутренних (исторически возникшая организация развивающейся системы, подвергающаяся неопределенной наследственной изменчивости) и внешних (окружающая среда) факторов. При этом эволюционный процесс направлен в сторону поддержания и усовершенствования приспособленности организма или, иными словами, он есть адаптациогенез, т.е. приобретение адаптаций в процессе эволюции (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1940; Симпсон, 1948; Завадский, 1968). Отсюда ясно, что прогрессивное развитие — не единственное направление эволюции, а лишь частный случай адаптациогенеза. Помимо прогресса встречаются регресс, конвергенция, одноплоскостное развитие и т.д.

В этом одно из кажущихся противоречий в теории Ч. Дарвина. С одной стороны, Дарвин выделяет в качестве важнейшего способа выживания организмов прогрессивное развитие (критерий прогресса, по Дарвину, — «высота организации»), а с другой — неоднократно подчеркивает, что выживание организмов в борьбе за существование может быть достигнуто также путем сохранения приблизительно одинакового уровня организации или даже регресса, поскольку естественный отбор сохраняет наиболее приспособленные, а не наиболее высокоорганизованные формы. Причину морфофизиологического прогресса Дарвин видел в усложнении биотических отношений, неизбежно возникающих в результате дивергенции видов. Однако это усложнение не всегда провоцирует прогрессивное развитие. Лишь работами А.Н. Северцова было снято кажущееся противоречие между степенью приспособленности и высотой организации и показано, что оба эти параметра выступают в качестве критерия различных типов прогрессивного развития живой природы.

А теперь вернемся к ламаркистским представлениям о прогрессивной эволюции, точнее, к рецидивам ламаркизма, нашедшим законченное оформление в трудах механо-, орто- и психоламаркистов, особенно в работах К. Негели, Т. Эймера, Э. Копа, Х. Осборна, Л.С. Берга, О. Шиндевольфа и др. (Филиппенко, 1923).

Согласно К. Негели, все клетки организма делятся на две автономные части: трофоплазму и идиоплазму, из которых последняя является носителем наследственных начал. Причина прогрессивной эволюции заключается в «принципе усовершенствования», который лежит в основе внутреннего стремления идиоплазмы становиться все более сложной. Значение естественного отбора К. Негели видел лишь в том, что из организмов, возникших на основе действия «принципа усовершенствования», вследствие конкуренции выживают наиболее приспособленные. Иначе говоря, естественному отбору отводится лишь роль сита, а творческая его роль отрицается. Из принципа

усовершенствования Негели выводит телеогенетическую и автогенетическую концепцию прогрессивной эволюции: «...индивидуальные изменения направлены не во все стороны равномерно, а предпочтительно и с определенной ориентацией вверх, к более сложной организации <...> развитие органического царства идет не ощупью, а следует по определенному плану» (цит. по: Сутт, 1977).

Другой видный неоламаркист — крупный американский палеонтолог Э. Коп основой всех процессов в органической природе считает особую анагенетическую энергию — силу роста, или батмизм. Эта имманентная сила роста направляет как индивидуальное, так и филогенетическое развитие. Видоизменения этой энергии и составляют эволюцию. Вместе с тем допускается и влияние внешней среды, вызывающее вариации в определенных направлениях, и притом вариации наследственные, но они не случайны (последние, по мнению Копы, не могут играть сколько-нибудь заметную роль в процессе эволюции), а определены, направлены. То есть среда лишь вызывает вариации, характер же этих вариаций определяется батмизмом — через физиогенез (если на батмизм воздействуют физико-химические факторы среды) или кинетогенез (поведение организмов и упражнение или неупражнение органов); причиной последнего является сознание, «протоплазма духа». Прав Т. Сутт (1977), считающий воззрения Э. Копы «своеобразной модификацией принципа изначальной целесообразности живого».

Близка к представлениям К. Негели и Э. Копы концепция ортогенеза В. Гаака и Т. Эймера, согласно которой эволюция покоится на непосредственном влиянии факторов внешней среды на организмы, но сама организация в силу ее физико-химической структуры может меняться лишь в известных направлениях. Поэтому Эймер сравнивал эволюцию с процессом роста («филогенетический рост»). Обособление же видов происходит с точки зрения этой теории в результате наступающей по временам остановки роста. Общая схема филогенетического развития, по Т. Эймеру, следующая: влияние внешних раздражений (свет, температура, влажность, питание и т.д.) на индивиды; физические и химические изменения в организмах; передача этих изменений по наследству; из возникшего таким образом разнообразия форм борьба за существование производит свой отбор, но не создает ничего нового, а лишь способствует органическому росту, выбирая наиболее приспособленные организмы.

Концепции Т. Эймера характерно метафизическое противопоставление случайных и закономерных (необходимых) явлений в процессе эволюции, трактовка индивида как элементарной эволюционирующей единицы и выдвижение принципа наследования приобретенных признаков. Отсюда отрицание решающей роли естественного отбора в процессе эволюции вообще и в определении направленности эволюции в частности.

Особо следует остановиться на теории номогенеза Л.С. Берга, тем более что в последние годы намечается тенденция к ее частичному возрождению или даже полной реабилитации. Последнее наиболее характерно для взглядов А.А. Любищева (1975) и ряда его молодых последователей.

Основные положения концепции номогенеза Берга сводятся к следующему. Во-первых, в противоположность дарвиновскому пониманию общей направленности эволюции как адаптациогенеза Берг ставит принцип изначальной целесообразности. Согласно этим взглядам, причиной развития в определенных направлениях являются факторы двух типов: автономические и хоронические. Общая направленность органической эволюции определяется автономической закономерностью, согласно которой появление новых признаков обусловлено внутренними свойствами организма, «понуждающими формы изменяться в определенном направлении» (Берг, 1922). Под воздействием автономических факторов образуются все наиболее важные признаки организма. Причем происходит это «вне всякого участия естественного отбора».

Во-вторых, констатируя фактическую ограниченность путей филогенеза каждого таксона, являющуюся результатом предыдущего исторического развития, Берг выводит ее из предопределенности процесса эволюции, осуществляющегося на основе «автономического ортогенеза». Отсюда делается вывод, что «эволюция в значительной степени основана на разворачивании уже имеющихся налицо задатков» (Берг, 1922). Понимание Бергом направленности как предопределенности эволюции тесно связано с отрицанием им роли случайностей в эволюционном процессе и отождествлением законов онтогенеза и филогенеза: «...развитие как индивидуальное, так и филогенетическое идет по законам, и именно — по тем же самым законам. И там, и здесь мы видим перед собою номогенез».

Не менее важными постулатами теории номогенеза (как и другие постулаты Берга, они автором не доказываются) были утверждения о видообразовании путем однократных резких скачков — «пароксизмов» (макромутаций), о полифилетическом происхождении таксонов как одном из основных законов эволюции, об индивиде как сумме самостоятельно эволюционирующих признаков и т.п. Опираясь на эти постулаты, Берг пришел к выводу, что основным законом эволюции выступает «автономический ортогенез» — внутренне присущая живому сила неизвестной природы, действующая независимо от внешней среды и целенаправленная в сторону усложнения морфофизиологической организации.

При обсуждении различных концепций ортогенеза мы видели, что все они, весьма различаясь в деталях и особенно в трактовке отдельных фактов и закономерностей, имеют много общего. В автогенетических теориях направлен-

ность эволюции нередко отождествляется с прогрессом, и как причина такого направленного развития постулируются имманентные факторы. В эктогенетических концепциях в качестве главного фактора, направляющего эволюцию, выступает прямое воздействие окружающей среды, однако и здесь постулируется принцип изначальной целесообразности живого, требующий допущения элементов автогенеза и телеогенеза. В этом состоит одна из основных методологических ошибок всех разновидностей неоламаркизма в трактовке направленности органической эволюции. Идеалистическая основа общетеоретических позиций неоламаркистов послужила, безусловно, одной из наиболее важных причин признания нематериальных, имманентных факторов, якобы направляющих развитие. Кроме того, в концепциях ортогенеза отождествляли эволюционные значения наследственных и ненаследственных изменений, организм понимали как сумму самостоятельно эволюционирующих признаков, провозглашали наследование приобретенных признаков, считали, что индивид является элементарной эволюционирующей единицей. Наконец, во многих случаях неоламаркисты огрубленно трактовали направленность эволюции. Там, где эволюция в действительности шла зигзагами и пучками, они искали и соответственно видели прямолинейные ряды развития.

Между тем ни «давлением» физических факторов среды, ни внутренними причинами конкретные направления эволюции некоторых форм объяснить нельзя, так как формы одного происхождения в одной и той же физической среде развиваются по-разному: в то время как одни успешно преобразовываются, другие идут по пути регрессивных изменений или вымирают.

Во всех случаях, когда известен достаточно полный ископаемый материал, можно установить, что эволюция шла не по одному пути, а по многим, частью расходящимся, частью параллельным направлениям, образуя целый пучок родственных ветвей со многими разветвлениями.

При возникновении новых форм они всегда развиваются не в одном направлении, а во многих, соответственно тем условиям среды, в которые они попадают при своем расселении. Это было высказано Ч. Дарвином в изложении принципа расхождения признаков и позднее сформулировано Х. Осборном в виде закона адаптивной радиации (рис. 43).

Однако вполне естественно, что в отдельных филогенетических ветвях в процессе их прогрессивного приспособления к частным условиям существования, т.е. по мере их специализации, число возможных путей эволюции все более ограничивается. Это понятно именно с дарвиновских позиций, т.к. эти пути определяются конкретными взаимоотношениями между организмом и средой, в которых исторически сложившаяся наследственная структура организма имеет огромное значение. Сложная организация не может быть изменена в любых направлениях без нарушения ее жизнеспособности, и чем она сложнее

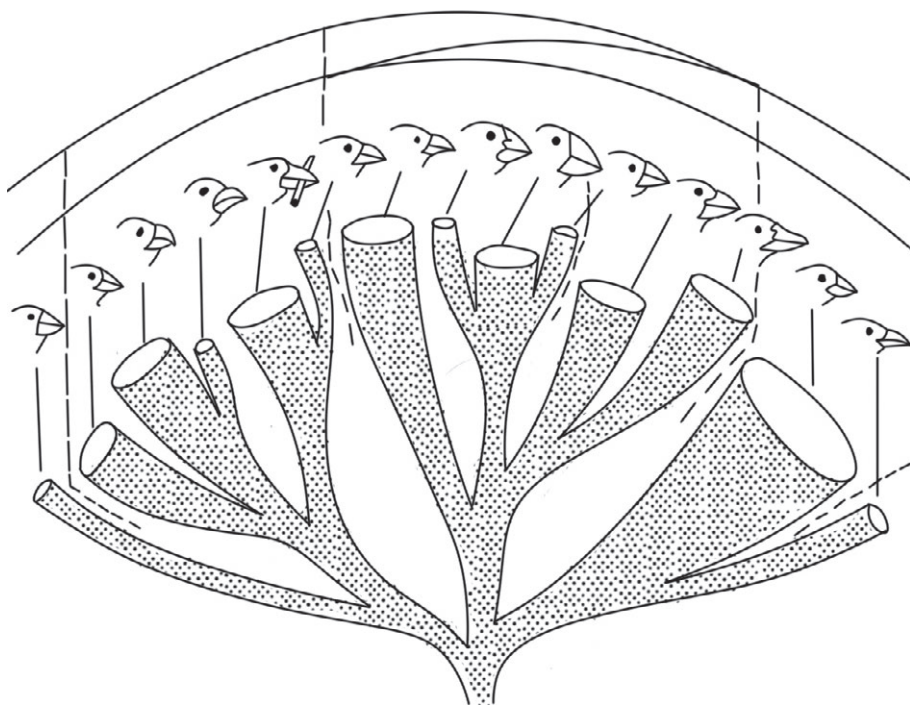


Рис. 43. Дивергенция (адаптивная радиация) дарвиновых вьюрков на Галапагосских островах (Лэк, 1949).

Доля эндемиков растет по мере усиления изолированности островов (самое большое число эндемиков характерно для наиболее удаленных островов).

и теснее связана в своих приспособлениях с известными сторонами внешней среды, тем более ограничивается степень свободы этих изменений. Отсюда ясно, что родственные организмы, обладающие сходной организацией и живущие в сходных условиях, развиваются в общем по одним и тем же направлениям, т.е. параллельно. В отдельных ветвях эволюция может идти с различной скоростью. Если эти ветви развиваются в общем параллельно, то в рядах с быстрыми темпами эволюции скоро появятся формы, «опережающие свой век», т.е. до известной степени подобные тем, которые в других рядах возникнут лишь позднее, — так называемые «пророческие формы» (явление предвращения признаков, или преадаптации), что может вести, и в некоторых случаях действительно ведет к мистическим представлениям об эволюции. Природа как бы делает попытки выбиться на более высокий уровень, используя один и тот же оптимальный путь на всех этапах эволюции.

Примером может служить многократная попытка «выбиться в люди», т.е. одержать победу в борьбе за существование за счет мощного развития цен-

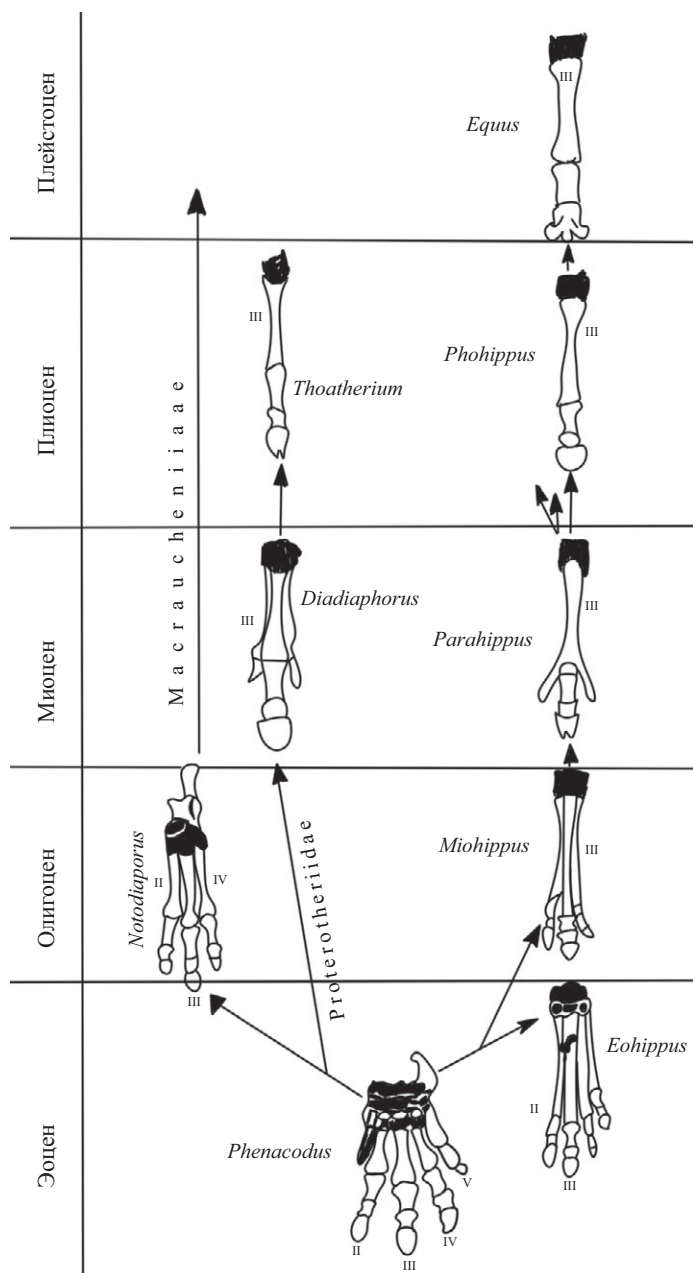


Рис. 44. Параллелизм в развитии конечностей лошадиных в Арктогее и литоптерн в Неотропической области (Тимофеев-Ресовский и др., 1977):

Notodiaphorus — задняя конечность, остальные роды — передняя конечность. I, III, V — пальцы.

тральной нервной системы, которую мы наблюдаем у общественных насекомых, головоногих моллюсков, дельфинов и, наконец, у человека. В последнем случае этот путь доведен до конца и победно пройден. Что же касается других попыток, то здесь общий невысокий уровень организации predetermined не-успех «мозговой эволюции»: для того чтобы успешно обслуживать разумный мозг, защищать и снабжать его в необходимом режиме питанием и кислородом (а мозг человека — весьма сложная и достаточно капризная система), требуется соответствующей сложности и совершенства система обслуживания и регулирования. А это имеется только у человека.

Вместе с тем ясно, что подобное «предварение» представляет лишь частные случаи параллелизмов в ветвях, развивающихся с различной скоростью (рис. 44). Однако не следует преувеличивать и значения параллелизмов. Проявляясь по одним признакам организации, они обычно сопровождаются вполне ясным расхождением по другим признакам. Родственные организмы, сохраняя определенные отношения к одним факторам внешней среды (например, донная жизнь), расходятся по отношению к другим ее сторонам (например, по роду пищи).

Таким образом, отвергая теории направленной эволюции, современная биология отнюдь не отрицает существования определенных направлений эволюционного процесса и наличия известных закономерностей в смене характерных фаз, путей и направлений эволюции отдельных филогенетических ветвей, в том числе прогрессивного усложнения организмов как магистральной линии развития органического мира.

При всем, безусловно отрицательном, отношении к натурфилософскому содержанию ортогенетических концепций эволюции было бы неверно отбрасывать интереснейшие группы фактов, которые и позволяют создать более объективную концепцию ограничений и «запретов» в эволюции и глубже понять текущие процессы макроэволюции. Не принимая теории ортогенеза, признающей главной причиной органической эволюции в определенных направлениях присущий живым организмам нематериальный фактор, мы целиком и полностью принимаем как объективную реальность само явление ортогенеза, представляющее собой ограниченность путей филогенетического развития в зависимости от результатов предыдущей эволюции. По меткому замечанию А.С. Серебровского (1973), «отбрасывать вообще вопрос о направленности эволюции, боясь поскользнуться на термине (автор приводимой цитаты имеет в виду его ламаркистски-автогенетический оттенок. — Э. И.), значило бы вместе с мыльной водой выплеснуть из ванны и ребенка».

2. Прогресс и регресс в эволюции. Пути достижения биологического прогресса

Процесс эволюции идет непрерывно под знаком приспособления организма к окружающим условиям. При смене условий меняются и приспособления. Наряду с частными и очень специальными приспособлениями развиваются и приспособления более широкого характера, дающие организму общие преимущества в борьбе за существование и не теряющие своего значения при переходе его из одной среды в другую. Таковы, например, жабры и лёгкие, органы чувств, челюсти позвоночных, хорда и костный скелет, нервная система, терморегуляция и т.п.

Это — процесс повышения организации, являющийся общей характеристикой эволюции в целом. Он прерывист: наблюдаются периоды более бурного подъема организации и периоды спокойного приспособления. В одних филогенетических ветвях наблюдается известный универсализм приспособлений, в других — быстрая специализация.

Наряду с прогрессивным развитием бывает иногда и известный застой в эволюции и даже попятное движение — общий регресс. При этом понятие о прогрессе в применении к органическому миру оказывается относительным. Любое возникшее в филогенезе приспособление может быть в целом как прогрессом, так и регрессом (например, приспособление к паразитической жизни всегда регресс). Главное здесь то, что каждый прогресс в органическом мире является вместе с тем и регрессом, ибо он закрепляет одностороннее развитие и исключает развитие во многих других направлениях.

При этом прогрессивные и регрессивные процессы всегда взаимосвязаны и тогда взаимообусловлены. Например, даже при наиболее выраженном подъеме организации новые приспособления, дающие организму общие преимущества в борьбе за существование, связаны с утерей значения ряда прежних черт организации. Так, приобретение позвоночника сделало излишним существование хорды, приобретение волосяного покрова вызвало утерю роговых чешуй, усовершенствование кровообращения сопровождалось редукцией дуг аорты и т.д.

С другой стороны, решительное преобладание регрессивных процессов при переходе к более простым условиям существования (паразитизм, жизнь в пещерах, «сидячий» образ жизни) вовсе не исключает явлений прогресса. При регрессивной эволюции систем у паразитов (кровеносной, пищеварительной, нервной) имеет место прогрессивное развитие (и усложнение) средств прикрепления и полового аппарата. Таким образом, прогресс и регресс органов не исключают, а наоборот, дополняют друг друга при всех изменениях органов в течение их исторического развития.

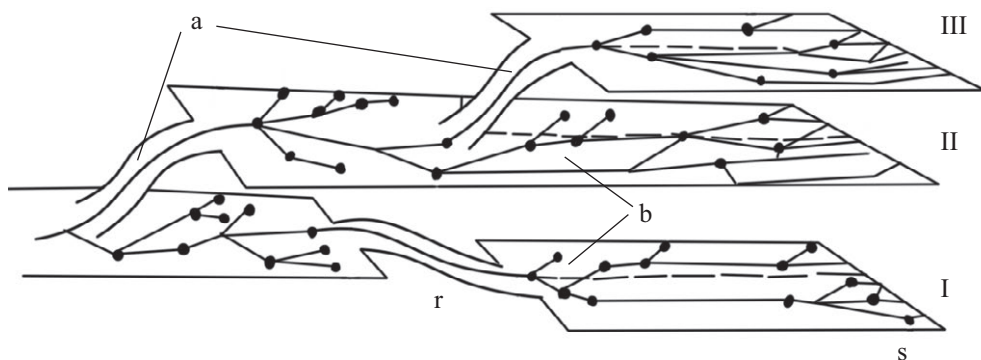


Рис. 45. Основные направления эволюционного процесса (Северцов, 1925).

Ароморфозы (а) показаны в виде подъема на более высокий уровень (плоскости II и III); идиоадаптации (b) — в виде отклонений в пределах данной плоскости; специализации — s; регресс отмечен буквами r как спуск на нижележащую плоскость (I).

В общей массе организмов прослеживается такая же взаимосвязь прогресса и регресса. Прогрессивное развитие новых форм жизни идет все время за счет вымирания, т.е. биологического регресса устаревших форм. Это биологический регресс, однако он вовсе не означает общего регресса организаций. Напротив, он может сопровождаться вполне определенным комплексом прогрессивных изменений, отстающих, правда, в темпе их осуществления от требований среды и от темпов эволюции других организмов, выступающих в роли их активных конкурентов. Отсюда ясно, что следует разграничивать понятия морфофизиологического (ароморфозы, или арогенезы) и биологического прогресса. По А.Н. Северцову (1925, 1939), морфологический прогресс (ароморфоз) — это лишь одна из форм (путей) достижения биологического прогресса, куда он включал также идиоадаптации, ценогенезы и общую дегенерацию (рис. 45).

Под биологическим же прогрессом в целом А.Н. Северцов понимал возрастание приспособленности организма к окружающей его среде, ведущее к увеличению численности и более широкому распространению данного вида в пространстве. С этой точки зрения понятие биологического прогресса отражает успех группы в борьбе за существование. А поскольку такой успех может быть достигнут разными путями — и усложнением организации, и ее упрощением (т.е. любыми адаптациями), то «носителем» биологического прогресса могут быть как «высоко», так и «низко» организованные формы.

Биологический прогресс — это, по существу, адаптационный (экологический) прогресс группы. Он может быть достигнут как ароморфозом, так и

регрессом. Его критерий — степень приспособленности к среде, что выражается в увеличении абсолютного количества особей и ареала, — имеет лишь ограниченное применение и приложим в пределах вида или близкой группы видов. В самом деле, было бы странно сравнивать численность слонов с численностью микробов: что много для первых, то ничтожно мало для вторых.

В середине 1960-х годов В.Г. Гептнер (1965, 1968) предложил другой, более наглядный и убедительный критерий биологического прогресса — число видов, содержащихся в разных родах. Роды с большим числом видов (например, беличьи) с этой точки зрения определенно находятся в стадии биологического прогресса. Вместе с тем критерий Гептнера имеет свои недостатки, ибо, во-первых, не учитывает «эволюционной и биологической ценности» масштабов дивергенции (рассматривая лишь чисто количественную сторону) и, во-вторых, игнорирует экологическое состояние вида (последний может существовать, но владеть жалкое существование).

Морфофизиологический (или биотехнический) прогресс — один из способов достижения биологического прогресса. Это направление эволюции заключается в возникновении нового плана строения, отличающегося какими-либо существенными чертами строения от ранее существовавших. Это эволюция общего плана строения крупных стволов органического мира. Морфофизиологический прогресс называют также групповым (ограниченным) прогрессом, если он работает на уровне отдельных филогенетических ветвей (групп) и в известной мере ограничен судьбой группы (конечен).

Однако бывает и так, что морфофизиологический прогресс демонстрируют не отдельные систематические группы, а отдельные системы органов. Это явление функционального совершенствования органов и их систем, направленных на выполнение сходных задач (оно прямо не связано с филогенезом, т.к., например, на высших ступенях развития органов зрения стоят, с одной стороны, некоторые млекопитающие и птицы, а с другой — головоногие моллюски и насекомые), представляет собой одну из форм морфофизиологического прогресса и называется биотехническим прогрессом, суть которого, как и любой формы прогресса, заключается в возникновении адаптаций под контролем и в результате действия естественного отбора.

С позиций изложенной выше концепции прогресса появляется возможность ответить на знаменитый вопрос Дж. Хаксли — «кто же прогрессивнее, туберкулезная бацилла или человек?», но ответ будет двоякий: биологически обе формы одинаково прогрессивны, т.к. в настоящий момент процветают (достигая высокой численности и занимая обширнейший ареал) и демонстрируют одинаково хорошее приспособление к среде. Однако с точки зрения морфофизиологического прогресса человек, конечно, прогрессивнее, т.к. уровень организации у него много выше.

Каковы же основные направления органической эволюции, ее пути и формы? В каких сочетаниях и соотношениях они находятся, как сменяют друг друга? Ответы на эти вопросы может дать лишь сам процесс эволюции.

Первичные организмы на заре эволюции имели максимально простое строение. Однако и среда тогда была исключительно простой — как из-за объективной (реальной) простоты биологической обстановки, так и вследствие очень несложных взаимоотношений между организмом и средой. Организм сам был прост, и потому были просты и не дифференцированы его связи со средой.

Далее среда, в том числе и в связи с эволюцией живой природы, усложнялась, параллельно чему усложнялись и организмы. Во-первых, среда становилась для организма субъективно более сложной за счет появления новых и более совершенных (и более сложных) членов среды (организмов). Организм вынужден был вступать во взаимоотношения с новыми организмами — членами среды. Во-вторых, среда становилась и объективно более сложной в связи с прогрессивной дифференцировкой новых форм жизни. Смена приспособлений протекает по мере прогрессивной эволюции на все более высоком уровне дифференциации.

При учете взаимной обусловленности изменений организма и среды в их историческом развитии можно говорить о типичных направлениях этого прогрессивного по своей природе процесса.

Опираясь на работы А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузен (1940) различает следующие шесть основных направлений эволюции (путей достижения биологического прогресса).

Ароморфоз — расширение жизненных условий, связанное с усложнением организаций и повышением жизнедеятельности, т.е. с приобретением приспособлений более общего значения, позволяющих установить связи с новыми сторонами внешней среды. При этом организм получает в борьбе за существование преимущества более общего характера, приобретает возможность выйти за пределы той среды, в которой жили его предки, и захватить новые, частью весьма отличные области обитания. Например, усовершенствование лёгких у птиц и млекопитающих, полное разделение у них артериальной и венозной крови (четырёхкамерное сердце), появление шерстного и перьевого покрова, развитие теплокровности привели к широкому распространению и господству этих групп животных на Земле.

Ароморфозы [некоторые из современных авторов, например, А.Л. Тахтаджян (1965, 1966); К.М. Завадский (1968); А.Л. Филуков (1972), считают целесообразным заменить этот термин на понятие «арогенез»] — это процессы эволюции, освобождающие организмы от слишком тесных ограничений в связях со средой и как бы поднимающие их над многими частными усло-

виями. Ароморфозы представляют собой очень важные преобразования, связанные с установлением новых соотношений между организмом и средой. Их нужно рассматривать как важнейшие узловые точки в процессе эволюции организмов, знаменующие подъем на высший уровень организации и появление приспособлений общего значения, имеющих универсальное значение и сохраняющих свою полезность при переходе в новую среду. В результате ароморфозов устанавливаются новые пути и создаются определяющие предпосылки для дальнейшей прогрессивной эволюции.

В качестве примеров ароморфозов (помимо названных выше) можно указать на возникновение полового размножения, фотосинтеза, многоклеточной организации, мезодермы (и трехслойности), дифференциации тканей, зародышевых оболочек в яйце (амниоты), обособленного мозга и т. д.

Все эти и многие другие глобальные изменения привели к широкому распространению и господству их обладателей на Земле. Крупные систематические группы — типы, классы и некоторые отряды — произошли путем ароморфозов.

Алломорфоз (смена соотношений со средой) — замена одних приспособлений другими, биологически им равноценными. Под алломорфозом (понятие, близкое к идиоадаптации А.Н. Северцова и адаптивной радиации Х. Осборна) понимаются преобразования организма, связанные с некоторыми изменениями среды, при которых взаимоотношения с внешней средой сохраняют в общем прежний характер ограниченного приспособления (рис. 46). Это наиболее обычный путь эволюции, при котором организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни ее упрощения. Соответственно и энергия жизнедеятельности остается в основном на прежнем уровне. Одни органы дифференцируются дальше, другие теряют свое значение и редуцируются. Алломорфоз характеризуется приспособлением организма к изменяющейся среде. Организм получает известные преимущества в борьбе за существование, но эти преимущества носят местный характер: они имеют силу лишь в данной, несколько ограниченной среде обитания организма.

В качестве примеров типичных алломорфозов можно сослаться на явления адаптивной радиации у дарвиновых вьюрков, цветочниц, дятлов, нырковых и речных уток, сумчатых и плацентарных млекопитающих (см. рис. 43, 46). Скажем, среди сумчатых млекопитающих мы встречаем сумчатого волка и сумчатую куницу, сумчатую белку и сумчатую крысу, сумчатого кролика и сумчатую землеройку, сумчатого тигра и сумчатого медведя, сумчатую мышь, сумчатого кенгуру и т.д. Каждый из этих видов занимает свою специфическую экологическую нишу и хорошо приспособлен к жизни в соответствующей среде благодаря приобретенным в процессе эволюции адаптивным особенностям. Но при всем внешнем и внутреннем отличии эти виды харак-



Рис. 46. Аллогенез (адаптивная радиация) в отряде насекомоядных (Строганов, 1957):
 1 — тупайя, ведущая наземный образ жизни; 2 — прыгунчик, типичный обитатель пустынь;
 3 — землеройка-бурозубка, представитель лесной фауны; 4 — ёж, пустынно-степной вид; 5, 6,
 9 — водяная землеройка (кутора), выдровая землеройка и выхухоль (все три вида ведут земно-
 водный образ жизни); 7, 8 — крот и златокрот, подземно-роющие животные.

теризуются полным набором признаков, свойственных всем сумчатым. Их отличают частные приспособительные изменения, полезные лишь в определенных местных условиях среды, возникшие без повышения общего уровня организации. Все они относятся к одному и тому же уровню организации — подклассу сумчатых.

Таким образом, алломорфоз — это такое направление эволюции, для которого характерно приспособление прошедшей ароморфоз группы к многообразию условий среды и распадение этой группы на дочерние, получившие частные приспособления к частной среде, т.е. распадение на специализированные группы. Очевидно, не будет ошибкой сказать, что эволюция группы, приводящая к образованию отрядов и более низких таксономических единиц (семейств, родов, видов), проходит по типу адаптивной радиации — алломорфоза (рис. 47).

Теломорфоз — узкое приспособление к частным условиям существования, при котором связи организма со средой становятся более ограниченными, а организм — более специализированным.

Это, следовательно, специализация организма, связанная с переходом от более общей среды к более ограниченной. При этом происходит одностороннее развитие одних органов и частичная редукция других.

Примером теломорфоза может служить эволюция, приведшая к образованию таких узкоспециализированных групп животных, как ленивцы, панголины (ящеры), слоны, саблезубые тигры, дятлы, тулканы и т.д. (рис. 48). В общем теломорфоз как одно из направлений эволюции является направлением к дальнейшей

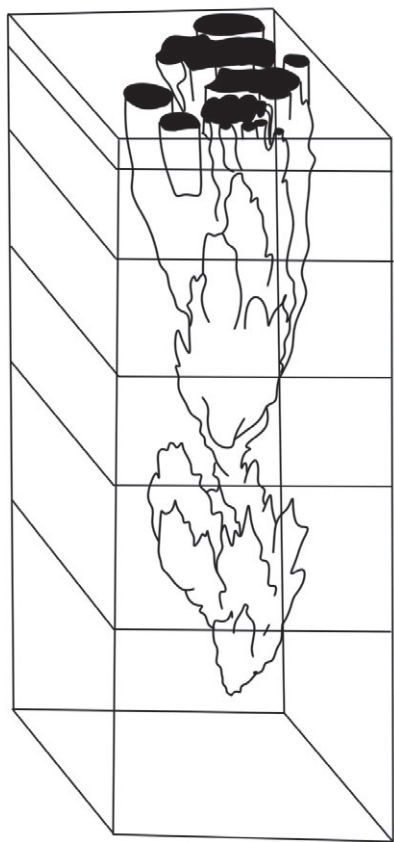


Рис. 47. Эволюционное дерево хищных млекопитающих (Кейн, 1958).

Возникновение из единого ствола разнообразных семейств современных хищных: собачьих, медвежьих, енотовых, куньих, виверровых, гиеновых и кошачьих как пример правила происхождения от неспециализированных предков и правила адаптивной радиации.

специализации. Оно известно в биологии также как правило Депере — правило прогрессивной (дальнейшей) специализации.

Специализация — основной путь эволюции организмов, поскольку она приводит к ослаблению конкуренции между видами и позволяет живым организмам более рационально использовать среду, не сталкиваясь из-за пищи и территории.

При этом в определенных условиях среды или при определенном изменении ее условий специализированный организм (или группа) вступает на эволюционный путь дальнейшей специализации, т.е. будет, как правило, развиваться также лишь в определенном, уже избранном направлении — в направлении дальнейшей, все более глубокой специализации.

Так, в случае изменения среды организм вынужден искать в новых условиях более частную, пригодную ему среду, ибо определенно построенное животное или растение не может жить в любой среде и в выборе ее ограничено всей своей специализацией. В итоге это неизбежно ведет к еще большей специализации (в частной среде отбираются частные генотипы, и чем уже частная среда, тем больше частность отбора и, следовательно, специализация).

Специализированные организмы тесно связаны с ограниченной средой и потому теряют свою пластичность. Теломорфоз закрывает многие возможности дальнейшей эволюции. Поэтому вопрос о прогрессивной специализации организмов сближается с вопросом об их вымирании.

Гиперморфоз — нарушение нормальных соотношений организма со средой вследствие слишком быстрого изменения среды и переразвитая самого организма в каком-то одном направлении. В общем это крайний случай односторонней специализации.

Дело в том, что приспособление всего организма в целом может сопровождаться в некоторых пределах и нарушением его частных соотношений с факторами внешней среды. В случае теломорфоза говорилось об одностороннем развитии органов (специализации), т.е. о максимальном приспособлении к

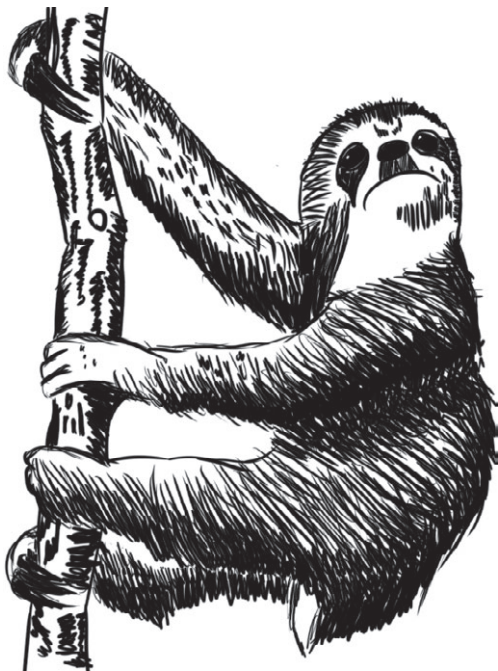


Рис. 48. Ленивец — пример телогенной эволюции (Шмальгаузен, 1969).

ограниченным условиям. Теперь же речь идет о развитии признаков и органов, не имеющих явно приспособительного значения или даже, наоборот, являющихся как будто бы помехой для организма.

Таковы чрезмерно развитые клыки бабirusсы, колоссальные рога гигантского оленя четвертичного периода, огромные бивни и общий гигантизм слонов и т.д.

С точки зрения Ч. Дарвина, такие процессы могут быть объяснены только известной прочностью коррелятивных связей организма, благодаря которой прогрессивное и адаптивное изменение всего организма в целом неизбежно сопровождается изменением некоторых других частей, оказывающихся неблагоприятными в данных условиях существования.

Одним из проявлений (и причин) гиперморфоза является известная закономерность (тенденция) общего увеличения роста (размеров тела), которая нередко наблюдается в отдельных филогенетических ветвях, — так называемое правило гипертелии Копа. Поскольку гиперморфоз — это, по существу, крайний случай теломорфоза, постольку правило Копа (тенденция к увеличению размеров тела) — частный случай правила Депере (направление к дальнейшей специализации).

Тенденция к увеличению размеров тела основана на том, что большие размеры связаны с потенциально селективным преимуществом в отношении чуть ли не любой физиологической функции. У растений увеличение размеров способствует максимальному использованию света при фотосинтезе (рис. 49), у китов и других млекопитающих, а также птиц Севера — максимальному сохранению тепла из-за относительно меньшей поверхности тела и более экономного обмена веществ и энергии (закон Бергмана – Рубнера), у других животных создает достаточноеместилище для мозга, позволяет откладывать более крупные яйца с более развитым зародышем, обеспечивает лучшую защиту от хищников и многое другое.

Кроме того, возрастание размеров сопровождается увеличением сложности организации, и оба эти фактора обеспечивают фенотипическую приспособляемость, что дает организмам новые возможности и большую свободу от среды в том смысле, что делает их менее уязвимыми, более защищенными и стойкими. Большие размеры способствуют дифференциации клеток и органов (более совершенный обмен со средой), более длительному времени генерации (в итоге вместо генетического приспособления — отбор вариантов мутаций, организмы вынуждены идти по пути изменения свойств самих организмов), большей обособленности «внутренней среды», большему числу различных компонентов и большей действенности координационных механизмов.

Однако тенденция к увеличению размеров тела приводит не только к селективному преимуществу, но иногда и к нарушению оптимальных пропор-

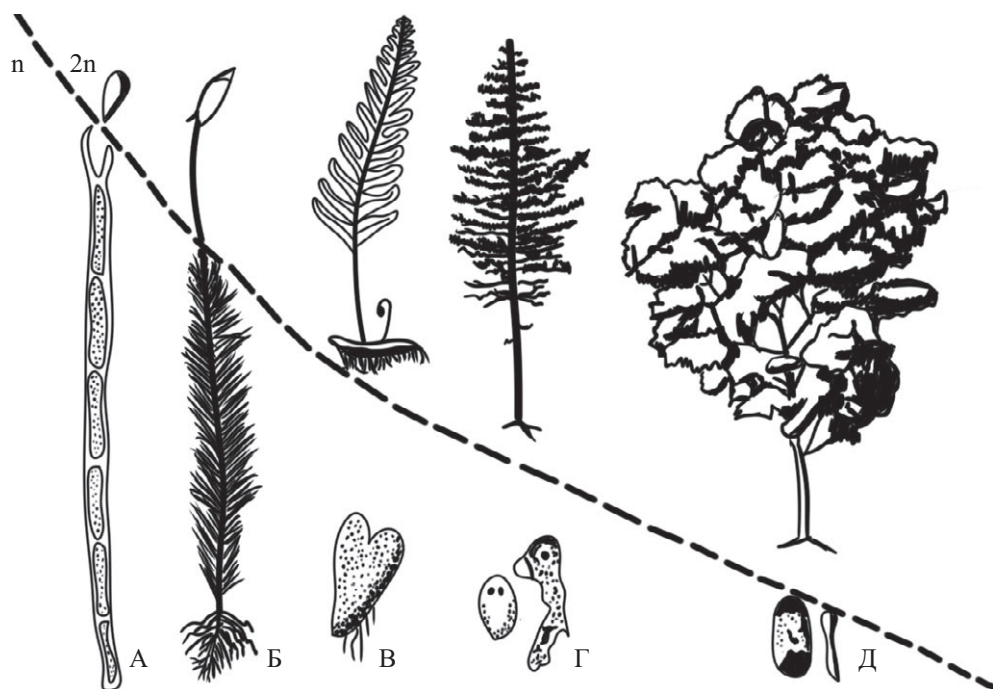


Рис. 49. Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров и значения бесполого поколения ($2n$) и редукции размеров полового поколения (n) (Фуллер, Типп, 1954):

А — водоросли; Б — мхи; В — папоротники; Г — голосеменные; Д — покрытосеменные.

ций. Возрастание общей величины тела никогда не бывает пропорциональным, и наиболее дифференцированные части, как, например, головной мозг, при этом сильно отстают в росте от остального тела. Дело в том, что рост отдельных частей тела в процессе онтогенеза идет неравномерно. Увеличение же размеров тела в филогенезе (эволюционно) представляет собой обычно простое продление процесса индивидуального роста за прежние пределы (с сохранением его закономерностей), поэтому затронутыми этим процессом оказываются части тела, растущие наиболее долго, а части, рано заканчивающие индивидуальный рост, оказываются непропорционально маленькими.

Этим, очевидно, следует объяснить возрастание общих размеров тела у некоторых ископаемых динозавров: крупные ящеры поражают своими диспропорциями, и в частности малой величиной головы, которой соответствовал ничтожный объем головного мозга. Все это, вместе с одновременным ухудшением условий существования (в частности, с соответствующими изменениями климата, приведшими к резкому сокращению кормовой базы),

значительно осложнило жизнь крупным травоядным рептилиям. Таким образом, истинной причиной вымирания гигантских ящеров, скорее всего, были не взрывы сверхновых звезд или какие-либо другие космические явления, а гораздо более прозаические вещи — их собственный чрезмерный гигантизм с одновременным нарастанием структурной диспропорции в строении организма, неизбежно приводящей к серьезным нарушениям координации движений.

По мере увеличения размеров тела иногда непропорционально разрастаются (аллометрический, т.е. непропорциональный в отношении отдельных частей тела, рост) кожные образования — рога и кожные кости. Так, многие гигантские динозавры, в частности стегозавры, имели огромные кожные остоения — гребни, рога и т.п. Бивни у слонов — того же происхождения.

Тем не менее в гиперморфозе мы не видим особенно распространенного направления эволюционного процесса. Явления переразвития представляют лишь частное выражение случаев очень быстрой эволюции, идущей по пути одностороннего преобразования в направлении, диктуемом своеобразными условиями борьбы за существование. Только при такой быстрой эволюции возможно сохранение неизменными некоторых прежних корреляций, определяющих относительный рост органов. Сохранение же прежних корреляций в условиях измененного организма неизбежно означает нарушение координации частей между собой и с внешней средой. Быстрая эволюция бывает поэтому в некоторых отношениях инадаптивной. Общая организация в целом эволюирует, как и всегда, приспособительно, и при данных условиях организму, быть может, ничто еще не угрожает, но сама быстрота одностороннего изменения указывает на смену (и притом быстрое изменение) жизненных условий. В таком случае специализированному организму всегда угрожает опасность отстать от темпов изменения среды.

В то же время мы рассматриваем явления гиперморфоза, т.е. переразвития, не как главную, тем более единственную, причину вымирания, а как симптом, как показатель того, что организм в своих изменениях не поспевает за темпами изменения жизненных условий, что последние начинают складываться для него неблагоприятно.

Катаморфоз — переход к более простым соотношениям со средой, связанным с более или менее общим недоразвитием, упрощением строения, дегенерацией и общим понижением жизнедеятельности. На этом пути организм тоже получает известные преимущества в борьбе за существование, но они ограничиваются пределами очень скромных, очень простых условий данной внешней среды.

Примерами катаморфоза (дегенерации по А.Н. Северцову) могут служить все явления перехода от более активной жизни к менее активной: от актив-

ного питания к пассивному, от жизни в открытых пространствах к скрытой защищенной жизни (в грунте, пещерах, растительных тканях), от самостоятельного движения к «сидячему» образу жизни, от независимого существования к паразитизму и т.п. Так произошли от вышестоящих форм коловратки, мшанки, усоногие раки, клещи, тли, оболочники, вши, блохи, различные гельминты и др. Во всех случаях налицо упрощение организации, утрата целого ряда органов, не имеющих в новых условиях существенного значения, т.е. морфофизиологический регресс, причем непосредственным поворотом для катаморфных изменений служили либо переход к малоподвижной жизни, либо общее измельчение организмов данной группы, дававшее возможность вести более скрытый образ жизни (коловратки, клещи и др.).

Вместе с тем при катаморфозе может наблюдаться потеря черт специализации, и потому такие организмы могут в дальнейшей эволюции демонстрировать черты прогресса — расширение среды обитания, усложнение жизненного цикла и т.п.

Гипоморфоз (частная форма катаморфоза) — недоразвитие организма вследствие сохранения тех соотношений со средой, которые характерны для личинки или молодого организма. При гипоморфозе происходит недоразвитие тех признаков организации, которые развиваются позже всего, т.е. наиболее специальных. Следовательно, гипоморфоз связан с утерей многих признаков специализации.

Общее недоразвитие всего организма в виде гипоморфоза происходило, в частности, при выпадении той смены среды, которая была характерна для полного развития и созревания родоначальных форм. Организм, переходивший во время последних фаз онтогенеза в другую среду, начинает преждевременно созревать уже в той среде, в которой раньше развивалась только личинка. А так как вообще личиночные формы обычно устроены проще, чем взрослые, то в результате гипоморфоза (постоянной неотении) имеется вторичное упрощение организации, как бы частичное обращение процесса эволюции.

Примерами гипоморфоза могут служить случаи рекапитуляции у растений (рис. 50), а также аппендикулярии, представляющие собой гипоморфные формы асцидий. Некоторые постоянно жаберные амфибии (протей, сирен и др.) полностью утратили способность к метаморфозу и являются половозрелыми личинками, т.е. филогенетически недоразвитыми особями, которые уже не могут превратиться в наземных животных. Это гипоморфоз, связанный с возвращением в водную среду, в которой нормально живут личинки амфибий.

Хотя гипоморфоз как вторичное упрощение организации и представляет собой как бы шаг назад в прогрессивной эволюции, он все же ни в коей мере

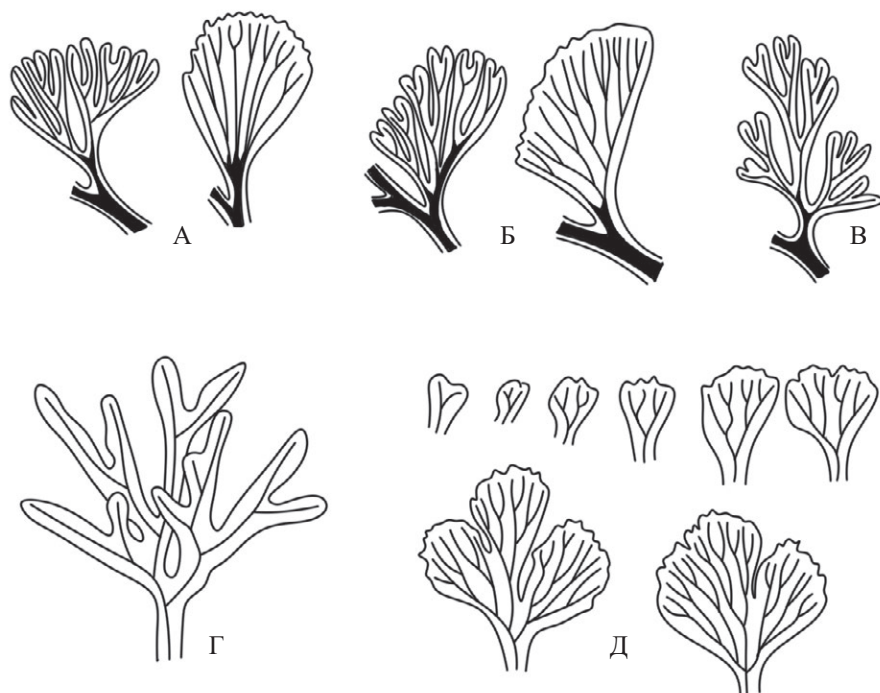


Рис. 50. Рекапитуляция у растений (Шмальгаузен, 1969):

А, Б, В — листья палеозойских папоротников с дихотомическим ветвлением жилок и листовой пластинки; Г, Д — первичные листья современных папоротников.

не противоречит представлению о необратимости эволюции. Никакого возврата к прежнему положению здесь, конечно, нет, и неотеническая форма ни в коей мере не идентична какой-либо предковой форме. На самом деле имеется лишь вторичное упрощение строения, основанное на остановке в индивидуальном развитии.

Приведенная классификация основных направлений эволюции характеризует направленность эволюционного процесса, прежде всего, с экологической стороны и фиксирует пути достижения биологического прогресса. Как справедливо подчеркивает И.И. Шмальгаузен (1969, с. 413), «не всегда можно дать совершенно объективную и простую характеристику путей эволюции. В конкретной эволюции всегда переплетаются явления прогрессивного и регрессивного развития. Нельзя говорить ни об абсолютном прогрессе, ни об абсолютном регрессе. Точно так же нельзя провести резкой границы между явлениями ароморфоза, алломорфоза и теломорфоза, хотя в типичной форме эти пути различаются совершенно ясно».

Необходимо отметить, что И.И. Шмальгаузен употребляет понятие «направление эволюции» в двух значениях — для обозначения различных форм адаптациогенеза и для характеристики конкретного пути исторического развития, пройденного данным видом (Сутт, 1977). Одновременно И.И. Шмальгаузен (как и А.Н. Северцов) рассматривает вышеуказанные основные направления эволюции как возможные способы достижения биологического прогресса.

Разработанная И.И. Шмальгаузенем классификация основных направлений эволюции является дальнейшей конкретизацией следующих двух дарвиновских принципов. Во-первых, процесс органической эволюции складывается из множества качественно различных направлений развития. И.И. Шмальгаузен убедительно показал на примере всестороннего анализа органической эволюции, что процессы развития не исчерпываются только двумя формами (прогрессивного и регрессивного направлений). Во-вторых, общая черта всех вышеуказанных основных направлений эволюции заключается в том, что они представляют собой формы адаптациогенеза, т.е. различные способы достижения адаптивного состояния (которое выступает в качестве объективной цели филогенеза). Таким образом, органическая эволюция представляет собой интеграцию множества телеономических процессов, общая направленность которых характеризуется движением развивающихся систем к достижению адаптивного состояния в меняющихся условиях среды (как абиотической, так и биотической) под давлением естественного отбора.

3. Соотношение различных направлений эволюции и их детерминация. Естественный отбор и его формы

Конкретные пути эволюционного прогресса в течение долгих геологических эпох — весьма разнообразны, однако можно вскрыть известные закономерности в их течении и их смене. В действительности в природе из-за сложности форм борьбы за существование смена фаз эволюционного процесса в целом и у отдельных филогенетических ветвей часто недостаточно четкая. Однако имеют место реальные переходы одних форм эволюции в другие, а такие переходы означают смену направлений эволюционного процесса.

Нормальный путь эволюции как приспособительного процесса при изменении условий среды — это путь смены приспособлений. Организм должен в своих изменениях по меньшей мере поспевать за изменениями среды, для того чтобы сохранить известный уровень приспособленности.

В реальных условиях меняющейся среды одни виды идут по пути биологического прогресса или процветания, определенного относительно высоки-

ми темпами эволюции, при которых приспособленность организма возрастает. Объективным показателем биологического прогресса является увеличение численности, ведущее к расселению и расширению области распространения (ареала).

Другие виды выбирают путь биологической стабилизации, определяемой согласованностью темпов эволюции и изменения среды, при которых приспособленность организма к изменяющейся среде поддерживается на известном уровне. Объективным показателем стабильности является сохранение некоторой средней численности и ареала.

Наконец, у третьих видов эволюция проходит по направлению биологического регресса, или вымирания, определяемого отставанием темпа эволюции данной формы от темпа изменений окружающей среды. Объективный показатель биологического регресса — уменьшение численности и ареала.

Естественно, что наиболее яркое выражение получают различные направления эволюционного процесса именно при биологическом прогрессе, т.к. только здесь организм выдвигается вперед и перед ним раскрываются новые области и новые возможности дальнейшей эволюции. Эти возможности особенно велики, если организм вступает вместе с тем на путь ярко выраженного морфофизиологического прогресса (ароморфоза).

Далее мы увидим, что новые филогенетические ветви (новые группы) начинаются от неспециализированных предков (правило Копа). Но неспециализированный организм не означает неприспособленный, а означает приспособленность к более широким и разнообразным условиям — универсализм. Если в течение дальнейшей эволюции неспециализированной формы в числе новых приспособлений окажется приобретение, имеющее положительное значение и за пределами той среды, в которой оно развилось, то эволюция организма может пойти по совершенно новому пути. Такое приобретение может дать этой форме очень большие преимущества в борьбе за существование в разных условиях среды. Приобретение адаптации широкого значения характеризует путь ароморфоза, в результате которого организм вступает в фазу интенсивного биологического прогресса. На этом новом уровне наблюдается прогрессирующее приспособление к весьма разнообразным условиям существования и широкое расселение, ставящее организм в различные местные условия борьбы за существование, что обуславливает быстрое расхождение признаков и дифференциацию на отдельные формы — алломорфоз.

Дальнейшая эволюция каждой из групп обязательно ведет сначала к дальнейшей дифференциации, а затем ко все большей специализации как единственному пути снятия остроты конкуренции (рис. 51). Таким образом, ароморфоз сменяется алломорфозом, а алломорфоз вполне закономерно переходит в теломорфоз, т.е. специализацию, связанную с утерей пластичности

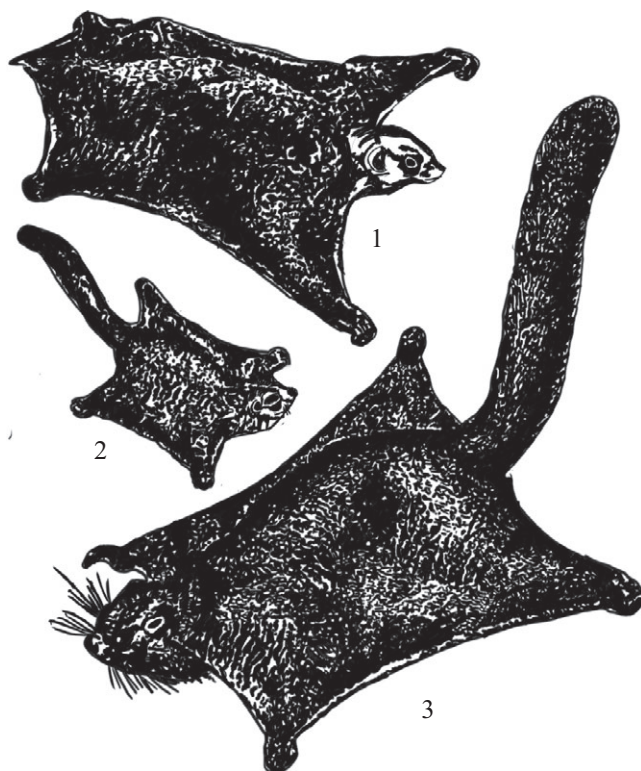


Рис. 51. Млекопитающие, приспособившиеся к планирующим прыжкам (пример конвергентной эволюции) (Шмальгаузен, 1969):

1 — шерстокрыл; 2 — сумчатая белка; 3 — летяга.

(из-за сокращения изменчивости в связи с жесткой и строгой индивидуальной элиминацией), т.е. приводит к снижению темпов дальнейшей эволюции.

Теломорфоз сам по себе еще не означает обязательного вымирания (специализированный организм может стабилизироваться и существовать неограниченно долго), однако такой путь эволюции ставит организм перед угрозой вымирания при слишком быстром изменении внешней среды.

Эта типичная смена направлений эволюционного процесса от ароморфоза — при непрерывной дифференциации и расхождении признаков (адаптивной радиации) процветающих форм — к алломорфозу и затем теломорфозу наиболее ярко проявляется при образовании всех больших групп животного царства. Таким образом, процветание известной формы в геологическом прошлом нередко бывало предвестником скорого ее вымирания: прогрессивная дифференциация при известной остроте конкуренции таит в себе опасность чрезмерной специализации и утери пластичности (теломорфоз, гиперморфоз).

А.Н. Северцов уделял этому вопросу особое внимание. В книге «Главные направления эволюционного процесса» (1925) он пишет следующее: «Между появлениями двух групп прогрессивных изменений организаций, т.е. между двумя ароморфозами, может пройти весьма значительный промежуток времени, так что процесс прогрессивной эволюции идет в большинстве случаев как бы уступами, причем периоды подъема организации чередуются с периодами, когда морфофизиологической прогрессивной эволюции не происходит вовсе.

При этом весьма важно отметить, что периоды, в течение которых не происходит морфофизиологической прогрессивной эволюции, в данной группе животных вовсе не означают остановки эволюционного процесса вообще. Тщательно всматриваясь в ход этого процесса, мы видим, что в промежутках между периодами ароморфозов организация животных может изменяться очень сильно и что изменения некоторых форм весьма велики количественно, но что все эти изменения качественно носят характер идиоадаптаций. Периоды ароморфоза представляют собой как бы узловые точки эволюционного процесса, после которых начинается процесс усиленной адаптивной радиации и данная прогрессивная систематическая группа распадается на большое число дочерних групп адаптивного характера.

В природе действительно часто случается так, что вслед за периодом ароморфоза, когда развиваются те морфофизиологические признаки, которые поднимают общую жизнедеятельность данных форм, следует период идиоадаптивного филогенетического развития, во время которого потомки ароморфозно изменившейся прародительской формы расширяют свой географический ареал и приспосабливаются к наступающим при этом новым и разнообразным условиям окружающей среды. Во время этого периода дивергентной адаптации все ароморфозные признаки животных остаются без изменений, но наряду с ними появляются новые приспособительные признаки, и только в отдельных, очень немногих случаях ароморфозные признаки исчезают совсем. Таким образом, обычно вслед за периодом ароморфозов следует период дивергентной идиоадаптации» (Северцов, 1934, с. 91–92).

С выделением основных направлений эволюции возникает вопрос о факторах, определяющих эти направления. Методологической основой для обсуждения указанной проблемы служит сформулированное еще классическим дарвинизмом положение о том, что направление эволюции определяется противоречивым взаимодействием внешних и внутренних факторов в процессе *естественного отбора*. Критикуя концепции автогенетического ортогенеза, объясняющие возникновение таких форм направленности эволюции, как дивергенция, конвергенция (см. рис. 51, 52) и параллелизм, исключительно внутренними свойствами организмов, И.И. Шмальгаузен (1940) пишет следующее: «Мы, однако, все время подчеркивали, что во всех этих явлениях

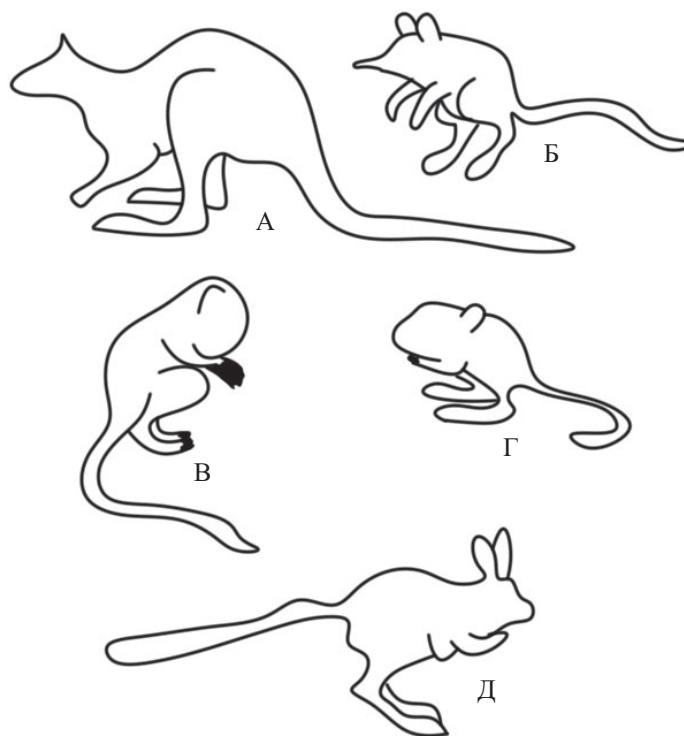


Рис. 52. Пример конвергенции по форме тела у млекопитающих. Возникновение биологического типа «прыгуна» в разных филогенетических группах (Херан, 1986):

А — кенгуру; Б — насекомоядный прыгунчик; В — полуобезьяна долгопят; Г — грызун тушканчик; Д — кафрский долгоног.

дивергенции, конвергенции, параллельного развития не меньшее значение имеют условия внешней среды, и вопрос о направлении эволюционного процесса всегда и на всех этапах эволюции решается реальными соотношениями между организмом и средой».

Это положение действительно также в отношении факторов, определяющих вышеприведенные основные направления развития. «Направление естественного отбора, а следовательно и направление эволюционного процесса, определяется конкретными нормами взаимодействия между организмом и внешней средой, теми сложными соотношениями, которые Дарвин назвал борьбой за существование» (Шмальгаузен, 1969, с. 422).

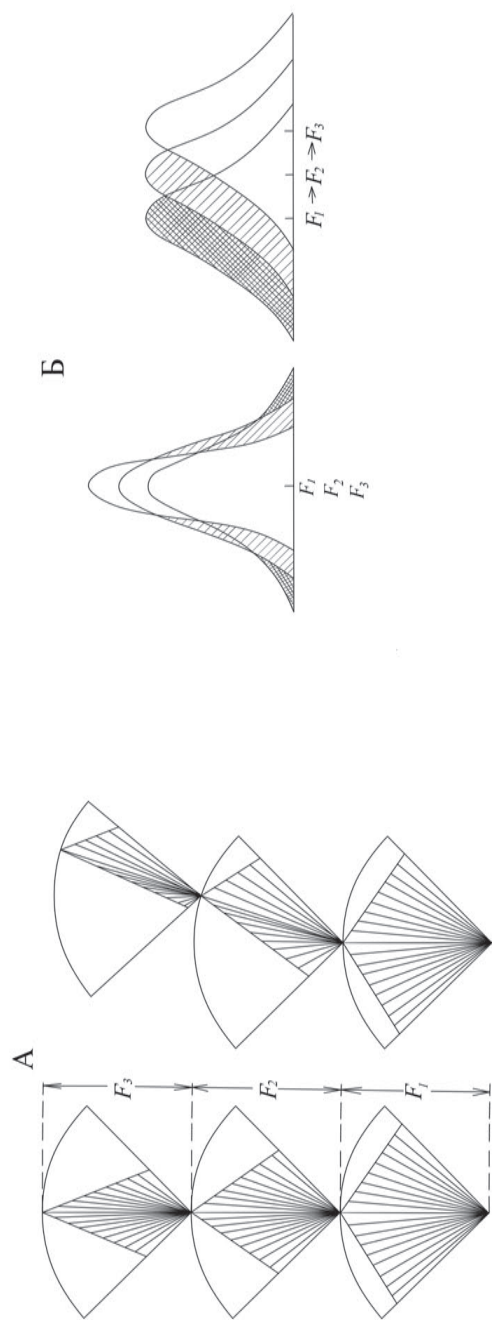
Творческая роль естественного отбора выражается, в частности, и в определении направления всего эволюционного процесса, в целом идущего по пути усложнения и повышения организации, а в отдельных ветвях — по ли-

нии специализации. В этом плане первостепенное методологическое значение имеет выдвинутая И.И. Шмальгаузену идея о том, что «эволюция в целом идет... в определенных направлениях прогрессивной дифференциации, ведущей к общему усложнению и усовершенствованию всей организации. Причиной этого является не существование какой-то внутренней направленности процесса эволюции, а усложнение жизненных условий, наступающих в результате самой эволюции» (Шмальгаузен, 1969, с. 445). Это положение служит важнейшим аргументом в критике автогенетических и телеогенетических концепций направленности эволюции.

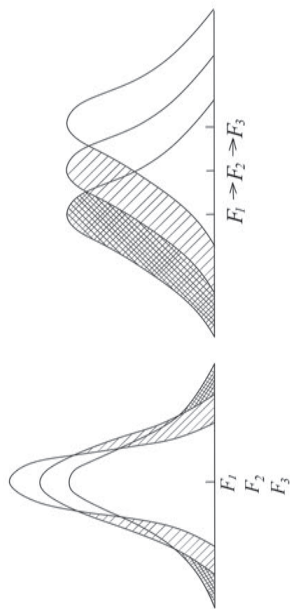
Выше, при рассмотрении теории номогенеза Л.С. Берга и ряда других ортогенетических концепций эволюции, подчеркивалось, что питательной средой для этих взглядов оказалось характерное для того времени несовершенство представлений о естественном отборе лишь как о стабилизирующем (отсекающем крайние отклонения) факторе. Ситуацию разрешили появившиеся в 40-х годах прошлого века и ставшие классическими труды И.И. Шмальгаузена (1940, 1946), обосновывающие существование трех основных форм естественного отбора — стабилизирующего, движущего и дизруптивного (рис. 53).

Стабилизирующий отбор направлен на поддержание и повышение устойчивости реализации в популяции среднего, ранее сложившегося оптимального значения признака или свойства. Образно его можно было бы называть «выживанием заурядностей». Охраняя и усиливая установившуюся характеристику (среднюю норму) признака, стабилизирующий отбор устраняет от размножения все особи, фенотипически заметно уклоняющиеся в ту или иную сторону от сложившейся нормы. Характерным примером может служить избирательная гибель воробьев после снегопада и сильных ветров в Северной Америке, когда у погибших птиц были очень длинные или очень короткие крылья, а у выживших — средние («нормальные») по длине крылья. Последние оказались более выносливыми. Роль стабилизирующего отбора — сохранять нормальное соответствие особенностей вида условиям жизни и оберегать виды от существенных изменений до тех пор, пока эти условия существенно не изменятся. При этом, согласно К. Уоддингтону (1964), эта форма отбора, с одной стороны, обеспечивает элиминацию всех особей, отклоняющихся от «стандартного» фенотипа, и таким образом сохраняет последний (так называемый нормализующий отбор), а с другой — отбирает индивиды с генами, способными стабилизировать процесс онтогенеза и снижать его чувствительность ко всяким внутренним и внешним помехам (канализирующий отбор).

Движущий отбор обеспечивает сдвиг среднего значения признака или свойства и тем самым способствует приобретению и закреплению новой нормы взамен старой, пришедшей в несоответствие с условиями среды. Факти-



Б



В

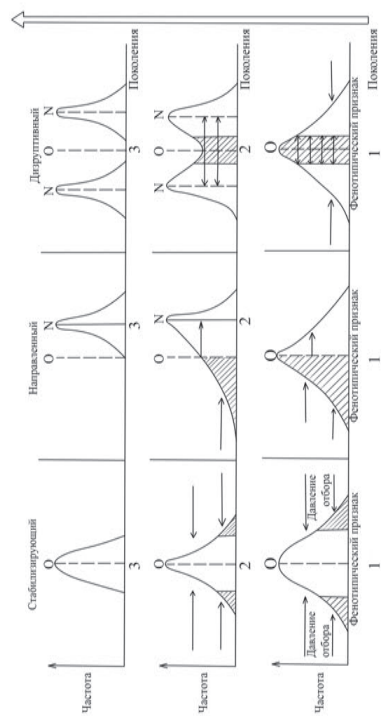


Рис. 53. Схема действия стабилизирующей (А), движущей (Б) и дивергентной (разрывающей, В) форм естественного отбора (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). F — поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые варианты. Величина дуги при отборе внутри поколения соответствует широте нормы реакции по данному признаку.

чески именно данная форма отбора осуществляет основную творческую его роль и ближе всего находится к классическому, дарвиновскому пониманию сущности естественного отбора. Обычный результат действия движущего отбора — это, например, утрата (редукция) признака при исчезновении его надобности. Характерные примеры — утрата крыльев у нелетающих видов птиц и насекомых, редукция числа пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у растений-паразитов и т.п.

Дизруптивный отбор, называемый еще «разрывающим», обеспечивает, в частности, «дарвинскую дивергенцию». Обычно он осуществляется в тех случаях, когда ни одна из групп генотипов не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории. При этом в одних условиях отбирается одно качество признака, а в других — другое. В общем дизруптивный отбор направлен против особей со средним и промежуточным характером признаков и ведет к установлению полиморфизма в пределах популяций. Соответственно, примерами его действия могут служить все случаи эволюции на полиморфизм организмов.

Идея И.И. Шмальгаузена о том, что органическая эволюция в целом идет по линии усложнения и повышения организации, конкретизирована и развита в концепциях «неограниченного прогресса» Дж. Хаксли и «мегаарогенеза, или магистрального прогресса» К.М. Завадского. Подробнее о них будет сказано ниже.

Что же касается факторов, определяющих различные направления эволюции, то это, прежде всего, глубоко противоречивые взаимоотношения организма с окружающей его средой. Если жизненные условия в местах обитания организма весьма разнообразны, то развитие может принять форму ароморфоза. Тогда в процессе естественного отбора будут сохраняться для размножения особи, наиболее жизнеспособные именно в этих разнообразных условиях существования. Наибольшее значение приобретают не приспособленность к частным внешним воздействиям (поскольку они изменчивы), а адаптации широкого значения, и в особенности внутренняя слаженность частей организма, приспособленного к очень широким условиям разнообразной жизненной обстановки.

Обеспеченность жизненными средствами и отсутствие острой конкуренции поддерживают индивидуальную изменчивость на довольно высоком уровне. В процессе накопления мутаций организм приобретает высокую пластичность (лабильность). При большой прямой истребляемости (из-за неспециализированности он истребляется специализированными формами) идет отбор на повышение плодовитости. Таким образом, налицо все условия для быстрой прогрессивной эволюции путем ароморфоза: большая изменчивость,

интенсивный отбор и быстрая смена поколений. Следовательно, если отбор идет по линии повышения жизнеспособности в разнообразных условиях среды, то возможно повышение организации с приобретением более широких адаптаций — ароморфозы. Хорошим примером может служить эволюция мезозойских млекопитающих (Шмальгаузен, 1969).

Если жизненные условия относительно устойчивы для данного организма, то преимущества в борьбе за существование получают особи, лучше приспособленные к данным частным условиям — более стойкие и более защищенные. Здесь наблюдается отбор на более частные адаптации, т.е. имеет место путь алломорфоза.

В ситуациях, когда борьба за существование происходит в условиях острой конкуренции, естественный отбор «изобретает» своеобразное направление к достижению максимальной экономии в использовании жизненных средств, т.е. максимальной специализации во избежание конкуренции. Это путь теломорфоза, а в наиболее крайней форме (крайняя специализация) — гиперморфоза (рис. 54).

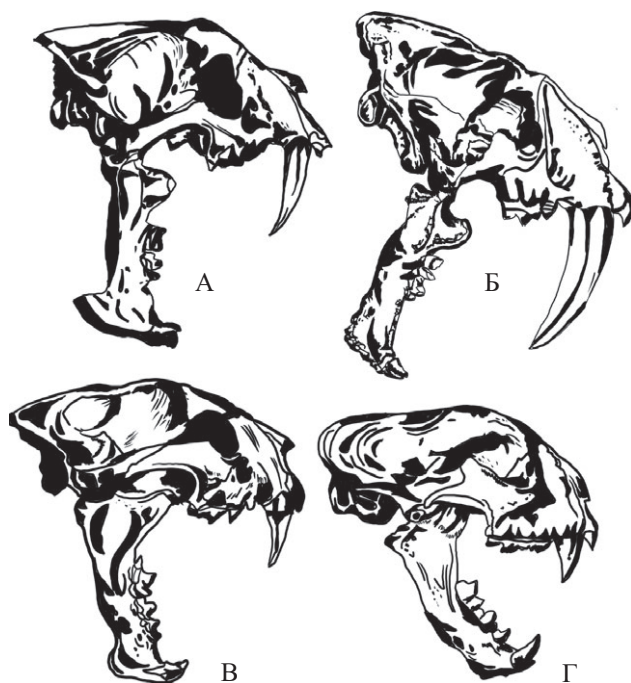


Рис. 54. Параллелизмы в эволюции: развитие саблезубости у крупных кошек (Ромер, 1968):

А — махайрод, олигоцен; Б — лжесаблезубая кошка, также существовавшая в олигоцене; В — возникший в подсемействе махайродовых через 20–30 млн. лет миоценов; Г — плейстоценовый саблезубый тигр из семейства настоящих кошек.

Наконец, если организм попадает в условия общей неизбежной гибели (стихийные бедствия, враги, против которых нет защиты, и т.п.), то эволюция может идти по пути катаморфоза и гипоморфоза, ибо отбор направлен на максимальную плодовитость и раннее созревание. А это может сопровождаться сокращением общих размеров тела и недоразвитием.

Важный вклад в решение проблемы детерминации направлений эволюции внес А.С. Северцов (1972, 1987, 1990). На основе исследования филогенеза членистоногих, кистепёрых рыб, амфибий, птиц, млекопитающих и других групп этот автор существенно изменил традиционную схему «ароморфоз – алломорфоз – теломорфоз». Соглашаясь с тем, что внутри каждой адаптивной зоны для каждого филума, вероятно, соблюдается сформулированный И.И. Шмальгаузен принцип типичной смены форм адаптациогенеза (от ароморфоза при непрерывной дифференциации и расхождении признаков процветающих форм к алломорфозу и затем к теломорфозу), он считает, что в тех редких случаях, когда специализация происходит в адаптивной зоне, пограничной по отношению к другой, не занятой более высокоорганизованными формами, вполне возможно продолжение активной конкуренции, приводящей к захвату этой новой зоны, т.е. к новому ароморфозу. Таким образом, фаза специализации выступает в качестве необходимой предпосылки возникновения нового ароморфоза, поскольку «сам путь специализации обуславливает медленность эволюции, а тем самым возможность координированности ароморфных и алломорфных преобразований, т.е. поддержания целостности организма, несмотря на глубину ароморфной перестройки» (Шмальгаузен, 1969, с. 32). Ранняя дивергенция и ранняя специализация обеспечивают сохранение ряда анцестральных черт. А.С. Северцов подчеркивает: «Именно эти примитивные признаки эволюционно пластичны и имеют возможность в специализированном филуме медленно эволюционировать и постепенно становиться основой ароморфных преобразований, обуславливающих последующее расширение адаптивной зоны... Согласно И.И. Шмальгаузену, именно стабилизирующий отбор приводит к совершенствованию популяций, благодаря чему малые изменения организации встраиваются в систему координаций и, приобретая постепенно характер ароморфоза, получают решающее значение для расширения адаптивной зоны предков» (Северцов, 1972, с. 167).

Своеобразная интерпретация А.С. Северцовым проблемы перехода специализированных групп на путь арогенеза хорошо согласуется с теоретической разработкой этого вопроса Р.В. Жердевым (1972), который подчеркивает, что тот или иной результат эволюционного развития зависит не только от особенностей специализированной организации, но и от конкретных и противоречивых взаимоотношений ее со средой, т.е. от направления, которое принимает естественный отбор. В этом и заключается диалектика внутреннего и внешне-

го, как в вопросе о причинах вымирания, так и в отношении закономерностей развития специализированных групп.

При этом, очевидно, должна существовать известная оптимальная степень специализации (Завадский, Колчинский, 1977), при которой и возможен переход от телогенеза к арогенезу. Оптимальная степень специализации характеризуется, «во-первых, достаточно высокой конкурентоспособностью форм в условиях сегодняшнего дня. Во-вторых, она не заходит так далеко, чтобы стабилизация и консерватизм выступали бы препятствием для адаптивных перестроек в будущем» (Завадский, Колчинский, 1977, с. 60). Таким образом, изменение направления эволюции от специализации к экологически противоположному направлению — арогенезу наиболее эффективно решает внутреннее противоречие специализации.

Исходя из идеи В.И. Вернадского о возрастании «давления жизни» в ходе эволюции, многие авторы (Шмальгаузен, 1940; Завадский, 1968; Яблоков, 1968; Камшилов, 1974 и др.) выделяют в качестве одного из важнейших факторов прогрессивной эволюции усложнение биотической среды. М.М. Камшилов подчеркивает, что в результате жизнедеятельности происходят медленные, но постоянные перестройки биотических отношений, закономерно изменяется среда жизни каждого вида. Таким образом, изменение условий жизни, ведущее к преобразованию организмов, оказывается неизбежным следствием самой жизни. Выходит, что организмы с помощью изменчивости и отбора должны приспосабливаться к последствиям собственной жизнедеятельности. Жизнедеятельность организмов оказывается весьма существенной, если не самой главной причиной преобразования живых существ. Движущие силы эволюции в основном заключены в самой жизни, в биотических отношениях живых организмов. Иными словами, развитие живой природы выступает как саморазвитие, которое в наиболее отчетливой форме проявляется на уровне биосферы.

Внутренним фактором этого саморазвития, определяющим направленность эволюции, является организация развивающейся системы как результат предыдущего исторического развития. В этой связи возрастающее значение придается изучению различных ограничений эволюционных процессов, вытекающих из особенностей организации эволюционирующих систем (Сутт, 1977).

Наконец, третьим, весьма важным фактором, детерминирующим направленность эволюционного процесса (особенно макроэволюционных преобразований), является быстро возрастающее антропогенное влияние, значение которого нельзя недооценивать ни в прошлом, ни, тем более, в настоящем и будущем.

Глава VII. Основные закономерности направленной эволюции и неограниченный прогресс как ее магистральный путь

Рассмотренная выше смена фаз (направлений) эволюции отдельных филогенетических ветвей от ароморфоза через алломорфоз к теломорфозу и иногда к гиперморфозу идет все время под знаком биологического прогресса, ведущего к широкому расселению и процветанию, а затем через все более разнообразную дифференцировку и всё более узкую специализацию — к известной стабильности. Последняя может при быстром изменении среды привести к биологическому регрессу, связанному с не менее быстрым вымиранием.

В течение нескольких десятилетий как в рамках классического дарвинизма, так и в других эволюционных концепциях специализация признавалась, по существу, единственным направлением эволюции. Это естественный вывод из теории Дарвина: интенсивность конкуренции между близкородственными организмами определяла через естественный отбор адаптивную радиацию в сторону все большей специализации каждой из филогенетических ветвей. Любая широко приспособленная предковая группа вытесняется несколькими группами потомков, каждая из которых лучше приспособлена не ко всем условиям существования предковой группы, а только к какой то их части, т.е. неизбежно происходит расчленение групп на все более специализированные формы (рис. 55). А это, как мы видели выше (правило Депере о направлении к дальнейшей специализации), ведет ко всё большей специализации и из-за прогрессирующей потери пластичности — к неизбежному вымиранию. Так сложилась автогенная концепция, согласно которой эволюция каждого филума стремится через специализацию к вымиранию.



Рис. 55. Хамелеон — пример приспособления к очень узкой среде обитания (Шмальгаузен, 1969).

Становлению подобных представлений способствовало рассмотрение эволюции в качестве процесса, изоморфного онтогенезу. В этом плане нарастающая по мере эволюции специализация приравнивалась к явлению старения индивида, и крайняя узкая специализация рас-

становлению подобных представлений способствовало рассмотрение эволюции в качестве процесса, изоморфного онтогенезу. В этом плане нарастающая по мере эволюции специализация приравнивалась к явлению старения индивида, и крайняя узкая специализация рас-

сматривалась как филогенетическая старость (дряхлость). Процесс специализации выступает в этой концепции как запрограммированный в филогенезе (по аналогии со старением, запрограммированным в онтогенезе).

Действительно, специализация — часто встречающийся и реальный процесс, к тому же и наиболее легко осуществляемый естественным отбором. «Изобретение» новых адаптаций к новым экологическим нишам и зонам более трудно достижимо, чем усовершенствование уже существующих адаптаций, поскольку уже есть старый фундамент, годный к соответствующим преобразованиям. Всё это так. Но значит ли это, что эволюция отдельных филогенетических ветвей, вступивших уже на путь теломорфоза, т.е. прогрессивной специализации, с неизбежностью ведет к вымиранию? Является ли вымирание естественным и неизбежным финалом типичной смены фаз эволюционного процесса?

Перед тем как дать ответ на эти вопросы, отметим, что о полном вымирании можно говорить только тогда, когда группа не оставила после себя никаких, хотя бы даже измененных потомков. Такие случаи в эволюции не редкость: в качестве примеров полностью вымерших групп можно назвать динозавров, а из млекопитающих — титанотериев. Правда, в последнее время появляется все больше данных, свидетельствующих о том, что динозавры все-таки оставили после себя потомков, в частности птиц.

Вместе с тем явление специализации весьма противоречиво по своей природе. Стремясь к «нуждам сегодняшнего дня», к максимальной адаптивности, она превращается в свою противоположность, т.е. становится не адаптивна из-за слишком узкой специализации (рис. 56). Но есть пути разрешения этого противоречия. Во-первых, деспециализация, или ароморфоз, т.е. тенденция к интенсификации и усовершенствованию не одной или немногих структур и функций, а нескольких

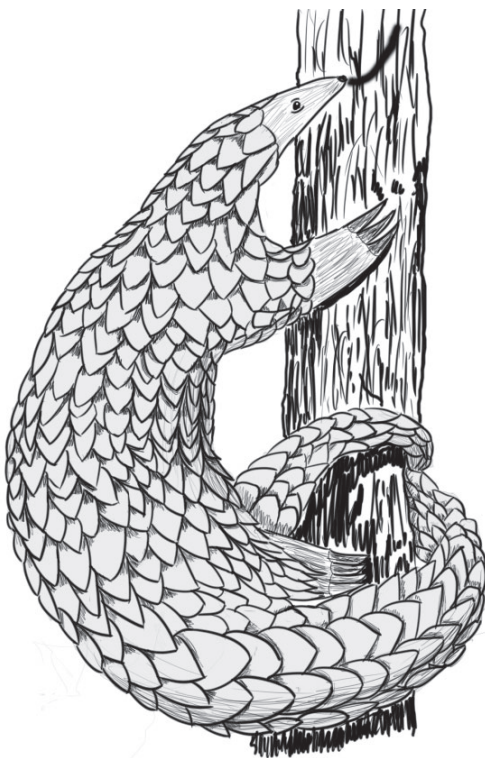


Рис. 56. Панголин — пример крайней специализации к питанию мелкими насекомыми (Шмальгаузен, 1969).

или даже всех ведущих. В результате развитие идет в сторону общего прогресса. Во-вторых, синтезогенез, т.е. объединение нескольких специализированных систем в единое целое (целостную надсистему).

При изучении явления вымирания обращает на себя внимание то обстоятельство, что причиной вымирания является не сама узкая специализация, а ее скорость. Ветви, быстро расцветающие и быстро специализирующиеся, также быстро идут навстречу вымиранию. Быстрая специализация ведет к образованию инадаптивных негармоничных форм, т.е. заводит в тупик, а более медленная специализация оказывается более совершенной. Непосредственные причины вымирания организмов различны и не всегда ясны, но в основном лежат в изменениях соотношений организма с внешней средой при изменениях в факторах этой среды, именно в изменении соотношений, а не в среде только и не в организме только. В одних и тех же условиях среды одни организмы процветают, а другие вымирают.

Это заставляет многих авторов искать причины вымирания не во внешней среде, а в самих организмах, полагая, что внутренние причины направляют эволюцию к какому-то фатальному концу — концепции ограниченной эволюции (Коп, Долло, Депере, Роз и др.).

Однако это неверно. Во всех случаях вымирание — это результат и воплощение непосредственного поражения организма (филума) в борьбе за существование с новыми конкурентами (вытеснение) или новыми уничтожающими факторами (истребление). Специализация сама по себе не есть причина вымирания, но она дает для этого благоприятные предпосылки. Явления переразвития и эксцессивного развития органов (рис. 57), а также недоразвития и дегенерации тоже не являются причиной вымирания. Они служат лишь показателем неблагоприятно складывающихся соотношений между организмом и средой вследствие расхождения между темпами их изменений. Вымирание не есть неизбежный результат эволюции. К нему ведет лишь совершенно определенное расхождение между скоростью эволюции и темпами изменения среды.

Эволюция в целом безгранична, но эта неограниченность достигается ценой постоянного ее ограничения лишь немногими биологически прогрессивными видами, дающими начало новым филогенетическим ветвям организмов. И вместе с тем отмирание всего старого, менее совершенного, всегда отстающего в своем развитии от остальной природы (и, в первую очередь, от других, наиболее близких организмов), есть основное условие возникновения и распространения новых, более высокоорганизованных форм жизни, занимающих место старых, уже отживших.

Необратимость эволюции (правило Долло) — одна из основных закономерностей эволюции, ее важнейшая особенность. Она означает, что виды,

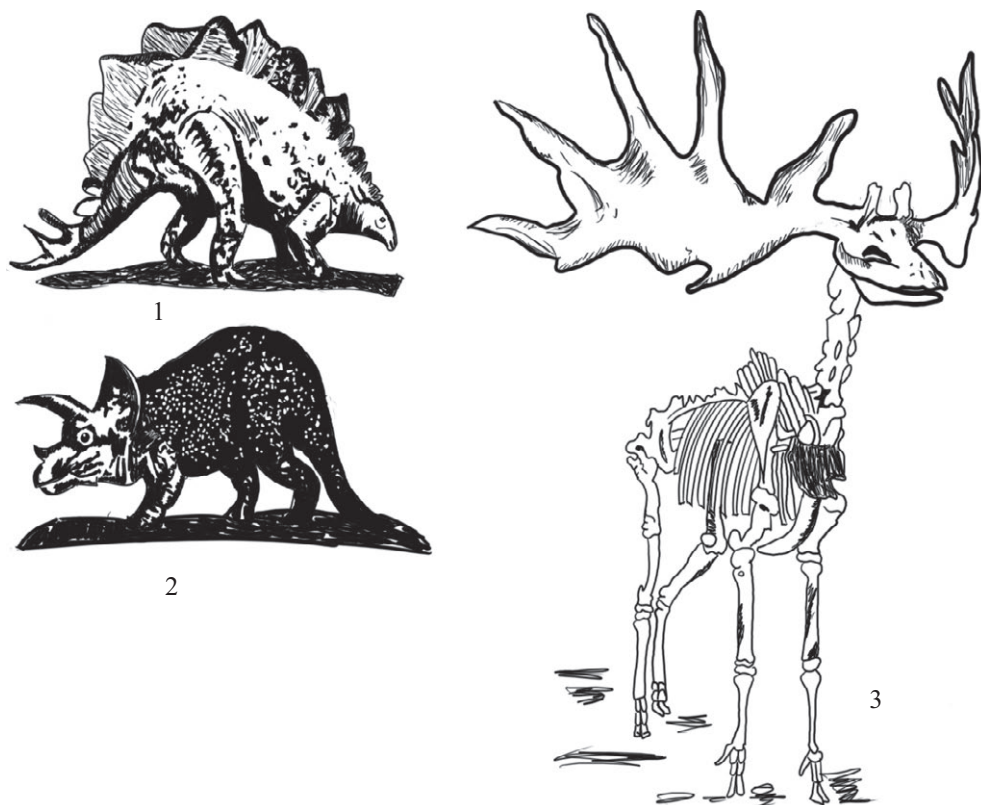


Рис. 57. Гипергенная эволюция позвоночных (Шмальгаузен, 1969).

1 — стегозавр; 2 — трицератопс; 3 — гигантский ископаемый олень.

прошедшие определенный исторический путь, не могут ни при каких условиях вернуться назад той же дорогой и к тому же пункту, т.е. не могут превратиться в исходную форму. Так, человек не может превратиться в своего обезьяноподобного предка, а современная обезьяна — в человека (поскольку ей для этого нужно вернуться в исходный пункт).

Необратимость эволюции связана с исторически сложившейся структурой организации вида, в связи с чем этот вид уже не тот, что был раньше, и потому не может реагировать даже на ту же самую среду точно так же, как реагировал когда-то. «Организм, возвращающийся как будто в прежнюю среду, реагирует на эту среду уже иначе, чем реагировали его предки. Прошедшая за это время история организма в новой среде не пропала для него даром, и при возвращении в прежнюю среду это уже не прежний организм. Между тем два разных организма (каковыми стали предок и потомок) никогда не реагируют одинаково на одни и те же факторы внешней среды. Материалом для естественного

отбора неизбежно будут иные мутации. Кроме того, и это основное, всякая новая надстройка должна быть полностью согласована с существующей уже организацией, она строится на ее базе и должна вместе с ней образовывать одно новое, вполне жизнеспособное целое» (Шмальгаузен, 1940, с. 122). Еще можно допустить повторное возникновение мутаций и, следовательно, отдельных признаков, но совершенно невероятно повторное возникновение комплексов мутаций и, тем более, генотипа в целом.

Для того чтобы это произошло, надо, чтобы одновременно промутировали все гены и их комплексы, причем точно так же, как когда-то, а это невероятно.

Иными словами, эволюция необратима потому, что ее объекты становятся иными, эволюция необратима постольку, поскольку необратима история органического мира, необратимо время.

К тому же решающим при выборе направления эволюции является уровень и сущность специализации организма. При любом изменении среды организм приспосабливается к ней по «привычному», наиболее «удобному» и «доступному» ему пути, диктуемому его структурой (по пути дальнейшей специализации в определенном направлении). При одних и тех же невзгодах (например, при нападении хищника) птица будет использовать крылья, звери — зубы и когти, человек — мыслящий мозг, и ничто не заставит их поменяться ролями.

Все это лишний раз подчеркивает значение внутренних факторов (т.е. исторически сложившейся структуры организации) для эволюции. Вместе с тем явление замены исчезнувших структур новыми, до известной степени сходными, по крайней мере функционально их заменяющими (плавники у китов) при возвращении организма в прежнюю обстановку, доказывает и значение среды как фактора, определяющего направление эволюционного процесса наравне со структурой организации. Факты необратимости эволюции показывают совершенно ясно, что эволюция конкретного организма не может идти в любом направлении. Исторически сложившаяся структура организма ограничивает возможные пути эволюционного процесса известными пределами.

Итак, историческая база организации имеет решающее значение в определении направления эволюции. Но во всех этих явлениях велико и значение внешней среды. Поэтому вопрос о направлении эволюционного процесса всегда и на всех этапах эволюции решается реальным соотношением между организмом и средой. Поскольку среда — вещь конкретная, как и организм, то и направления эволюции в известной мере ограничены (тем более что и среда изменяется в определенном направлении). Так, лошади формировались сначала как лесные животные, а затем переходили к жизни в открытом ландшафте.

Одной из важнейших закономерностей эволюции, во многом определяющей конкретные направления отдельных филогенетических ветвей, является *правило происхождения новых групп от неспециализированных предков (правило Кона)*. Согласно этому правилу, крупные группы организмов берут свое начало не от высших представителей предкового филума, ушедших уже достаточно далеко вперед по пути адаптивной специализации, а от сравнительно примитивных, неспециализированных. Отсутствие специализации определяет, вероятно, возможность возникновения приспособлений принципиально иного характера, чем у уже существующей, сложившейся и занявшей конкретную адаптивную зону группы. У неспециализированных форм богаче выбор и возможности в выборе путей дальнейшей эволюции. У специализированных же, в силу их более узких возможностей (специализация, как уже говорилось, ограничивает и предопределяет такие возможности), имеется гораздо меньше путей, в основном это лишь один путь — к дальнейшей специализации.

Согласно Дж. Симпсону (1948), развитие группы может идти как дивергентно (по пути расхождения признаков адаптивной радиации), так и по пути конвергенции (вторичного сближения). Группа, включающая дивергентно развивающиеся формы, — монофилетична, а состоящая из конвергентно эволюционирующих групп, — полифилетична. Признано, например, что грызуны, которые в старых систематических границах включали два подотряда — одно- и двупарнорезцовых, на самом деле представляют собой сборную группу, полифилетичную по своему происхождению. Это дало основание разделить старый отряд на два новых — зайцеобразные и грызуны. Обсуждается полифилия китообразных (усатых и зубатых китов предлагают считать представителями разных отрядов) и ряда других сборных групп.

Однако вряд ли правильно говорить о полифилии, когда речь идет о параллельном прорыве (в нескольких аналогичных звеньях) на новую ступень развития. Например, у одной из ветвей рептилий (тераморфы) было несколько попыток прорыва на уровень теплокровности, и непосредственными предками современных млекопитающих были, следовательно, не один, а несколько видов тераморф (в результате гомологичного мутирования и однонаправленного естественного отбора). Но это не полифилия, поскольку здесь имеет место происхождение одного таксона из разных таксонов, но другого (ниже лежащего) ранга, т.е. из одной ветви происхождения. Такой путь эволюции правильнее называть парафилией. О настоящей же полифилии можно говорить лишь тогда, когда новый таксон образован из двух разных таксонов такого же систематического ранга, причем образовавшийся таксон — не сборная, а действительно единая группа, не распадающаяся на две отдельности. А таких случаев (например, чтобы два разных класса дали бы в процессе эво-

люции один новый класс) мы в палеонтологической летописи пока что не находим, да и вряд ли они вообще когда-либо имели место. Таким образом, и этот тезис классического дарвинизма остается непоколебленным, и не только потому, что для его опровержения нет достоверных фактов, но и потому, что он объективно отражает реальную историю развития органического мира, основные пути и направления эволюции.

Как уже указывалось, эволюция органического мира в целом имеет прогрессивный характер — она неуклонно ведет к усложнению организации, к созданию все более высоких форм жизни. Прогрессивная дифференцировка организмов сопровождается, конечно, и усложнением всей их жизненной обстановки. С эволюцией организмов изменяется и среда их обитания.

В процессе эволюции органического мира в целом происходит именно не специализация (конкретная специализация является всего лишь временным эпизодом в этом процессе), а общее совершенствование — усложнение организации, развитие высших форм жизни. В исторических преобразованиях организмов большинство приспособлений (защитный покров, окраска, строение конечностей и т.п.) имеют лишь кратковременное существование — они возникают и исчезают соответственно переходящему значению тех или иных факторов окружающей среды и в масштабе общей прогрессивной эволюции имеют ограниченное значение.

Некоторые приспособления имеют, однако, более общий характер — они сохраняют свое значение на обширных пространствах и в разных экологических условиях. Такие более широкие адаптации сохраняются дольше, имеют почти универсальное значение и прочно входят в состав организации данной группы и всех ее потомков, т.е. становятся характеристикой известной филогенетической ветви (целом, жабры, центральная нервная система, хорда, амнион, яйца, плацента, химическая терморегуляция и т.д.). Поэтому в процессе эволюции происходит постоянное накопление приспособительных признаков широкого значения (рис. 58). Это приводит не только к прогрессивному усложнению строения организма, но и к постепенной выработке общих основ организации, которая остается характеристикой всей восходящей филогенетической ветви. Вырабатывается то, что называют типом организации.

Такое накопление приспособлений широкого спектра сопровождается, конечно, и установлением соответствующих функциональных соотношений (корреляций) между системами и органами. Вместе с тем организм освобождается в своем развитии от случайных колебаний в факторах внешней среды. Онтогенез приобретает более автономный характер, и организм становится более устойчивым. В результате всех этих процессов происходит не только прогрессивное усложнение организации со всеми ее функциями, но и нарастание известного универсализма организма. Возникает не только более

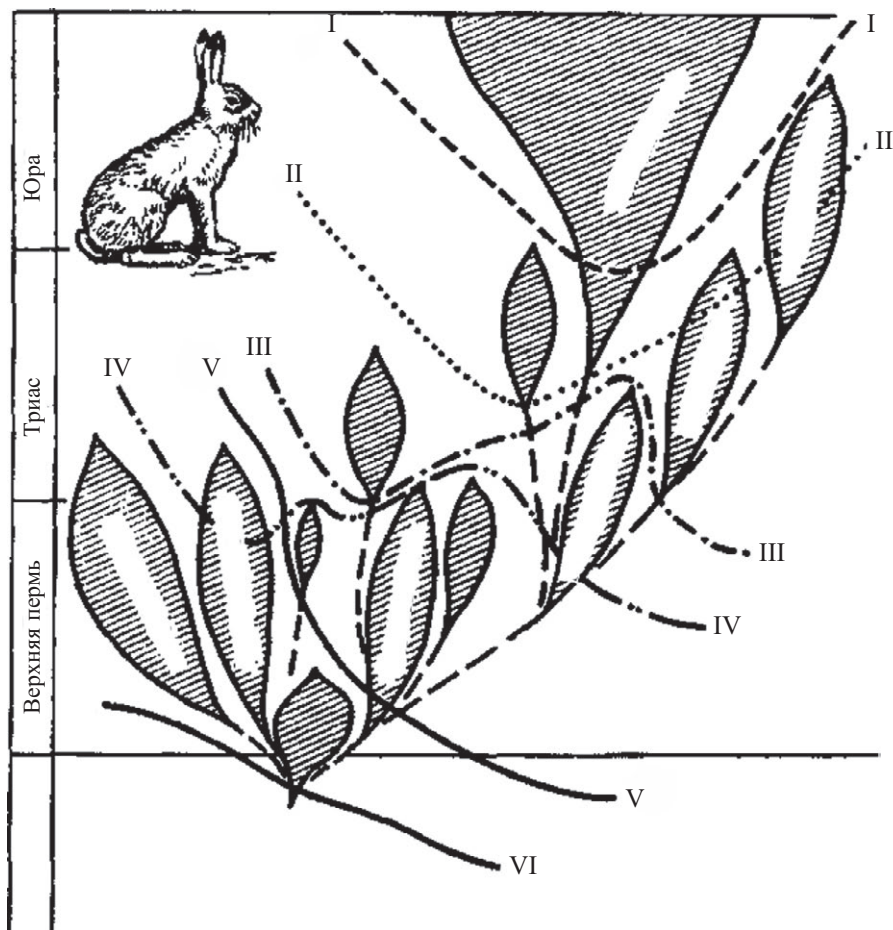


Рис. 58. Пример группового прогресса по типу арогенеза, осуществленного на основе приобретения комплекса признаков класса млекопитающих (Татаринов, 1975).

I — звукопроводящий аппарат из трех косточек; II — челюстное сочленение между чешуйчатой и зубной костями; III — мягкие, снабженные мускулатурой губы; IV — увеличенные полушария головного мозга; V — трехбугорчатые заклыковые зубы; VI — верхние обонятельные раковины.

сложная, но и заметно более совершенная, более устойчивая и вместе с тем более пластичная и рациональная (более экономичная с точки зрения обмена веществ и энергии) организация.

Всё большее значение приобретают различные регуляторные механизмы и физиологические корреляции. И в этом процессе усовершенствования организации, сопровождающемся нарастанием известного универсализма, совершенно особую роль играет развитие центральной нервной системы как

наиболее совершенного и мощного регулятора внутренних функций организма, а также его взаимоотношений со средой. При этом мерой (критерием) прогресса следует считать усложнение организации (агрегатированность, мультифункциональность, дифференциация и интеграция систем) и, как ее следствие, степень независимости от среды, индивидуальную стойкость организма.

Таким образом, эволюция в целом идет в определенных направлениях прогрессивной дифференциации, ведущей к общему усложнению и усовершенствованию всей организации. Причиной этого является не существование какой-то внутренней направленности процесса эволюции, а усложнение жизненных условий, уступающее в результате самой эволюции.

Постановка вопроса о прогрессивности в развитии органической природы подразумевает относительность такого подхода с точки зрения развития разных форм движения материи. Условия, приведшие материю к биологической форме движения на Земле, а затем к возникновению материи, познающей себя, с позиции космогонических путей развития материи могут оказаться своеобразным тупиком, затухающей ветвью развития в обозримой части Метагалактики. Отсюда ясно, почему относительность является основной закономерностью всякого прогрессивного развития. В этой связи бесконечность эволюции жизни во Вселенной выступает в виде определенных конечных эволюций на отдельных планетах.

Одной из самых общих закономерностей развития материи является возникновение более сложных форм движения из более простых с включением последних в качестве подчиненного элемента (Завадский, 1968; Яблоков, 1968). Возникновение живого является определенным итогом предшествующего развития материи на Земле и в то же время началом нового процесса — прогрессивной эволюции живой природы. С увеличением «давления жизни» (термин В.И. Вернадского), с одной стороны, во всё больших масштабах вовлекается в жизненные процессы неживое, изменяясь и преобразовываясь под влиянием жизни, а с другой — возрастает взаимодействие живого с живым, нарастает напряженность межвидовых и внутривидовых отношений, происходит их постоянное усложнение.

Именно это усиление взаимодействия живого с живым и является причиной прогрессивного развития живой природы в направлении к созданию высших форм существования материи (Яблоков, 1968).

Переход простейших существ через длинный ряд превращений и изменений в млекопитающих показывает, что в самом общем смысле прогрессивное развитие живой природы представляет бесспорный факт. Однако если бы эволюция состояла только из перехода всех существ на высшие ступени развития, то в настоящее время должны были бы существовать лишь высшие

формы. На самом деле это не так, потому что в рамках единой биологической формы движения материи возникают и развиваются отдельные ветви, различные по темпам и направлению движения.

Одной из главных закономерностей эволюционного прогресса служит его относительность, односторонность. В самом общем смысле ограниченность прогрессивного развития определяется принципом «канализованности», состоящем в том, что при вовлечении в процесс по определенному руслу исключается возможность развития в других направлениях (Завадский, 1967). Так, например, появление плавника у дельфина или крыла у птицы исключало возможность развития передних конечностей в сторону руки человека.

Положение об относительном характере арогенеза, выражающемся в ограниченности возможных направлений будущего развития, является существенным аргументом при критике телеогенетических и номогенетических концепций эволюции. Эта ограниченность возникает как результат предшествующего развития в сторону приспособления к определенным условиям жизни, а не является изначально predetermined нематериальными факторами.

Относительный характер процессов арогенеза проявляется и в том, что прогрессивное развитие в одном отношении всегда представляет собой регресс в другом. В этом смысле прогресс и регресс всегда выступают как две стороны единого процесса развития.

Весьма существенный момент диалектики прогресса и регресса в эволюции органического мира выделен М.М. Камшиловым (1974), который отмечает, что при рассмотрении в плане эволюции биосферы процессы регресса и дегенерации приобретают, на первый взгляд, парадоксальное значение. Увеличивая гетерогенность живого, его неравномерность, регресс и дегенерация выступают как факторы, усложняющие всю живую макросистему. Увеличивая разнообразие биотической среды, они создают предпосылки к морфофизиологическому прогрессу других видов.

В теории прогрессивной эволюции особый интерес представляет концепция неограниченного прогресса. Само понятие «неограниченный прогресс» было введено в эволюционную теорию Дж. Хаксли (Гексли, 1940), который определил его как «продвижение вперед, не препятствующее при этом дальнейшему прогрессу» и полагал, что неограниченный прогресс имеет место только в одной линии развития, идущей на гоминид и человека. Все остальные линии развития противопоставляются этой линии как ограниченные в своих потенциях развития.

С позиций этой весьма перспективной и, по сути, своей верной концепции (дальнейшая ее разработка связана с трудами многих эволюционистов, в том числе и наших соотечественников — И.И. Шмальгаузена, К.М. Завадско-

го, Н.Н. Воронцова, А.В. Яблокова, А.С. Северцова и др.) лучшим показателем высоты организации живой материи на Земле должна быть степень приближения к рубежам новой, высшей по сравнению с биологической, формы движения материи, т.е. к человеческому обществу. Линию на человека как на существо, в котором природа приходит к познанию самой себя, обычно выделяют в виде непрерывной цепи превращений от первичной протоплазмы через клетку, одноклеточных и т.д. до позвоночных животных, у которых наиболее полного развития достигает нервная система, и, наконец, до человека.

Объективно осуществленное в условиях биосферы Земли развитие от простейших живых существ до человека позволяет выделить в общей эволюции живого магистральную линию, которую и называют обычно «неограниченным прогрессом». Важное методологическое значение этой концепции заключается в том, что, прежде всего, она фиксирует существующий в природе процесс, приведший к выходу биологической формы движения материи за свои рамки, к образованию высшей формы движения материи — социальной. Выделение в развитии живой природы на Земле направления, ведущего к возникновению человека, логически оправданно, если признать, с одной стороны, объективную необходимость развития организмов от низших форм к высшим, а с другой стороны, если иметь в виду определенные конкретные условия, приведшие к именно такому результату (человеческому обществу) на Земле.

При этом, говоря о человеке как носителе новой, высшей формы движения материи и подразумевая под этим возникновение способности материи познавать свою природу, нельзя считать, что сознание является лишь продуктом деятельности мозга и что степень развития мозга — высший критерий неограниченного прогресса (как считали и считают некоторые исследователи, например, П. Шмит, Л. Габуня и др.). По справедливому замечанию А.В. Яблокова (1968), не только мозг, но и вся структура человеческого общества, именно само создание этого общества, т.е. связи, которые возникают в нем и по сложности неизмеримо отличаются от того, что находится в органической природе, и есть «высокоорганизованная материя». Историческое развитие особенностей, приведших к созданию носителя высшей формы движения материи (в условиях Земли — человеческого общества), создание материи, познающей себя, и составляет содержание прогрессивного развития в любом органическом мире.

Переход к высшей форме движения материи осуществляется лишь в одной из ветвей развития живой природы. Прав Дж. Хаксли, считая, что все остальные ветви развития рано или поздно получали (или сохраняли) в ходе эволюции признаки, закрывающие им дорогу к высшей форме движения материи (приобретение запретов). Последующая эволюция таких групп лишь увеличивала возникшие отклонения.

Например, появление автотрофного питания в самом начале развития жизни на Земле вызвало растительный тип организации с прикреплением особи к субстрату, максимальным увеличением ассимилирующей поверхности и другими изменениями, которые всё более отклоняли этот ствол развития органической материи от животного. Можно также сказать, что вторичное приобретение китообразными многих черт строения, характерных для рыб, закрывает перед ними дорогу эволюции по пути неограниченного прогресса, привязывая их к очень узким (сравнительно) условиям существования.

Правда, А.В. Яблоков считает (1968), что дельфины представляют в этом отношении исключение и что их положение в системе животного мира — особое. Особенности строения стада, выдающееся развитие мозга и второй сигнальной системы, наконец, положение их в океане на «вершине» пищевых цепей и полное «овладение» окружающими условиями позволяют предположить, что развитие материи, познающей себя, на последних этапах шло одновременно в нескольких направлениях. Эту точку зрения поддерживает А.Г. Пономаренко (1972, с. 91), утверждающий, что «множество ветвей органического мира развивается в направлении познающей материи, а различия между ними не столько в возникновении каких-то принципиальных особенностей, сколько в темпах появления у них признаков, сближающих их с носителями сознания». А.Г. Пономаренко считает, что появление человека стало препятствием для достижения надбиологического способа движения материи в других линиях эволюции, и утверждает, что «нет, по-видимому, никаких черт строения, запрещающих неограниченный прогресс головоногих моллюсков» (Пономаренко, 1972, с. 297).

Согласиться с такой крайней точкой зрения, однако, вряд ли можно. В случае с дельфинами мы имеем всего лишь одну из характерных попыток природы «выйти в люди» на более ранней ступени эволюции посредством развития центральной нервной системы, но попытку, заранее обреченную на неудачу, т.к. дельфин — животное слишком специализированное, слишком хорошо и узко адаптировано к среде, чтобы появился стимул к дальнейшему развитию мозга и мышления. То же относится и к другим «одаренным разумом» представителям своих таксонов — головоногим моллюскам, муравьям, пчелам. И совершенно прав К.М. Завадский, утверждавший, что «магистральная линия прогресса могла неуклонно осуществляться вплоть до человека только при совершенно определенном течении процессов эволюции в других ветвях, и в этом смысле — она сама есть результат развития всей живой природы в целом» (Завадский, 1968, с. 103).

Итак, главной причиной утери какой-либо группой широких потенций в эволюционном развитии является приобретение ею узкоспециализированных признаков. Именно отсутствие узкой специализации и дало возможность

многочисленным группам организмов в прямом ряду магистральной линии развития природы пройти все сложные и очень меняющиеся условия существования. Отсутствие же узкой специализации прямо определяется частой сменой условий существования, т.к. частое изменение условий среды не позволяет произойти специализированному развитию органов и систем.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что при обсуждении неограниченного прогресса речь шла о прогрессивном развитии в самом широком смысле, и с такой самой общей позиции критерий этой формы прогресса в виде степени приближения к носителю социальной формы движения материи кажется совершенно справедливым и единственно возможным. Это, однако, не облегчает поиски конкретных критериев прогресса, в качестве которых различные авторы выдвигали и выдвигают самые различные стороны эволюционного процесса: упорядоченность движения и увеличение количества информации, сохраняемой организмом (Седов, 1965), кинетическое совершенство (Шноль, 1971), уровень организованности системы (Камшилов, 1961, 1974), морфологическое усложнение (Догель, 1954 и др.), развитие мозга (Габуния, Мчелидзе, 1986) и т.д. Не вдаваясь в развернутую критику каждой из этих концепций, отметим лишь, что все они страдают односторонностью и не учитывают сложность явлений прогресса, неоднозначность его проявлений.

Вместе с тем не может нас устроить и релятивистский подход к решению этой проблемы. Сторонники данной точки зрения утверждают, что понятие прогресса субъективно, относительно и зависит от выбора критерия высокой организации: по темпу накопления живого вещества на вершине эволюции находятся бактерии, по способности создавать живое из простейших веществ — растения, по наиболее эффективному соотношению массы тела и способности производить работу — насекомые. Направление неограниченного прогресса в развитии живой природы является не ретроспективно выделенной абстракцией, а объективным результатом исторического развития жизни, следовательно, и критерии прогресса должны быть реальны, надо лишь уметь (и захотеть) их увидеть.

Очевидно, что понятие неограниченного прогресса, связывая биологическую форму движения с соседними, является наиболее общим из возможных понятий прогресса, относящихся ко всей биологической форме движения материи. Однако оно слишком общо для применения внутри разных стволов развития органической природы, поскольку, как писал Ч. Дарвин, «в каждом большом классе существуют ряды организмов от очень сложных до самых простых». Возможно, что и критерии прогресса для разных стволов эволюционного древа будут не одинаковы, но это ни в коей мере не исключает объективно существующего общего критерия неограниченного прогресса — увеличение относительной автономии организма от среды.

Выше уже было показано, что развитие по пути неограниченного прогресса шло через преобразование самого плана организации, через ароморфозы. С течением времени биосфера Земли значительно усложняется, что является непосредственным результатом увеличения многообразия видов растительного и животного царств. Усложнение биосферы ведет к усложнению отношений со средой каждой группы организмов. И на этом фоне постоянного усложнения среды появляются новые группы организмов, сначала малочисленные и незаметные, которые позднее становятся господствующими формами.

Для того чтобы завоевать господствующее положение в экосистеме, возникающие группы должны были успешно конкурировать с прежними, обладать в каждом случае определенными особенностями, обеспечивающими им преимущество. Эти новые особенности каждой впоследствии, по выражению Дж. Хаксли, «доминантной» группы давали ее представителям преимущества в отношениях со старой средой.

Главным отличием этих преимуществ от частных приспособлений к конкретным условиям существования является их перспективность, то, что они несут возможности общего характера, что ведет к отсутствию специализации, постоянному увеличению «независимости» от внешнего окружения путем приобретения признаков, одинаково пригодных для разных условий существования.

Во всех случаях с приобретением новых особенностей наступало как бы «освобождение» организма и группы в целом от ограничивающих связей со старой средой и они как бы поднимались «над многими частными условиями среды» (Шмальгаузен, 1939).

В целом все изменения, ведущие к прогрессу группы на линии развития к высшей форме движения материи, увеличивают относительную независимость организма от прежних условий существования, и в этом их коренное отличие от изменений других типов.

Нельзя не видеть глубокой противоречивости этого процесса. Увеличение независимости от внешних условий связано с усложнением отношений группы со средой (с одновременной дифференциацией и интеграцией организма). Но эта увеличивающаяся сложность связей группы со средой вызывает необходимость появления все новых и новых регулирующих систем. Процесс эволюции по пути неограниченного прогресса неизбежно должен был идти в направлении перевода непосредственных воздействий в опосредованные. Чем сложнее развивающаяся система, тем строже требования к условиям существования, но в то же время, благодаря действию естественного отбора, наиболее широкое распространение получит система, способная при сохранении высшей степени сложности соответствующим образом регулировать наибольшее количество раздражителей, обеспечивая свое независимое развитие.

Итак, увеличение независимых от прежних условий существования, освоение новых, более разнообразных сред (и новых, более широких адаптивных зон), более широкая степень автономизации развития, возникновение всё более совершенных регуляторов и в итоге все более полное овладение средой — вот возможные критерии для сравнения групп по степени неограниченного прогресса. С помощью этих критериев мы можем объективно сравнивать положение крупных групп органического мира по отношению к основной линии, ведущей к возникновению сознания.

Отсюда следует, что наряду с другими критериями свидетельством высокой степени эволюционного совершенства на пути неограниченного прогресса часто является и высокая сложность организации. Но чтобы оценить степень этой сложности, тоже нужны критерии. Ими, очевидно, будут: многоплановость, многосторонность, дифференцированность, интеграция, структурность, агрегатированность, организованность.

Глава VIII. Развитие генетики и разработка молекулярных и популяционно-генетических основ теории эволюции

В конце XIX века появилось несколько умозрительных теорий наследственности. Все они в той или иной степени использовали идеи Дарвина, изложенные в работе «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания». В 1884 г. немецкий ботаник Карл Вильгельм Негели (1817–1891) предложил так называемую механико-физическую теорию наследственности. По его представлениям, в каждой клетке имеется простая, однородная стереоплазма и сложная, структурированная идиоплазма. В разных клетках стереоплазма одинаковая (за счет копирования), а идиоплазма разная, что обеспечивает дифференцировку. Все клетки, как полагал Негели, связаны тяжами (мицеллами), наподобие нервной системы, по которым может передаваться информация. При воздействии внешней среды изменяется стереоплазма соматических клеток, которая ведет к изменению идиоплазмы. А далее информация об этих изменениях по мицеллам передается в половые клетки. Таким образом, эта гипотеза предполагала слитную наследственность и возможность соматической индукции.

Немецкий зоолог Вильгельм Гааке (1855–1912) в книге «Происхождение животного мира» (1893), пользовавшейся большой популярностью, предложил гипотезу геммариев. Согласно его представлениям, наследственные зачатки (геммы) имеют строго определенную геометрическую форму и объединяются в блоки (гемлюрии) по законам геометрии. Каждый такой блок определяет строение определенного органа, и его форма сходна с формой этого органа. От поколения к поколению форма геммариев развивается, что приводит к совершенствованию соответствующих органов.

Но наиболее популярной была *теория зародышевой плазмы* немецкого биолога **Августа Вейсмана** (1834–1914) (рис. 59), изложенная в его знаменитой работе «Зародышевая плазма. Теория наследственности» (1892).

1. Теория Августа Вейсмана

За основу своей теории Вейсман взял идею Дарвина об элементарных носителях признаков, но внес в нее существенные изменения. Во-первых, он отказался от представлений о возможности изменения наследственных зачатков под влиянием внешних условий. Вейсман отрезал хвосты у лабораторных мышей и, не обнаружив уменьшения длины хвоста в течение пяти

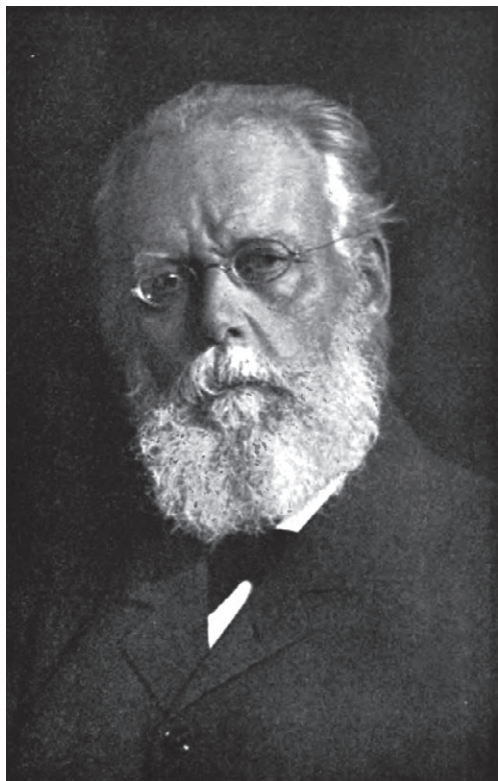


Рис. 59. Август Вейсман.

поколений, посчитал это достаточно убедительным доказательством отсутствия наследования приобретаемых признаков (так называемой соматической индукции). Во-вторых, к этому времени появились факты, косвенно свидетельствующие о связи наследственности с хромосомами. **Эдуард ван Бенеден** (1846–1910), французский гистолог и эмбриолог, описал (1883) созревание яиц и оплодотворение у аскариды и показал, что гаметы содержат вдвое меньшее число хромосом, чем зигота. В том же году немецкий цитолог и эмбриолог **Теодор Бовери** (1862–1915) доказал постоянство числа хромосом, а в 1890 г. выдвинул *теорию индивидуальности хромосом*. Вейсман предположил, что элементарные носители признаков (он назвал их биофорами) располагаются в хромосомах и объединяются в детерминанты, определяющие тип клетки. В свою очередь, детер-

минанты объединены в иды, определяющие органы, а те, в свою очередь, — в иданты, или хромосомы.

Вейсман первым обратил внимание на то, что одноклеточные организмы, размножающиеся делением, являются потенциально бессмертными. Подобно таким организмам потенциально бессмертны и половые клетки многоклеточных (зародышевая плазма). Все же остальные клетки (сома) служат в конечном счете для обеспечения передачи зародышевой плазмы потомству и гибнут вместе со смертью организма. Все же он допускал возможность изменения зародышевой плазмы в ряду поколений преимущественно в результате смешения родительских зачатков, а также в результате зачаткового отбора. Отбор детерминант и их неравномерное распределение, происходящее в результате борьбы между ними в половой клетке, ведут к образованию новых жизненных форм. Дарвиновскому естественному отбору при этом отводилась роль браковщика негодных форм, возникающих в процессе зачаткового отбора. Эта теория получила название *неодарвинизм*.

Для объяснения дифференцировки в ходе онтогенеза (возникновение различий между однородными клетками и тканями, их изменения в ходе развития, приводящие к специализации) он предположил, что в результате последовательных делений соматических клеток происходит редукция наследственных зачатков. В конце концов, в определенной группе клеток остаются только детерминанты, определяющие данный тип клеток. Что же касается половых клеток, то, по его представлениям, они сразу же обособляются и перестают делиться с потерей детерминантов. При этом он опирался на некоторые накопленные наукой факты.

Так, немецкий эмбриолог **Вильгельм Ру** (1850–1924), изучая эмбриональное развитие лягушки (1888), показал, что если на стадии двух бластомеров разрушить один из них, развитие оставшейся половины приводит к возникновению «половинного» зародыша. Т. Бовери, изучая эмбриональное развитие аскариды (1887), обнаружил, что после первых двух делений оплодотворенного яйца один из бластомеров остается неизменным, и из него впоследствии формируются гаметы. Остальные соматические клетки продолжают делиться, и при этом хромосомы их распадаются на части, которые расходятся по разным клеткам.

Надо сказать, что теория наследственности Вейсмана, как и теории Ч. Дарвина и К.В. Негели, была умозрительной и подкреплялась лишь немногими, не противоречащими ей примерами. Более того, она никак не могла объяснить множества фактов, касающихся, в частности, регенерации органов, а также наблюдений, которые интерпретировались в то время как результат соматической индукции (фиксация адаптивных модификаций и др.). Но огромным достоинством этой теории была возможность ее экспериментальной проверки. Можно было проследить пути развития половых и соматических клеток и таким образом подтвердить или опровергнуть предложенный механизм дифференцировки. Гибридологическим анализом можно было проверить, существует ли на самом деле дискретность наследственных зачатков и признаков. И такие проверки не замедлили последовать.

Сначала теория Вейсмана не выдержала проверку со стороны эмбриологии, показавшей ошибочность представлений ее автора, пытающегося объяснить механизмы клеточной дифференцировки. Так, оказалось, что данные В. Ру, на которые ссылался Вейсман, были получены в результате методической погрешности. Ру убивал, но не удалял один из бластомеров, и этот бластомер чисто механически не давал нормально развиваться оставшемуся. Если же на начальных этапах дробления разделить бластомеры, то из каждого вырастает нормальный организм, что было показано классическими опытами немецкого эмбриолога **Ханса Дриша** (1867–1941) на зародышах морского ежа. Таким образом, идея Вейсмана о расхождении детерминантов в ходе по-



Рис. 60. Вильгельм Людвиг Иоганнсен.

году **Вильгельм Людвиг Иоганнсен** (1861–1926) (рис. 60) публикует результаты своих опытов с фасолью, доказывающие неэффективность искусственного отбора в чистых линиях, а в 1909 г. предлагает новые по тому времени термины *ген*, *генотип* и *фенотип*. В 1906 г. Бэтсон и Р. Пеннет открывают *эффект сцепления генов*, а в 1911 г. Нильссон-Эле — явление *полигении*, объясняющее случаи слитной, а не дискретной наследственности.

В итоге создалось впечатление, что генетика в начале XX века вступила в резкий конфликт с теорией Дарвина. Так, В. Бэтсон провозглашал: «Закончилась эпоха парусных кораблей и теории Дарвина». В том же духе высказывался и В. Иоганнсен: «Побольше экспериментировать, поменьше теоретизировать — вот пароль нашего времени». Но, отказываясь на словах от теоретизирования, генетики делали из своих опытов весьма широкие выводы. Например, Г. Де Фриз, основываясь на своих экспериментах, выдвинул мутационную теорию эволюции. Он предполагал, что генотипы всех особей одного вида идентичны, но время от времени происходят мутации, в результа-

следовательного деления соматических клеток оказалась ошибочной. В то же время исследования Т. Бовери, В. Ру и Х. Дриша положили начало новому разделу биологии — *механике развития*, изучающей причинные механизмы индивидуального развития организмов.

Гибринологические опыты, напротив, подтвердили гипотезу об элементарных носителях наследственности. В 1900 г. одновременно Карл Эрех Корренс в Германии, Хуго Де Фриз в Голландии и Э. Чермак в Австрии, а несколько позже Вильям Бэтсон в Англии, работая на разных объектах, заново открыли законы Менделя. Таким образом, была окончательно доказана дискретность наследования признаков. Мало того, одно за другим посыпались интереснейшие открытия. В 1902 г. Бэтсон открывает явление *эпистаза*. В 1903 г. Де Фриз впервые описывает *мутации*. В том же

те которых сразу получают новые виды. Функцию отбора он сводил к ситу по выбраковке неудачных мутантов.

Еще более экзотические взгляды высказывали В. Бэтсон. Так, в 1905 г. он предложил первую гипотезу, объясняющую явление *доминирования*, получившую название *теория присутствия – отсутствия*. Согласно этой гипотезе, рецессивные признаки появляются в результате исчезновения одного из аллельных генов. Отсюда он делал парадоксальный вывод: «Мы должны извратить наш обычный склад мышления. На первый раз может показаться чистой нелепостью предположение, что первобытные формы протоплазмы могли быть достаточно сложны, чтобы дать начало разнообразнейшим формам жизни. Но разве легче себе представить, что эта возможность была дана добавлением чего-то извне?»

Еще определеннее высказывался его последователь Дж. Лотси: «Причину образования новых видов я усматриваю только в новой перегруппировке предсуществовавших уже в родоначальных, а в конце концов в первозданных, организмах потенций или генов. И в этом отношении разделяю мнение, что, может быть, у парамедии уже передавалась из поколения в поколение генетическая вещь, обладавшая способностью сделать хвост животного вьющимся или зубы его тупыми, но за отсутствием хвоста и зубов эти вещи должны были дожидаться своего времени».

Причины этих заблуждений были двоякими. Во-первых, тогдашние генетики изучали гены, но работали с признаками. В результате невольно происходило отождествление генов и признаков. Мутация (исчезновение признака) рассматривалась как исчезновение гена. При таком подходе становилось неясно, откуда могут взяться новые признаки. Во-вторых, и это достаточно характерно для многих экспериментальных наук, отсутствие доказательств явления принималось как доказательство отсутствия этого явления. Так, опыты В. Иоганнсена показали неэффективность отбора в чистых линиях фасоли, из чего он сделал вывод о неэффективности отбора вообще. Сейчас же мы знаем, что в ходе отбора происходит комбинирование малых мутаций и он может быть эффективен только в гетерогенных популяциях.

2. «Генетический дарвинизм» Т. Моргана и становление современной эволюционной генетики

Постепенно в науке накапливались все новые данные. Особую роль в становлении современной генетики сыграли работы сотрудников Колумбийского университета, начатые в 1909 г. под руководством **Томаса Ханга Моргана** (1866–1945), получившего за эти исследования Нобелевскую премию (1933).

В качестве объекта была выбрана плодовая мушка дрозофила (*Drosophila melanogaster*), ставшая с того времени классическим объектом генетических исследований. Работы Т.Х. Моргана и его сотрудников А. Стёртеванта, Г. Мёллера и К. Бриджеса привели к созданию хромосомной теории наследственности. Особенно следует отметить работы **Алфреда Генри Стёртеванта** (1891–1970), который, установив закономерности сцепления генов и кроссинговера, первым обосновал *теорию линейного расположения генов в хромосомах* и предложил метод картирования расположения генов (1913). Установленные Морганом и его сотрудниками закономерности сцепления генов и кроссинговера полностью разъяснили цитологический механизм законов Менделя и послужили стимулом к разработке генетических основ теории естественного отбора. В результате к началу 1920-х годов сформировалось новое представление о механизме эволюции, которое часто называют генетическим Дарвинизмом. Суть этих представлений сводится к следующему:

1. Генотип представляет собой сумму генов, а фенотип — сумму признаков, каждый из которых, как правило, определяется одним геном.

2. Иногда происходят скачкообразные изменения генов (мутации), которые приводят к изменению соответствующих признаков.

3. Мутации крайне редки, их вероятность составляет $10^{-5} - 10^{-6}$. Но поскольку генов много, в популяции (совокупности особей, между которыми происходит свободное скрещивание) в каждом поколении всегда имеется некоторая доля мутантов.

4. Большинство мутаций вредны (снижают приспособленность организма), но изредка появляются полезные или условно вредные мутации. Предположим, у какой-то особи изменились требования к температуре. В типичных для вида условиях эта мутация оказывается вредной, но становится полезной при изменении климата.

5. Естественный отбор, как сито, устраняет носителей вредных мутаций и сохраняет особей, несущих мутации, полезные в данных условиях.

6. В результате концентрация полезных мутаций в генофонде (совокупности генов) популяции возрастает, что и приводит к прогрессивной эволюции.

Эта простая и четкая концепция оказалась настолько привлекательной, что до сих пор излагается в школьных учебниках под названием *дарвинизм*. Но она не могла удовлетворить серьезно мыслящих биологов, поскольку на самом деле не может объяснить реально наблюдаемых явлений. Виды животных и растений всегда отличаются от их предков (или ближайших видов) комплексом полигенных (определяемых многими генами) признаков, причем каждая из мутаций по отдельности часто является вредной.

Английский эволюционист Дж. Б.С. Холдейн поясняет это на простой аналогии: допустим, необходимо увеличить скорость самолета. Для этого нуж-

но установить более мощный двигатель и одновременно уменьшить площадь крыльев. Но сами по себе и увеличение мощности без изменения конфигурации крыла, и уменьшение площади крыльев без изменения мощности двигателя будут снижать летные качества самолета. Отбор не может сохранять мутации, снижающие приспособленность. Следовательно, комбинация возможна лишь тогда, когда обе мутации возникнут одновременно у одной особи. Но если вероятность возникновения одной мутации равна 10^{-6} , то вероятность одновременного возникновения составляет 10^{-12} , трех — 10^{-18} и т.д. Таким образом, на эволюцию не хватит даже миллионов лет.

Генетический дарвинизм не мог объяснить и таких известных явлений, как фиксация адаптивных модификаций и появление в ходе отбора новых признаков, ранее не существовавших у исходного вида, что в то время рассматривалось как доказательство существования соматической индукции (наследования благоприобретенных признаков по Ламарку). Загадкой оставались и причины повторения филогенеза в онтогенезе (биогенетический закон Геккеля).

3. Неоламаркизм

Серьезные доводы против теории Дарвина выдвигались также палеонтологами. В существовавшем виде эта теория не могла объяснить неравномерности темпов эволюции и причин массового вымирания крупных таксонов. В конце XIX века крупнейший американский палеонтолог, один из основателей неоламаркизма **Эдуард Дринкер Коп** (1840–1897), обратил внимание на сходство филогенеза крупных таксонов с онтогенезом. Вначале появляется в палеонтологической летописи неспециализированный предок таксона (аналогия с недифференцированным зародышем). Затем начинается дифференцировка таксона, сопровождающаяся высокой скоростью эволюции, увеличением числа видов и жизненных форм (молодость таксона), переходящая в период зрелости. И наконец, в какой-то момент происходит массовое вымирание (смерть таксона), которое часто невозможно объяснить вытеснением другим таксоном. Исходя из этого сходства, Коп предположил, что и филогенез, и онтогенез подчиняются одним и тем же законам и развитие идет под влиянием виталистического фактора — особой энергии, которую он называл *батмизмом*, а свою теорию — *теорией батмогенеза*. Этот термин образован от греческих слов *bathmos* (ступень) и *genesis* (зарождение, развитие), что по смыслу полностью соответствует предложенному Ламарком термину *закон градации*.

Противоречия между господствовавшей в то время генетической теорией эволюции и реальными (хотя и малоизвестными широкой публике) фактами

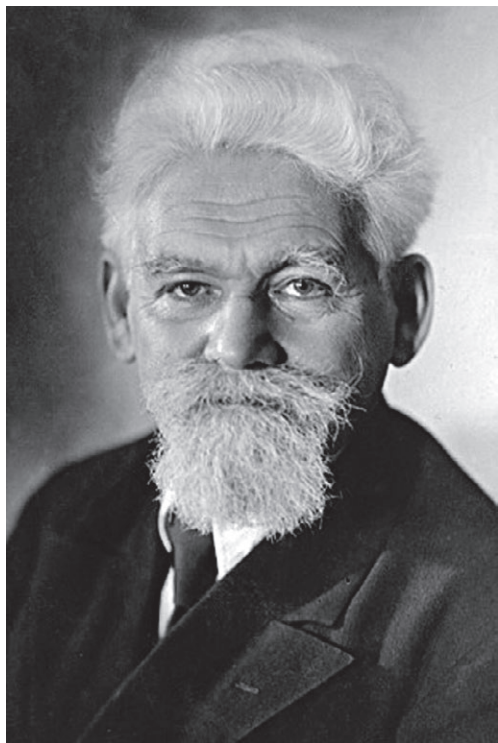


Рис. 61. Лев Семенович Берг.

привели к тому, что многие крупные ученые в первой половине XX века стали придерживаться различных вариантов неоламаркизма. К их числу относятся немецкие ученые ботаник Карл Вильгельм Негели и зоолог **Теодор Густав Генрих Эймер** (1843–1898), крупнейшие палеонтологи **Отенио Абель** (1875–1946) в Австрии и **Генри Фэрфилд Осборн** (1857–1935) в США, генетик **Юрий Александрович Филиппченко** (1882–1930), первым в России начавший читать курс генетики в Петербургском университете, виднейший советский биолог и географ, академик **Лев Семёнович Берг** (1876–1950) (рис. 61) и многие другие. Выдвигавшиеся ими теории различались в деталях, но всех их объединяет признание автогенеза — эволюции под действием некоего внутреннего фактора развития. Ю.А. Филиппченко предложил термины

микроэволюция (преобразования внутри вида) и *макроэволюция* (эволюция таксонов, начиная с вида) и считал, что по законам, открытым генетиками, происходит лишь микроэволюция.

Как уже упоминалось выше, в СССР особой популярностью пользовалась, по сути, ламаркистская теория номогенеза Л.С. Берга (1922), основные положения которой были изложены им в семи «законах»:

1. «Высшие признаки или зачатки их появляются у низших групп задолго до того, как они обнаружатся в полном развитии у организмов, стоящих выше в системе. Из этого вытекает, что эволюция в значительной степени есть развертывание уже существующих зачатков».

«Появление новых признаков идет на основе закономерностей. Случайностям в процессе эволюции нет места: новые признаки появляются там, где они должны появляться. Эволюция есть номогенез, т.е. развитие на основе закономерностей. Как онтогенез протекает закономерно (предыдущая стадия подготавливает и обуславливает последующую), так точно закономерно совершается и эволюция».

3. «Эволюция идет в определенном направлении. Нет хаотичной изменчивости, какую предполагает Дарвин».

4. «Есть признаки, которые развиваются на основе внутренних, присущих самой природе организма, или, как мы их назвали, автономических, причин, независимо от всякого влияния внешней среды. Это именно основные, самые существенные признаки, определяющие самый план строения данной группы».

5. «Законы развития органического мира одинаковы, имеем ли мы дело с онтогенезом или с филогенезом. Этим объясняется пресловутое «повторение» филогенезом онтогенеза».

6. «Развитие признаков как в филогенезе, так и в онтогенезе идет разным темпом: одни признаки как бы повторяют старые стадии, другие предваряют будущие».

7. «Организм состоит из совокупности признаков, которые проделывают эволюцию в значительной степени (иногда и совершенно), независимо один от другого».

Сторонники автогенетических теорий не могли отрицать существования естественного отбора, но отводили ему второстепенную роль. Так, Г.Ф. Осборн полагал, что возникновение новых, все более совершенных приспособительных признаков происходит в результате автогенетических изменений наследственного вещества (аристогенез), а отбор только совершенствует уже возникшие признаки. Л.С. Берг же считал, что отбор лишь отсекает вредные мутации.

Существовало и другое направление неоламаркизма, берущее начало от работы Г. Спенсера (1860), последователи которого не принимали идеи о наличии автогенеза («принципа градаций» Ламарка), но считали главными факторами эволюции наследование благоприобретенных признаков и прямое воздействие среды (соматическую индукцию). Это направление часто называют *механоламаркизмом*. Особенно популярными такие взгляды были среди энтомологов.

Одной из разновидностей механоламаркизма была и теория **Трофима Денисовича Лысенко** (1898–1976). Он и его сторонники называли свои воззрения *мичуринским учением*, или *творческим дарвинизмом*. Помимо утверждения, что главным движущим фактором эволюции является соматическая индукция, Лысенко полагал, что виды возникают не постепенно, а скачкообразно, и отрицал наличие борьбы за существование.

4. Развитие теории Дарвина в XX веке

Параллельно продолжалось развитие генетики и эволюционной морфологии учеными, не отказавшимися от теории Дарвина. К середине XX века были сняты основные возражения, выдвигавшиеся против дарвинизма в поль-



Рис. 62. Алексей Николаевич Северцов (Портрет кисти художника М.В. Нестерова).

зу автогенетических теорий. Решающую роль в этом сыграли работы **Алексея Николаевича Северцова** (1866–1936) (рис. 62) и его ученика Ивана Ивановича Шмальгаузена (1884–1963). В 1912 г. А.Н. Северцов опубликовал работу «Этюды по теории эволюции», в которой изложил *теорию филэмбриогенезов*, согласно которой эволюция совершается путем изменения онтогенеза. Шмальгаузен продолжил это направление в работе «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938). В результате стало понятно, что в ходе эволюции к имеющимся у предков стадиям онтогенеза присоединяются новые. В дальнейшем в ходе рационализации и автономизации онтогенез перестраивается, но при этом остаются неизменными «корреляции общего значения» (формообразовательные аппараты). Именно по ним мы и судим о повторении филогенеза в онтогенезе. Разработанное А.Н. Северцовым *учение о принципах филогенетических изменений органов* (1931) позволило объяснить, как в ходе эволюции возникают новые органы и функции.

Важнейшим вкладом в теорию эволюции стало учение А.Н. Северцова *о главных направлениях эволюции* (1925). Он первым показал, что термином *эволюционный прогресс* биологи называли два разных процесса — биологический прогресс (повышение приспособленности) и морфофизиологический

прогресс (повышение уровня организации). Биологический прогресс вовсе не обязательно сопровождается повышением уровня организации. Он может достигаться как путем ароморфоза (повышение уровня организации), так и идиоадаптации (частное приспособление к условиям существования) или общей дегенерации (упрощение организации). Однако предложенные Северцовым критерии путей достижения биологического прогресса были довольно неопределенными (повышение, сохранение на прежнем уровне и снижение «энергии жизнедеятельности»). В этой связи И.И. Шмальгаузен (1939) несколько изменил классификацию путей эволюции и предложил выделять *ароморфоз* (приобретение приспособлений общего значения, позволяющих установить связи с новыми сторонами внешней среды), *алломорфоз* (смена соотношений со средой, при которой одни приспособления заменяются другими, биологически им равноценными) и *специализацию* (узкое приспособление к частным условиям существования).

Учение о путях достижения биологического прогресса позволило объяснить факт одновременного существования форм, находящихся на разных уровнях организации, и неравномерность темпов эволюции. Появление ароморфоза позволяет группе выйти в новые условия среды, следствием чего является резкое ускорение темпов эволюции. Проблеме неравномерности темпов эволюции была посвящена и монография американского палеонтолога *Джорджа Гейлорда Симпсона* (1902–1984) «Темпы и формы эволюции» (1944). Он ввел понятие *адаптивная зона* — комплекс условий внешней среды, где протекает эволюция таксона, определяющего направленность этой эволюции. Выход таксона в новую адаптивную зону ведет к очень быстрой (в геологическом масштабе) его эволюции и дифференциации (квантовая эволюция). По мере заполнения адаптивной зоны темпы эволюции снижаются (*брадителическая эволюция*).

Неясной оставалась проблема массового вымирания таксонов. Неоднократно выдвигавшиеся катастрофические гипотезы (резкое изменение климата, вспышка сверхновой звезды, падение кометы и т.д.) плохо согласуются с данными палеонтологии (вымирание разных таксонов происходило в разное время, вымирания на суше и в океане не совпадают по времени). Прогресс наметился лишь в конце 1970-х годов после выхода в свет серии работ советского палеознатомага Владимира Васильевича Жерихина (1945–2001). Он показал, что причиной массовых вымираний являются глобальные перестройки биосферы (биогеоценотические кризисы). Так, в середине мелового периода на огромных пространствах суши прежние биогеоценозы, основу которых составляли голосеменные растения, исчезли и их место заняли биогеноценозы покрытосеменных. Это привело к вымиранию многих древних групп насекомых и, наоборот, к началу расцвета групп насекомых, связанных с покрытосе-

менными растениями (круглошовные двукрылые, перепончатокрылые, дневные бабочки, саранчовые).

Параллельно шло и развитие генетики. В результате совместной работы генетиков, зоологов и ботаников в середине XX века произошел синтез генетики и эволюционной теории Дарвина. Толчком к началу этого процесса послужила блестящая работа советского зоолога и генетика **Сергея Сергеевича Четверикова** (1880–1959) «О некоторых моментах эволюционного учения с точки зрения современной генетики», опубликованная в 1926 г. Логика рассуждений Четверикова была следующей: вновь возникающие мутации, как правило, рецессивны. Поскольку мутирует лишь один из аллельных генов, эти мутации не будут проявляться в фенотипе. *Согласно закону Харди – Вайнберга, в популяции доля гетерозигот по редкому аллелю должна быть во много раз выше доли гомозигот.*

Таким образом, «популяция впитывает мутации, как губка впитывает воду». Под покровом гетерозиготности могут возникать самые различные их комбинации, которые и могут подвергаться отбору. В результате изменения частот аллелей в генофонде популяции под действием отбора резко возрастает вероятность появления определенных комбинаций. Эти теоретические выводы вскоре получили экспериментальное подтверждение. С.С. Четвериков и его ученики Н.К. Беляев, С.М. Гершензон, П.Ф. Рокицкий и Д.Д. Ромашов провели экспериментально-генетический анализ природных популяций дрозофилы и подтвердили, что эти популяции насыщены рецессивными мутациями. Аналогичные результаты были получены **Еленой Александровной Тимофеевой-Ресовской** (1898–1973) и **Николаем Владимировичем Тимофеевым-Ресовским** (1900–1981) (рис. 63) в 1927–1931 гг., а также другими исследователями.



Рис. 63. Портрет-плакат «Зоолог-генетик Н.В. Тимофеев-Ресовский».

Идеи Четверикова послужили основой для дальнейшего развития генетики популяций в работах С. Райта, Р. Фишера, Н.П. Дубинина, Ф.Г. Добжанского и многих других исследователей. В 1931 г. независимо Н.П. Дубининим в СССР и С. Райтом в США было открыто явление, получившее название *дрейф генов*. Важное значение также имели исследования скорости (давления) естественного отбора и характеристика его основных форм — *движущего, стабилизирующего и дизруптивного* (см. рис. 53). В 1960-х гг. Ф.Г. Добжанский, Дж.М. Смит, Э. Форд и другие показали, что скорость движущего отбора в природных и экспериментальных популяциях часто бывает значительно выше, чем предполагали в 1930-х гг. при построении математических моделей. В эти же годы изучение механизмов адаптации насекомых к ДДТ убедительно показало, что эволюция происходит не путем отбора вновь возникающих «полезных» мутаций, но и путем направленного отбора комбинирования малых мутаций. Разработанная Иваном Ивановичем Шмальгаузенем (1884–1963) теория стабилизирующего отбора (1938) объяснила механизм фиксации адаптивных модификаций, которые ранее рассматривались как основное доказательство соматической индукции. Стабилизирующий отбор осуществляется на основе селекционного преимущества нормального фенотипа перед отклонением от нормы. Согласно Шмальгаузену, в ходе стабилизирующего отбора создаются новые морфогенетические корреляции, способствующие относительной автономизации индивидуального развития от факторов внешней среды. Модификации если они оказываются устойчиво адаптивными, постепенно замещаются мутантными формами, имеющими тот же фенотип. Этим путем, например, возникли наследственно фиксированные карликовые формы высокогорных и тундровых растений, распростертые формы куста у некоторых пастбищных растений.

Сходные взгляды высказывал и английский биолог **Конрад Хэл Уоддингтон** (1905–1975), предложивший концепцию *«генетической ассимиляции» признаков*, основанную на принципе *канализации развития*.

Доказательства влияния на мутационный процесс физических, а затем и химических факторов (Г.А. Надсон, Г.С. Филиппов, 1925; Г.Дж. Мёллер, 1927; Л. Стедлер, 1928; В.В. Сахаров, 1932 и др.) окончательно опровергли автогенетические концепции генетиков, подчеркивавших самопроизвольный характер возникновения мутаций.

Объяснение молекулярных механизмов наследственности

В 1928 г. академик **Николай Константинович Кольцов** (1872–1940) (рис. 64) предложил гипотезу молекулярного строения и матричной репродукции хромосом («наследственные молекулы»), предвосхитившую главнейшие



Рис. 64. Академик Николай Константинович Кольцов за работой.

принципиальные положения современной молекулярной биологии и генетики. Однако он ошибочно полагал, что носителями наследственной информации являются белки, а не нуклеиновые кислоты, функции которых были тогда неизвестны. Первое доказательство того, что носителями наследственной информации являются молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), было получено в 1944 г. в США О. Эйвери с соавторами в ходе изучения механизма клеточной трансформации. Суть этого явления состоит в появлении у трансформированной клетки и ее потомства новых признаков, полученных от другого объекта. В 1952 г. американские ученые Д. Ледербергер и Н. Диндер открыли явление трансдукции, переноса генетического материала из одной клетки в другую с помощью вируса, приводящего к изменению наследственных свойств клеток-реципиентов. Это окончательно подтвердило, что носителем наследственности является ДНК.

Начало выяснению принципа кодирования генетической информации положили работы американского биохимика **Эрвина Чаргаффа** (1914–2004) и его сотрудников, опубликованные в 1949–1951 гг. Чаргафф открыл и сформулировал уникальные закономерности состава ДНК, вошедшие в науку под названием *правила Чаргаффа*. Согласно этим правилам, в ДНК содержится равное количество пуриновых (аденин, гуанин) и пиримидиновых (тимин,

цитозин) оснований, а в рибонуклеиновых кислотах пуриновых оснований обычно несколько больше. Вместе с тем оказалось, что, несмотря на такие строгие количественные соответствия, ДНК обладает выраженной видовой специфичностью. В одних ДНК количество гуанина и цитозина преобладает над количеством аденина и тимина, другие ДНК содержали аденина и тимина больше, чем гуанина и цитозина.

Эти исследования легли в основу расшифровки строения ДНК. Используя данные Чаргаффа, сопоставляя разные сочетания молекулярных моделей отдельных мономеров и данные рентгеноструктурного анализа, американский биохимик Джеймс Дьюи Уотсон и английский физик Фрэнсис Харри Комптон Крик в 1953 г. пришли к выводу, что молекула ДНК должна быть двойной спиралью. Правила Чаргаффа резко ограничили число возможных упорядоченных сочетаний оснований в предлагаемой модели ДНК. Они подсказали Уотсону и Крику, что в молекуле ДНК должно быть специфическое (комплементарное) соединение соответствующих оснований — аденина с тимином, а гуанина с цитозином. Иными словами, аденину в одной цепи ДНК всегда строго соответствует тимин из другой цепи, а гуанину одной цепи обязательно соответствует цитозин другой. Тем самым Уотсон и Крик впервые сформулировали исключительной важности принцип комплементарного строения ДНК, согласно которому одна цепь ДНК дополняет другую, т.е. последовательность оснований одной цепи однозначно определяет последовательность оснований в другой (комплементарной) цепи. Стало очевидно, что уже в самой структуре ДНК заложена потенциальная возможность ее точного воспроизведения. Также в 1953 г. английский биофизик **Морис Уилкинс** (1916–2004), изучая методом рентгеноструктурного анализа строение ДНК, подтвердил гипотезу о структуре ее молекулы. Эта модель строения ДНК в настоящее время является общепризнанной. За расшифровку структуры ДНК Крику, Уотсону и Уилкинсу в 1962 г. была присуждена Нобелевская премия.

В 1954 г. американский ученый русского происхождения **Георгий Антонович Гамов** (1904–1968) предложил модель триплетного генетического кода, т.е. такого кода, в котором каждую аминокислоту кодирует группа из трех нуклеотидов, названная кодоном. Разработка методов выделения ДНК из вирусов и бактерий позволила добиться синтеза ДНК *in vitro* на основе ДНК фага. В 1967 г. американский биохимик Артур Корнберг (1918–2007) открыл и выделил фермент ДНК-полимеразу, осуществляющий копирование молекул ДНК при делении клеток. Используя в качестве матрицы природную ДНК, он впервые синтезировал в пробирке активную ДНК, которая обладала такой же инфекционностью, как и исходная ДНК фага.

5. Разгром биологии в СССР. Т.Д. Лысенко и сессия ВАСХНИЛ 1948 года

Известно, что развитие генетики и теории эволюции в XX веке сопровождалось весьма драматическими событиями. С 1930-х годов в СССР проходили горячие дискуссии по методологическим проблемам теоретической биологии. В ходе этих дискуссий некоторые положения генетики и дарвинизма подверглись резкой критике. Группа ученых во главе с Т.Д. Лысенко отстаивала ламаркистские взгляды на природу наследственности, видообразования, естественного отбора, органической целесообразности. Эти взгляды, объявленные государственными и единственно верными, декларировались как развитие научного наследия выдающегося советского селекционера **Ивана Владимировича Мичурина** (1855–1935) и были названы поэтому *мичуринской биологией*, или *советским творческим дарвинизмом*. В августе 1948 года состоялась печально знаменитая сессия Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина (ВАСХНИЛ) с дискуссией по теоретическим проблемам биологии, правда больше напоминавшей сталинские процессы над «врагами народа». Следствием сессии стал запрет ряда научных направлений, в частности генетики, разгон многих научных коллективов, закрытие многих лабораторий и институтов. Всё это создало почву для распространения непроверенных фактов и гипотез (учение о неклоточном «живом веществе», скачкообразное «порождение» видов, «превращение» вирусов в бактерии и т.д.). Что же касается серьезных исследований в области генетики, то они находились под запретом и на долгое время почти полностью прекратились. Если в предвоенные годы отечественная генетическая школа была одной из самых сильных и успешных в мире, то к 1960-м годам она в значительной мере утратила свои ведущие позиции.

Правда, со смертью И.В. Сталина прагматические соображения в государстве начали брать верх, и уже через несколько лет генетические исследования в стране были частично восстановлены. С 1955 г. в Институте биологии Уральского филиала АН СССР начались работы по изучению влияния радиоактивного облучения на наследственный аппарат организма, которые возглавил Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский, известный генетик, ученик Н.К. Кольцова и С.С. Четверикова. В Новосибирском научном центре Дмитрий Константинович Беляев (1917–1985) и его ученики занимались выведением новых цветковых пород норок, используя методы классической генетики. Меха норок пользовались большим спросом на международных аукционах и служили важным источником получения валюты. Тем не менее единственным официально признанным научным направлением по-

прежнему оставался творческий дарвинизм Т.Д. Лысенко. Лишь в октябре 1964 г. были, наконец, предприняты меры по восстановлению и развитию в СССР современной генетики и других прогрессивных научных направлений (созданы и воссозданы соответствующие институты, организовано Всесоюзное общество генетиков и селекционеров, резко усилена подготовка специалистов в этих областях).

Позднее этому периоду в истории нашей науки была посвящена обширная литература. В частности, очень подробно история разгрома генетики в СССР описана в приведенных в списке рекомендуемой литературы книгах В. Сойфера (1993) и Ж. Медведева (1993). Безусловно, сессия ВАСХНИЛ 1948 года была частью обширной идеологической кампании, связанной с началом эпохи «холодной войны». Подобные, с позволения сказать, «дискуссии» происходили и в физиологии (Объединенная сессия АН и АМН СССР, 1950), и в эволюционной морфологии (1953), а также в физике, языкознании, современной литературе, музыке. Определенную роль в разгроме советской генетики сыграла и личность самого Т.Д. Лысенко, который в тот период был президентом ВАСХНИЛ и непрекаемым авторитетом в биологии. Немаловажным было и то обстоятельство, что многие советские селекционеры, создававшие высокопродуктивные сорта растений, придерживались ламаркистских взглядов и поддерживали Лысенко.

Однако в публикуемых анализах причин «лысенковщины», как правило, не учитывается одно очень важное обстоятельство. Глубинной причиной подобного бытовавшего в стране псевдогосударственного подхода «хватать и не пущать» являлось, да и сейчас нередко является, обывательское представление о том, что существует лишь одна «правда», а если есть две противоположные точки зрения, то одна из них обязательно правильная, а другая — нет. В таком случае, зачем же тратить деньги и время на разработку «неправильного» направления в науке? Анализируя события 1948 года, многие авторы отмечают, что произошла ошибка, что не разобрались и поддержали неверное направление. Но в ходе дискуссии по вопросам физиологии на Объединенной сессии АН и АМН СССР в 1950 г. единственным «правильным» направлением в физиологии высшей нервной деятельности были объявлены работы школы И.П. Павлова с соответствующими административными выводами. Несмотря на то что учение Павлова действительно является выдающимся достижением, закрытие альтернативных школ также затормозило развитие физиологии, хотя, может быть, и не в такой сильной степени.

На самом же деле, наука не может и не должна развиваться без наличия альтернативных точек зрения. Антидарвинизм генетиков стимулировал работы С.С. Четверикова и его последователей и привел к возникновению популяционной и эволюционной генетики. Исследования нашего современни-

ка А.С. Северцова возникли как реакция на доводы неоламаркистов против теории Дарвина. Безусловно, теория номогенеза Л.С. Берга стимулировала работы И.И. Шмальгаузена. Многие факты, полученные как генетиками-антидарвинистами (например, невозможность отбора в чистых линиях), так и неоламаркистами (направленность и неравномерность темпов эволюции, фиксация адаптивных модификаций), были верными. Неверной была их интерпретация. История развития генетики и теории эволюции в XX веке является одним из самых ярких примеров плодотворности параллельного существования альтернативных научных теорий.

Глава IX. Современные концепции биологической эволюции. Эволюция разума и биологическое будущее человечества

Эволюционное учение, как известно, представляет собой систему идей и концепций в биологии, утверждающих историческое прогрессивное развитие биосферы Земли, составляющих ее экосистем, а также отдельных видов и других таксонов, которое может быть вписано в глобальный процесс эволюции Вселенной. Первые эволюционные представления появились уже в античности, но только труды Чарльза Дарвина превратили эволюционизм в фундаментальную концепцию биологии. И хотя единой и общепризнанной теории биологической эволюции до сих пор не создано, сам факт эволюции сомнению ученых не подвергается, так как имеется огромное число подтверждающих ее научных теорий и фактов. Вместе с тем речь здесь может идти лишь об общих идеях и положениях, изложенных в знаменитой книге Ч. Дарвина, именно они (и, прежде всего, *селекционизм* как идея о формирующем новые виды естественном отборе, представляющая квинтэссенцию дарвинизма) остаются практически неизменными. С этих позиций современным дарвинизмом следует считать и так называемую *синтетическую теорию эволюции (СТЭ)*, сформировавшуюся в середине XX века на основе синтеза классического дарвинизма с достижениями современной генетики. Основой для эволюции по СТЭ считается динамика генетической структуры популяций, а основным движущим фактором — естественный отбор. Однако наука продолжает развиваться и совершенствоваться, и достигнутые передовыми теоретическими разработками новейшие положения СТЭ отличаются от первоначальных ее постулатов. Появилась также группа пока еще слабо разработанных эволюционных концепций, согласно которым видообразование (ключевой момент органической эволюции) может происходить очень быстро — буквально за несколько поколений. При этом влияния каких-либо длительно действующих эволюционных факторов, за исключением отсекающего отбора, не происходит. Подобные эволюционные воззрения получили название *сальтационизм*.

Его сторонникам удалось, в частности, показать, что, например, у растений основанное на полиплоидии видообразование носит весьма отчетливый сальтационный (скачкообразный) характер. Все большее распространение получает и так называемая *нейтральная теория молекулярной эволюции*.

1. Синтетическая теория эволюции

Как уже говорилось выше, первоначальная теория эволюции Ч. Дарвина в дальнейшем подверглась значительным уточнениям, дополнениям и исправлениям. В частности, достижения в области генетики привели к новым представлениям об эволюции как процессе естественного отбора признаков, детерминированных генетически. В нем элементарной единицей эволюции служит популяция, а элементарным эволюционным явлением — происходящее в недрах популяции стойкое наследственное преобразование генофонда. Кроме того, механизм эволюции стал рассматриваться состоящим из двух частей: случайные мутации на генетическом уровне и наследование наиболее удачных с точки зрения приспособления к окружающей среде мутаций, поскольку именно их носители выживают и оставляют потомство. Таким образом, синтетическая теория в ее нынешнем виде образовалась в результате переосмысления ряда положений классического дарвинизма с позиций генетики начала XX века. После переоткрытия законов Менделя (1901 г.), доказывающих дискретную природу наследственности, и особенно благодаря созданию теоретических основ популяционной генетики трудами Р. Фишера (1918–1930), Дж. Б.С. Холдейна-младшего (1924), С. Райта (1931, 1932), Н.В. Тимофеева-Ресовского (1939) и Ф.Г. Добржанского (Dobzhansky, 1951, 1959, 1970), учение Ч. Дарвина, наконец-то, приобрело прочный генетический фундамент. Непосредственным толчком к становлению популяционной генетики как науки послужил выход в свет знаменитой статьи С.С. Четверикова (1926). Из этой работы стало ясно, что отбору подвергаются не отдельные признаки и отдельные особи, а генофонд всей популяции. Через фенотипические признаки отдельных особей осуществляется отбор генотипов популяции, ведущий к распространению полезных изменений. Толчок к развитию синтетической теории дала и гипотеза о рецессивности новых генов, согласно которой в каждой воспроизводящейся группе организмов во время созревания гамет в результате ошибок при репликации ДНК постоянно возникают мутации — новые варианты генов.

Структурно синтетическая теория эволюции состоит из разделов о микро- и макроэволюции. Раздел о *микроэволюции* рассматривает предшествующие макроэволюции процессы преобразования генетико-экологической структуры популяции, которые могут привести к формированию нового вида. Реально вид существует в виде популяций, которые и являются элементарными единицами эволюции.

Учение о *макроэволюции* занимается вопросами происхождения надвидовых таксонов, таких как семейства, отряды, классы и т.д., изучает основные

направления и закономерности эволюции, развития и происхождения жизни на Земле в целом, включая происхождение и будущее человека как биологического вида.

Изменения, которые изучаются в рамках микроэволюции, доступны непосредственному наблюдению (примером может служить описанное выше явление «индустриального меланизма», обнаруженное у английских популяций березовой пяденицы), тогда как макроэволюция происходит на протяжении длительного исторического периода времени и ее процесс может быть лишь реконструирован задним числом. Тем не менее макроэволюция и микроэволюция, хотя и происходят на основе генетических механизмов, в конечном счете всегда находятся под воздействием изменений в окружающей среде.

Основные положения СТЭ заключаются в следующем:

1. Основной движущий фактор эволюции — естественный отбор как следствие конкурентных отношений борьбы за существование, особенно острых внутри вида или популяции (отдельно следует подчеркнуть, что это главный постулат и классического дарвинизма). Согласно СТЭ, важными факторами формообразования являются также мутационный процесс (мутации разных типов), дрейф генов (генетико-автоматические процессы) и различные формы изоляции.

2. Эволюция протекает дивергентно, постепенно, через отбор мелких случайных мутаций. Новые формы могут образовываться через крупные наследственные изменения (сальтации). Их жизненность также определяется отбором. Нетрудно видеть, что и второй постулат СТЭ полностью совпадает с основными положениями теории Ч. Дарвина.

3. Эволюционные изменения случайны и ненаправленны. Исходным материалом для эволюции служат разного рода мутации. Сложившаяся исходная организация популяции и последовательные изменения условий среды ограничивают и определяют тенденции наследственных изменений в направлении неограниченного прогресса (заметим в скобках, что и по этому положению СТЭ и классический дарвинизм, если, конечно, поменять современный термин «мутации» на дарвиновскую «неопределенную изменчивость», оказываются практически тождественны).

4. Макроэволюция, ведущая к образованию надвидовых групп, осуществляется через процессы микроэволюции и каких-либо особых механизмов возникновения новых форм жизни не имеет. Это, пожалуй, единственное положение СТЭ, формально отсутствующее в классическом дарвинизме, но, во-первых, оно по сути совершенно не принципиально и, во-вторых, обусловлено всего лишь тем, что сами понятия «микроэволюция» и «макроэволюция» были введены исключительно для СТЭ и для теории Дарвина как таковой лишены смысла.

Говоря об элементарных явлениях и факторах эволюции, один из основоположников СТЭ Н.В. Тимофеев-Ресовский (1958, 1977) элементарной эволюционной структурой называл популяцию, элементарным эволюционным явлением — стойкое изменение генотипического состава популяции, элементарным популяционным материалом — популяционный генофонд, а элементарными эволюционными факторами — мутационный процесс, «волны жизни», естественный отбор и изоляцию. Это тоже достаточно близко к основным положениям эволюционной теории Ч. Дарвина.

Согласно постулатам СТЭ, главное требование к популяциям, выступающим в качестве элементарных единиц эволюции, — способность трансформироваться в элементарный эволюционный материал. А это, в свою очередь, осуществимо при следующих условиях:

- у всех особей, составляющих популяцию, должны происходить наследственные изменения материальных единиц-генов;
- эти изменения должны затрагивать все свойства особей, вызывая их отклонения от исходных;
- они должны затрагивать биологически важные свойства особей;
- изменения эти должны быть четко выражены у популяций, обитающих в природных условиях;
- часть таких изменений должна «выходить» на историческую арену эволюции, участвуя в образовании таксонов низшего ранга;
- скрещивающиеся таксоны должны различаться наборами и комбинациями элементарных единиц наследственной изменчивости.

В соответствии с основными положениями СТЭ требованиям, предъявляемым к элементарному эволюционному материалу, вполне соответствуют различного рода мутации — генные, хромосомные, геномные. Необходима лишь достаточная частота их возникновения, четкость в проявлении мутантных признаков, их хорошо выраженная биологическая значимость и достаточно заметные различия между природными таксонами. Не менее важны и так называемые элементарные эволюционные факторы, воздействующие на количественные соотношения генов в генофонде конкретной популяции. Такого рода факторы должны быть достаточно эффективным поставщиком эволюционного материала, необходимого для адаптивных изменений генотипического состава популяции, и в то же время обеспечивать расчленение исходной популяции на две или несколько группировок, создавая внутрипопуляционные изолирующие барьеры.

Первый фактор, удовлетворяющий названным требованиям и одновременно являющийся прямым поставщиком элементарного эволюционного материала, это мутационный процесс. Правда, сам по себе он не способен оказывать направляющее воздействие на эволюцию. Для этого нужен второй фактор, а

именно популяционные волны, или, как назвал их академик В.И. Вернадский, «волны жизни», — резкие и нерегулярные перепады численности популяций под воздействием климатических и трофических изменений, природных катастроф и т.п.

Эволюционная роль «волн жизни» проявляется в двух направлениях. Во-первых, в произвольных изменениях частот генов в популяциях в связи с резкими перепадами их численности (принцип «горлышка бутылки», названный С. Райтом «дрейфом генов», а Н.П. Дубининым — «генетико-автоматическими процессами»). Генетически это приводит к увеличению гомозиготности в связи с учащением близкородственных спариваний и одновременно к изменениям в концентрации различных мутаций, а также к снижению разнообразия генотипов, содержащихся в популяции. Последнее же, в свою очередь, может привести к непредсказуемым изменениям направленности и интенсивности действия отбора.

Третий из элементарных факторов эволюции — это изоляция. Об изоляции много писал Ч. Дарвин, не обошли ее вниманием и творцы современной синтетической теории. Известно, что нарушая свободное скрещивание, этот фактор призван закреплять возникающие как случайно, так и под действием отбора различия в наборах и численности генотипов. Различные формы изоляции и их эволюционное значение достаточно подробно разбирались выше. Остается напомнить лишь главное: основным результатом любой изоляции, независимо от ее типа и характера, является возникновение в изолированных группировках независимых генофондов и итоговое оживление микроэволюционного процесса. А это, в свою очередь, может привести к дивергентному формообразованию, вплоть до трансформации обособленных популяций в самостоятельные виды.

Наконец, в качестве последнего, четвертого элементарного фактора эволюции выступает естественный отбор. Его генетическая сущность — дифференцированное (неслучайное) сохранение и поддержка накапливающихся в популяции определенных генотипов и избирательное участие последних в передаче материалов наследственности следующему поколению. При этом естественный отбор воздействует не на отдельный фенотипический признак и не на отдельный ген, то есть не на молекулярно-генетические структуры, как таковые, а на фенотип как целостную живую систему, иначе говоря, на организм в целом, сформированный в результате взаимодействия с генотипом, обладающим определенной нормой реакции.

Как уже говорилось выше, в природе действуют три основные формы отбора. Это так называемый движущий отбор, при котором в результате новых мутаций или рекомбинаций уже имеющихся генотипов, а также при изменении экологических условий в популяции возникают новые генотипы с се-

лективными свойствами. Под контролем такого отбора генофонд популяции изменяется как единое целое и полностью исключена дивергенция дочерних форм. Второй вид отбора получил название стабилизирующего. Его роль сводится к формированию и сохранению в популяции устойчивого, оптимального для данных экологических условий фенотипа и защиты его от давления любой фенотипической изменчивости. Наконец, третья форма отбора — дизруптивный — обеспечивает эволюционный процесс дивергенции — зарождение в недрах популяции нескольких различающихся дочерних форм, дальнейшее их расхождение и обособление в условиях полной или частичной изоляции и, наконец, преобразование в отдельные виды.

Таковы основные положения синтетической теории эволюции. Очевидно, что это отнюдь не какая-то новая теория, призванная заменить якобы доказавший свою несостоятельность классический дарвинизм. Нет, это все тот же дарвинизм, но дарвинизм современный, развитый, усовершенствованный и дополненный достижениями и новыми взглядами многих других наук — популяционной и молекулярной генетики, палеонтологии, биогеографии, экологии, биофизики и даже математики. Тем не менее СТЭ, конечно же, не единственная теория, стремящаяся понять и объяснить сложнейший и противоречивый процесс развития органического мира. Ниже приводятся и некоторые другие современные представления об эволюции, обзор которых, конечно же, не претендует ни на полноту, ни на истину в последней инстанции.

2. Нейтральная теория молекулярной эволюции

Согласно этой теории, основным разработчиком которой является Мотоо Кимура, в эволюции важную роль играют случайные мутации, не имеющие приспособительного значения, в итоге в небольших по размерам популяциях естественный отбор, как правило, не играет решающей роли. Это хорошо согласуется с фактом постоянной скорости закрепления мутаций на молекулярном уровне, что позволяет, к примеру, оценивать время расхождения видов. В то же время следует подчеркнуть, что рассматриваемая теория не оспаривает ведущей эволюционной роли естественного отбора, дискутируются лишь доли мутаций, имеющих приспособительное значение, и процессы молекулярной эволюции живых объектов на уровнях не выше организменных. Тем не менее для объяснения синтетической эволюции она не подходит, в частности по математическим соображениям. Дело в том, что исходя из статистических закономерностей, рассчитанных для элементарных эволюирующих группировок, мутации в них могут появляться случайно, но при этом вызывать как сразу готовые приспособления, так и те изменения, которые возни-

кают постепенно. Таким образом, выдвинутые Мотоо Кимурой и его последователями представления о нейтральной эволюции на самом деле вовсе не противоречат теории естественного отбора, а лишь объясняют процессы, происходящие на клеточном, надклеточном и органном уровнях.

Другое дело так называемые *недарвиновские теории эволюции*, о которых и пойдет речь дальше. Вот они действительно, как правило, отказываются от главной доктрины дарвинизма — естественного отбора — и предлагают вместо него порой реальные, а иногда и вовсе нереальные движущие силы, процессы и явления.

3. Недарвиновские теории эволюции

Это *теории, основанные на общих или специфических биологических законах, управляющих изменениями форм живого независимо от естественного отбора*. Примером может служить уже рассматривавшаяся нами выше *теория номогенеза* (закономерной эволюции), предложенная в начале XX века академиком Л.С. Бергом. Роль случайности в эволюционном процессе Берг не признавал, а естественный отбор считал консервативной силой, охраняющей уже сложившиеся формы жизни от появления случайных «монстров». Эволюция предопределена и совершается крупными скачками на основе неизвестных внутренних сил, а факторы внешней среды играют второстепенную роль. В последние десятилетия разработано несколько вариантов теории «номогенеза», в которых на место «неизвестных внутренних сил» ставились конкретные законы и факторы. Такова, например, *концепция эволюции на базе общей теории систем Ю.А. Урманцева*. В ней постулируется семь и только семь способов преобразования любой системы, будь то молекулы гексозы или венчик цветка. Простор эволюционных событий ограничивается тем, что биологическая эволюция также «обязана» придерживаться этих способов. Известный биолог С.В. Мейен указывал в этой связи на законы структурных композиций, определяющих взаимопереходы, например, форм листовой пластинки в процессе эволюции. Весьма симптоматично, что и твердо стоящий на позициях современного дарвинизма А.В. Яблоков (1989), тем не менее, признает наличие «эволюционных запретов», распространяющихся отнюдь не только на живую природу. В качестве характерного примера он указывает, в частности, на возможность существования всего 231 формы кристаллической решетки.

Теории эволюции на базе крупных скачков (пунктуализм, или прерывистое равновесие). Сторонники этой теории (С. Гулд, С. Стейн, В. Элдридж) утверждают, что прерывистые изменения преобладают в истории органиче-

ской жизни и что эволюция в этой связи сконцентрирована в очень быстрых актах видообразования. На примере происхождения человека утверждается, что никакого градуализма (постепенного накопления первоначально малых изменений) не было обнаружено ни в одном из таксонов гоминид. Апологеты этой концепции считают, что процесс эволюции идет путем редких и быстрых скачков, а в 99% своего времени вид пребывает в стабильном состоянии (стазисе). В предельных случаях скачок к новому виду может совершаться в течение одного или нескольких поколений, и в популяции, состоящей всего из десятка особей. Эта гипотеза опирается на широкую генетическую базу, заложенную рядом фундаментальных открытий в молекулярной генетике и биохимии. Таким образом, *пунктуализм* не столько отверг генетико-популяционную модель видообразования, как и представления Ч. Дарвина о роли естественного отбора, и его идею о том, что разновидности и подвиды являются зарождающимися видами, сколько сфокусировал свое внимание на молекулярной генетике особи как носителя всех свойств вида. Ценность концепции пунктуализма заключается и в идее разобщенности микро- и макроэволюции и независимости управляющих ими факторов. С этих позиций пунктуализм, как и другие неदारвиновские концепции, на самом деле не только не противоречит СТЭ (современному дарвинизму) и, тем более, не является его альтернативой, а напротив, они дополняют и развивают друг друга, формируя новую интегрированную синтетическую теорию эволюции, обогащенную достижениями и так называемых неदारвиновских эволюционных представлений.

Теории эволюции, где хаотические генетические изменения выступают самостоятельной движущей силой эволюции (теории мутационной эволюции), а не только поставщиком исходного материала для творческой работы естественного отбора. Эти взгляды известны с начала XX века как антидарвиновская теория мутационной эволюции (Г. де Фриз, С. Коржинский, Л. Кено, И. Лотси и др.), но они неоднократно получали новые импульсы к возрождению и развитию. Последний пример — рассмотренная нами выше нейтральная теория молекулярной эволюции, постулирующая решающую роль нейтральных мутаций в качестве важнейшего фактора эволюционных преобразований (М. Кимура и др.).

Теории эволюции, придающие первостепенное значение биологической кооперации, взаимопомощи между биологическими индивидами и их сообществами, а не индивидуальной конкуренции и борьбе за существование — предпосылкам дарвиновского естественного отбора. Подобные эволюционные воззрения представляют наибольший общебиологический интерес, поскольку учитывают надиндивидуальные уровни эволюции — тот факт, что всякий индивид составляет часть популяции, экосистемы. Так, один из сторонников

этой идеи В.А. Красилов, назвавший свою концепцию *экосистемной теорией эволюции*, предполагает, что первичными могут быть изменения надорганизменных систем, и тогда организмы вынуждены вторично меняться, чтобы гармонично вписаться в обновленные системы надорганизменных рангов. Современный натурфилософ, синергетик и член Римского клуба Эрих Янч полагает, что адекватное понимание биологической эволюции невозможно без учета взаимодействия (коэволюции) живых организмов и целых экологических систем, в состав которых они входят. Э. Янч вслед за К. Уоддингтоном делает акцент на *эпигенетической эволюции* — изменениях живых организмов, вызванных избирательной активацией одних генов и подавлением функционирования других. Этот процесс прямо зависит от факторов среды, «так что [по словам К. Уоддингтона (1964)], при одних и тех же генетических структурах получаются совершенно различные свойства и поведенческие репертуары организмов; в то же время одинаковые формы и поведение могут базироваться на различных наследственных задатках». Близкие взгляды высказывал и знаменитый русский анархист (кстати, в свое время не менее известный и как крупный ученый-естествоиспытатель) П.А. Кропоткин. В своей книге «Взаимопомощь как фактор эволюции» он специально подчеркивал, что живые существа оказывают друг другу «бессознательную поддержку в суровой борьбе за существование — борьбе не столько между индивидами, сколько борьбе масс живых организмов против враждебного окружения. Таким образом, эволюция мыслилась им, в первую очередь, как процесс, направленный на совершенствование кооперативного взаимодействия между индивидами.

В 80-е годы XX столетия идеи К. Уоддингтона об эпигенетической эволюции получили развитие в концепциях М.А. Шишкина (1984, 1986, 1988) и П. Олберча (Alberch, 1980, 1982, 1985). Работая независимо друг от друга, они практически одновременно пришли к сходным представлениям, суть которых заключается в сведении эволюционного процесса к преобразованию системы развития, приводящему к характерному для вида потенциальному пространству возможных фенотипов. Согласно их идеям, любые из осуществимых путей развития воспроизводятся как целостная реакция системы развития или эпигенетической системы [креодов по Уоддингтону (1964)] и не могут быть сведены к действию каких-либо отдельных ее элементов. Эпигенетическая система содержит информацию о главном пути развития — адаптивной норме (креоде) и аберративных путях (субкреодах) и таким образом создает динамическое равновесное состояние системы и общее пространство всех возможных отклонений от него — флуктуаций. При этом наиболее устойчивым будет развитие фенотипов, являющихся нормой.

По мнению А.Г. Васильева (2005), обе выдвинутые теории в равной мере опираются и на взгляды К. Уоддингтона, и на представления И.И. Шмальга-

узена, который рассматривал наследственные изменения фенотипа не как прямые эффекты мутаций, а как результат длительного процесса фиксации естественным отбором целостных онтогенетических процессов (реакций) — стабильных морфозов. Согласно представлениям М.А. Шишкина (1988), устойчивое воспроизведение из поколения в поколение «нормальных фенотипов» и есть их механизм наследования. Такие устойчиво наследующиеся главные пути развития (нормальные фенотипы) благодаря регуляции эпигенетической системы обладают способностью при наличии у вида нескольких «норм», например адаптивного полиморфизма (Тимофеев-Ресовский, 1965), воспроизводить «правильные» менделевские числовые соотношения. Тогда редкие абберативные отклонения развития (дарвиновская неопределенная, или, согласно современным представлениям, мутационная изменчивость) задают пространство флуктуаций развитийной (эпигенетической) системы и служат сырым материалом эволюции.

Согласно П. Олберчу, развитийные ограничения накладываются на градуалистическое действие прямого движущего отбора, отчего эволюция представляет собой результат дифференцированного выживания морфологических новшеств. Тем не менее формирование последних на основе развитийных программ отнюдь не случайно. Морфологическое проявление (экспрессия) генетических мутаций есть эпигенетическое свойство, и оно может быть следствием фенетических трендов, параллелизмов и конвергенций. Таким образом, взгляды П. Олберча, по меткому определению А.Г. Васильева (2005), перекидывают мостики между теорией М.А. Шишкина и номогенетическими представлениями С.В. Мейена (1975, 1988).

Теории эволюции, использующие концепции синергетики (работы И.Р. Пригожина, Г. Хакина и др.). Приведенные здесь теории с не меньшим правом могли бы рассматриваться и в предшествующем пункте, посвященном концепциям кооперативной эволюции, тем более, что синергетика с ее представлениями о диссипативных структурах¹ всегда исходит из факта кооперации тех или иных объектов между собой, что приводит к формированию целостных систем, которые представляют собой нечто большее, чем слагающие их элементы. Между тем Э. Янч, ратующий за коэволюцию структуры организмов и надорганизменных систем, в то же время опирается в своей концепции эволюции на синергетические тенденции к нарастанию хаоса и представления о том, что биологический объект любого типа представляет собой диссипативную структуру и эволюирует по соответствующим законам. Э. Янч полагает, что простые диссипативные структуры из молекул и их комплексов предше-

¹ Диссипативной в биоэнергетике называют природную систему, полная энергия которой при движении и других формах жизнедеятельности убывает, переходя в теплоту (возрастание энтропии).

ствоvalи возникновению живых существ и явились предпосылкой для их появления на Земле в дальнейшей эволюции. При этом А.М. Хазен подчеркивает роль хаоса как беспорядочной совокупности объектов, поставляющего материал для эволюции с формированием глобальной тенденции к нарастанию хаоса. Слишком упорядоченные системы оказываются нежизнеспособными. Словом, при всем сходстве теорий кооперации и синергетики они всё же существенно различаются, так что отдельное их рассмотрение не только правомерно, но и вполне оправданно.

4. Эволюция разума и биологическое будущее человечества

Одним из наиболее спорных в концепции неограниченного прогресса является вопрос об эволюционном будущем биологической природы человека, а также о том, каково место и значение антропогенного фактора в современной эволюционной ситуации. Ответ на этот вопрос имеет глубокое методологическое значение для развития представлений о перспективах органической эволюции в условиях научно-технического прогресса и для решения проблемы биологического будущего человечества. В чем оно, это будущее, какова эволюционная судьба человека как биологического вида, заканчивается ли органическая эволюция на человеке или эволюция эта продолжается? Многие морфологи полагают, что эволюционные изменения человека происходят сейчас и будут продолжаться в будущем. Таково, например, было мнение А.Н. Северцова, а в дальнейшем к нему присоединились В.М. Шимкевич, Б.С. Житков, А.Т. Шаталов и др. Более того, они уверены, что путь дальнейшей биологической эволюции человека давно намечен (он прослеживается по характерным, наиболее часто встречающимся аномалиям костей, а также ряду физиологических тенденций). Поэтому почти все они смело говорят о тенденции развития человека в определенном направлении. Будущее разумное человекоподобное существо — *Homo sapientissimus* (Человек особо разумный) будет, с их точки зрения, характеризоваться коротким, слабым туловищем с короткими ногами, огромной беззубой головой и длинными трехпалыми руками (рис. 65). Физиологическое же усовершенствование человека пойдет по пути ускорения физического и полового созревания, удлинения индивидуальной жизни и отдаления старости, расширения репродуктивного развития (пролонгация).

Однако с подобной постановкой вопроса вряд ли можно согласиться. Во-первых, бесконечность эволюции проявляется, как уже говорилось, через множество конечных эволюций отдельных филогенетических ветвей, а бесконечность эволюции жизни во Вселенной — через конечные эволюции приро-

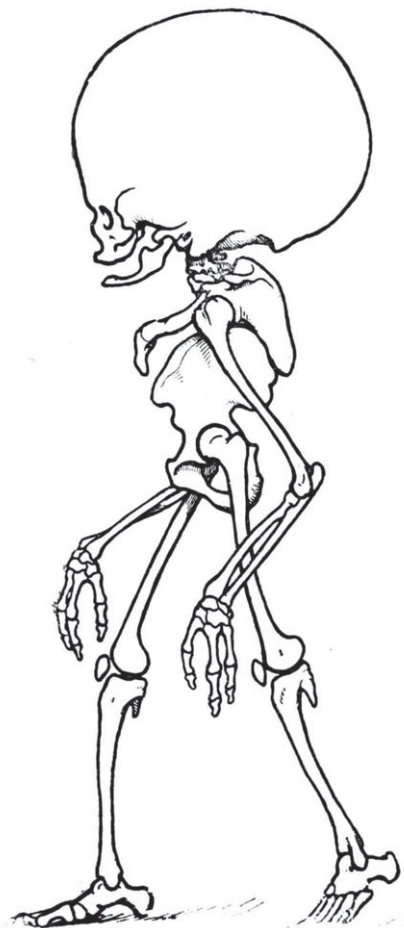


Рис. 65. Гипотетический облик скелета человека будущего (Быстров, 1957).

ды на отдельных планетах. Таким образом, отрицание бесконечности эволюции человека на Земле ни в коей мере не противоречит принятой концепции развития жизни.

Во-вторых, эволюция природы человека, как и любого другого биологического вида, возможна только при действии естественного отбора — борьбы за существование, ибо сама по себе наследственная (мутационная) изменчивость не может без естественного отбора обусловить эволюционное развитие, тем более развитие в направлении к усовершенствованию природы человека. Это, несомненно, и произошло около 50 тысяч лет назад, когда оформился кроманьонец.

Дело в том, что человек, в отличие от всех других животных, боролся за свою жизнь с помощью своего разума и социального усовершенствования, в связи с чем отбор (когда он еще действовал) вел к постепенному совершенствованию строения и функций головного мозга. Но чем совершеннее становился мозг человека, тем совершеннее делалось его оружие, социальная организация его населения и тем легче для человека становилась борьба за жизнь.

Безусловно, на ранних этапах развития человеческого общества должен был существовать и естественный отбор, направленный на появление способностей жертвовать собственной жизнью ради интересов племени. Это и было важнейшей предпосылкой для возникновения необходимой для развития человечества социальности. Об этом писал еще Ч. Дарвин: «...те общества, которые имели наибольшее число сочувствующих друг другу членов, должны были процветать больше и оставить после себя более многочисленное потомство» (цит. по: Яблоков, Юсуфов, 1998, с. 271). И прав Дж. Холдейн, считающий, что именно отбор по «генам альтруизма» вывел «человека в люди». С этой точки зрения в основе возникновения Человека разумного как вида,

несомненно, лежат альтруистические наклонности, определявшие преимущество их обладателей в условиях коллективной жизни.

Но по мере социального развития человечества роль естественного отбора отходила на второй план. Постепенное ослабление борьбы за существование неминуемо вело к выходу человека из состава окружающего его биоценоза, а это, в конце концов, привело к ослаблению и прекращению действия естественного отбора, к замене биологической эволюции на социальную.

Совершенно естественно, что для того, чтобы биологическая эволюция человека продолжалась и теперь, нужно поставить людей в такие условия, в которых они расплачивались бы жизнью или, по крайней мере, успехом репродукции (скоростью воспроизведения потомства) за те или иные свои морфологические особенности, наследственные морфологические уклонения. Только в этом случае такие особенности (мутации) могут приобрести эволюционное значение.

«Естественный отбор перестал играть роль ведущего фактора эволюции в человеческом обществе. Биологическая закономерность — взаимные отношения между организмами в процессе жизни — уступили место социальной закономерности: отношениям людей в процессе производства. Превращение естественного отбора во второстепенный фактор... не означает прекращения развития. Напротив, развитие человеческого общества, подчиняющееся социальным факторам, идет со скоростью, несравнимой со скоростью биологической эволюции» (Камшилов, 1961, с. 106).

Гигантское эволюционное преимущество человека состоит в том, что такое качество, как сознание, позволило ему в совершенно новых формах приспособляться к среде. Сознание, фиксируя в себе итоги социальных преобразований, стало фактором фантастически быстрой духовной эволюции самого человека. Медленное течение генетической эволюции у человека как бы заменилось быстрыми процессами изменения духовного и социального мира человека и окружающей его среды. В генетической эволюции человечество, собственно, уже не нуждалось.

Человек достиг способности сознания, перенимания и передачи культуры, знаний, опыта. Благодаря этому он уже не отдан исключительно во власть наследования генов, во власть биологической наследственности, а приобрел способность социального наследования, которое имеет огромный радиус действия. При этом способность к социальному наследованию обусловлена соответствующим набором генов, который является характерной особенностью нашего вида, т.е. имеет биологическую основу. В числе таких основ, предопределивших переход человека от биологического к социальному наследованию, — относительно длительный период роста и созревания, в несколько раз превышающий период «детного развития» у других млеко-

питающих. Это можно рассматривать как еще одну преадаптацию, которая в конечном счете создает условия для длительного периода приобретения культурных и технических навыков, передачи опыта и знаний, обучения, а также для воспитания дисциплины эмоций, необходимой в любой наследственной группе людей.

Но что же дальше? Что ждет человечество в будущем, после того как прекратилось действие естественного отбора и элиминации резко уклоняющихся от нормы генотипов уже не происходит? Ответ, который дают многие из современных биологов, весьма далек от оптимизма.

Так, по мнению американского генетика, лауреата Нобелевской премии Германа Мёллера (Müller, 1936), популяции людей, не испытывающие действия естественного отбора, отмечающего отклонения от нормы (не последнюю роль в этом играют и достижения практической медицины), должны все больше и больше отягощаться вредными мутантными генами и, в конце концов, — вырождаться. Единственное, что может предотвратить процесс вырождения, это, по мнению Мёллера, стерилизация носителей «опасных» мутаций.

Однако сторонники пессимистического взгляда на будущее человечества (в том числе апологеты евгеники) забывают о том, что человек — это не только биологический, но и социальный объект, и «пробелы» биологические он способен успешно компенсировать социальными преимуществами своего поведения и деятельности. В этом отношении особенно интересны высказывания известного ученого-невролога, основоположника отечественной нейрогенетики Сергея Николаевича Давиденкова (1947).

С его точки зрения, в итоге прекращения отбора, что имело место 30–50 тысяч лет назад, происходила своеобразная «экспансия наименее приспособленных» (т.е. распространение вредных мутаций и вообще гигантский генетический полиморфизм популяций), приведшая к явной «разболтанности» нервной системы, обнаруживаемой у наших предков. Она проявлялась в различных ритуалах, магии, ворожбе, колдовстве, шаманстве и т.п. «Экспансия инертных, психастеников и истеричных в человеческой предыстории, — пишет С.Н. Давиденков, — не только ничем не компенсировалась, но, наоборот, подвергалась особому культу, что привело к своеобразному уклонению духовного развития человека, впервые обращающему на себя внимание в позднемладенскую эпоху».

Иначе говоря, вначале всё шло по Мёллеру. А что получилось потом? Потом, как считает С.Н. Давиденков, начался процесс тренировки высшей нервной деятельности и фенотипической блокировки неврозов. Поведение человека начинает диктоваться воспитанием больше, чем врожденными свойствами его нервной системы. Для участия в коллективе требовалось «владеть собой», сдерживать непосредственное проявление своих эмоций. Период неврозов

прошел. Воспитание стало главным фактором формирования человеческой психики. Так побеждались «дефекты наследственности» (следствие прекращения действия естественного отбора) — путем поглощения специфической внешней информации, через социальное наследование, сменившее наследование биологическое. Социальная эволюция пришла на смену эволюции биологической.

Это глобальное по своим масштабам и последствиям событие привело к парадоксальной ситуации. Освободившись из-под фатального гнета среды и перестав быть объектом биологической эволюции, человек, его сознание становятся важнейшим фактором органической эволюции, а это делает человека не свободным от биологической эволюции, сколько бы он не мнил себя владыкой и хозяином окружающей природы. Насколько прав был великий Гёте, писавший, что «природа не признает шуток, она всегда правдива, всегда серьезна, всегда строга; она всегда права; ошибки же и заблуждения исходят от людей». Ту же мысль, но в еще более определенной форме, высказал совсем забытый нами в последнее время Ф. Энгельс: «Не будем, однако, слишком обольщаться нашими победами над природой. За каждую победу она нам мстит. Каждая из этих побед имеет, правда, в первую очередь те последствия, на которые мы рассчитывали, но во вторую и третью очередь совсем другие, непредвиденные последствия, которые очень часто уничтожают значение первых».

Взаимоотношение человека с породившей его природой, взаимоотношение биосферы со сферой разума и труда — ноосферой — становится одной из наиболее важных и трудноразрешимых проблем человечества. Возникающие на этой почве конфликты, совокупность которых нередко воспринимается как глобальный экологический кризис, а то и катастрофа, бесчисленны и многообразны. При ближайшем рассмотрении большинство из них имеет одну общую основу, суть которой заключается в противоречивом взаимодействии двух способных к саморегуляции систем — биосферы и человеческого общества.

При этом в действительности экологический кризис заключается не в том, что в результате непродуманных действий человека оскудевают и гибнут биологические природные ресурсы, а в том, что подрывается способность природных комплексов к саморегуляции и регенерации или же система саморегуляции, так тоже бывает, начинает работать против человека и человечества (Шварц, 1975). Возникновение социально развитого общества создает объективные предпосылки к появлению нового, более гармонического единства. Реализация этих предпосылок должна быть основана на экологических знаниях, законах развития биосферы, на умении прогнозировать формы и направления органической эволюции под влиянием антропогенного фактора.

Длительное время эволюция рассматривалась почти исключительно как развитие живых организмов, как поток филогенезов. Сейчас, однако, стало ясным, что эволюция организмов и эволюция биосферы — взаимосвязанные процессы.

Биологическая эволюция — сложный, противоречивый, диалектический процесс исторического развития органических форм, магистральной линией которого является прогрессивное развитие от простого к сложному. На протяжении трех миллиардов лет эволюция органического мира прошла несколько этапов. Первый из них ознаменовался возникновением биологического круговорота и первичной биосферы, состоящей преимущественно из простейших организмов (протобионтов), второй — усложнением циклической структуры жизни в результате появления надстройки из многоклеточных организмов. Эти первые два этапа осуществлялись под воздействием чисто биологических факторов и могут быть названы периодом биогенеза.

Третий этап связан с возникновением человеческого общества и появлением нового фактора эволюции — сознательной деятельности людей, изменяющей и преобразующей биосферу. Только со становлением развитого человеческого общества возникает новый аспект эволюции — социальный, вызывающий не только ускорение всего процесса эволюции, но и принципиально изменяющий его характер, направление, сущность и последствия. По своей значимости, по масштабам и значению третий этап эволюции, по крайней мере, равен первым двум этапам «биологической» эволюции, а по глубине и возможным последствиям — значительно превосходит их. Возникает вопиющее противоречие: с одной стороны, человек — продукт биологической эволюции, живое существо, подчиненное биологическим законам, зависимое от биосферы, неотделимое от нее и развивающееся вместе с ней, а с другой — человек, благодаря своему сознанию и своей социальности, выходит из-под власти природы, более того, он преобразует природу в своих интересах, оказывает влияние на ее эволюцию, изменяя характер и направления последней.

Как живой организм, как биологический вид человек является естественным элементом природы и объектом органической эволюции, и потому он не свободен от воздействия окружающей среды, вынужден приспосабливаться к ней, заинтересован в ее сохранении и оптимальной стабилизации. Но как явление социальное человечество само становится важнейшим фактором эволюции органических форм, изменяет природу, разрушает природные комплексы и, в конечном итоге, порождает многочисленные экологические кризисы, выход из которых возможен лишь на основе доброй воли все того же человека — на основе его глубоких экологических знаний, желания и умения реализовывать их на практике. А это, в свою очередь, требует изменений

традиционных принципов отношения людей к природе. Человек не царь и не владыка природы, а, скорее, ее равноправный партнер. Так что нахрапистый лозунг прошлого «Мы не можем ждать милостей от природы, взять их у нее наша задача» должен быть навсегда забыт как страшный сон. В этих условиях особенно важны объективные оценки экологических механизмов защиты природных комплексов от антропогенных воздействий, эффективности репарационных возможностей биосферы, а главное, сознательное использование всех этих возможностей экосистем в интересах как человека, так и природы.

Основной вывод из концепции неограниченного прогресса живой природы заключается в том, что необходимым условием этого прогресса должно быть сохранение целостности биосферы в виде обеспечения биотического круговорота (Камшилов, 1970). Поскольку именно экосистемы как основные элементы биосферы служат реальной средой протекания процессов эволюции, и, кроме того, в связи с эволюцией составляющих их видов сами экосистемы претерпевают эволюционные преобразования, находясь в постоянном динамическом равновесии (Шмальгаузен, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1977), постольку антропогенные изменения среды, нарушающие это динамическое равновесие и вызывающие дестабилизацию биогеоценозов, в эволюционной перспективе, вероятно, представляют для целостности биосферы еще большую опасность, чем уничтожение отдельных видов животных и растений. Возрастающее «давление» человеческой деятельности на живую природу в настоящее время осуществляется главным образом именно в дестабилизации экосистем, так как роль прямой деградации биосферы и сознательной реконструкции природных комплексов человеком сравнительно мала.

Необходимым условием прогресса живого было сохранение функциональной целостности и способности к саморегуляции биосферы в течение всего процесса биологической эволюции. Поэтому без учета фундаментального принципа целостности биосферы просто немыслимо решение серьезных экологических проблем, стоящих ныне перед человечеством. Осуществление цели дальнейшего прогресса человеческого общества требует учета этой закономерности как одной из важнейших биологических предпосылок социального развития. Глубоко прав М.М. Камшилов (1974, с. 227), утверждающий, что «до каких бы высот ни поднималась человеческая мысль, нам никуда не уйти от своей биологической сущности. А это значит, что неограниченный социально-технический прогресс возможен лишь как частный момент общего прогресса жизни на Земле».

Существуя в системе биосферы, являясь ее частью, человек не может пренебречь ее законами и должен жить и действовать в соответствии с ними. Однако человек, общественное производство не могут стать элементом того или иного биогеоценоза. Человек оказывает влияние на всю окружающую среду

и на каждый ее составной элемент. Поэтому экологическая стратегия общества, призванная обеспечить выход из-под угрозы экологического кризиса, в конечном итоге должна быть направлена на превращение всей биосферы в производительную систему. Необходимо управлять действием и эволюцией основных элементов биосферы для того, чтобы биотический круговорот имел заданные человеком характер, направление и темпы и вместе с тем сохранял биологическое содержание и самостоятельность, не был бы иждивенцем ни человеческого общества, ни природы. В этом, а не в замене природы техникой, естественно, и должна состоять оптимальная технологизация природных процессов.

Основа экологической стратегии — принципы управления, в которых выражается отношение всего общественного производственного процесса к окружающей природной среде, — открывает принципиальную возможность установления равновесного состояния между развивающимся обществом и эволюционирующей биосферой, бескризисного процесса их сосуществования, базирующегося на экологически целесообразном использовании и учете естественных возможностей природы и ее эволюции. Складываются, таким образом, предпосылки для особого вида экологического равновесия, которое можно назвать прогрессирующей гармонией, а общество, устанавливающее такое равновесие, — прогрессирующим, эколого-социальным, гармоничным обществом.

Заключение

Явление направленного прогрессивного развития в природе оказывается достаточно сложным, неоднозначным, комплексным, нуждающимся в рассмотрении в нескольких взаимосвязанных, но самостоятельных аспектах. В основе всех форм эволюционного прогресса лежит прогресс адаптационный, определяющий успех группы в борьбе за существование. Сложные конstellляции, возникающие в ходе эволюции живого на Земле, с неизбежностью вели к развитию все более совершенных (с позиции их взаимодействия с биотической и абиотической средой) форм. Независимо от этого основного — с планетарной точки зрения — направления эволюционного прогресса, в пределах, ограниченных планом строения каждой крупной группы, наблюдаются собственные, групповые направления эволюционного прогресса; наконец, возрастает и биотехническое совершенство. В основе всех этих направлений эволюционного прогресса лежат особенности взаимодействия организма (группы) со средой, включая и внутренние исторически обусловленные предпосылки развития организма.

Ход эволюции есть постепенное освобождение из-под власти среды. Идя вверх, мы наблюдаем переход этой независимости во власть над природой. Этот финал осуществляет человек. Наоборот, спускаясь вглубь времен, мы видим все большую и большую зависимость от власти среды. На продолжении этой линии лежит наименьшая автономность организма, а еще дальше — единство живого и мертвого (Серебровский, 1973).

Автогенетики, ищущие источник развития в особи, или в виде, или в систематической группе, вольно или невольно становятся на виталистические позиции, при этом теряются возможности познать объективные причины этого процесса. Но к ложным выводам ведет и эктогенетическая точка зрения, согласно которой развитие обуславливается воздействием внешней (абиотической) среды. Неприемлемость этой концепции ясна: она ставит на место внутренних противоречий, определяющих становление нового, внешние влияния, подобно теориям, пытающимся объяснить историю человеческого общества действием физико-географических факторов.

Органический мир не только представляет собой единое целое в каждый момент своего развития, но и развивается как целое. Источником его самодвижения являются внутренние противоречия. Воздействия абиотической среды, с которой он находится в неразрывной связи, приобретают иногда очень большое значение, но только опосредуясь через изменения ценотических отношений, например, при резких климатических сдвигах (Оленов, 1961). Поступательный ход органической эволюции обусловлен внутренней

необходимостью, конкретным выражением которой является конфликтный характер постоянно перестраивающихся биотических связей. С возникновением и развитием человеческого общества взаимные отношения между организмами начинают все более и более регулироваться сознательной деятельностью людей. Человеческое сознание становится важнейшим фактором эволюции. При этом изменяются не только форма и основные направления эволюционного процесса, но и его определяющие механизмы, факторы и закономерности.

Список рекомендуемой литературы

Основная литература

- Бернал Дж. 1956. Наука в истории общества. М.: ИЛ.
- Вернадский В.И. 1977. Размышления натуралиста. Научная мысль как планетное явление. М.: Наука.
- Длусский Г.М. 2006. История и методология биологии. М.: Анабасис.
- История биологии с древнейших времен до XX в. 1972 / Под ред. С.Р. Микулинского. М.: Наука.
- История биологии с начала XX в. до наших дней. 1975 / Под ред. Л.Я. Бляхера. М.: Наука.
- Лункевич В.В. 1960. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии. М.: Учпедгиз. Т. 1; Т. 2.
- Никольский А.А. 2014. Великие идеи великих экологов: история ключевых концепций в экологии. М.: ГЕОС.

Дополнительная литература

Первоисточники

- Аристотель. 1940. О возникновении животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР.
- Берг Л.С. 1977. Труды по теории эволюции. М.: Наука.
- Вавилов Н.И. 1931. Линнеевский вид как система // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. Вып. 26. № 3.
- Вернадский В.И. 1926. Биосфера. Л.
- Вернадский В.И. 1928. Эволюция видов и живое вещество // Природа. Т. 3.
- Дарвин Ч. 1935–1959. Сочинения: В 9 т. М.; Л.: изд-во АН СССР.
- Сент-Илер Жоффруа. 1970. Избранные труды. М.: Наука.
- Кювье Ж. 1937. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.; Л.: Биомедгиз.
- Ламарк Ж.-Б. 1955. Избранные произведения: В 2 т. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР.
- Линней К. 1989. Философия ботаники. М.: Наука.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир.
- Северцов А.Н. 1949. Собр. соч. Т. V. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: изд-во АН СССР.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во Иностран. лит-ры.
- Четвериков С.С. 1916. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. exper. биол. Т.2. Вып. 1; Вып. 4 (Переизд. Бюл. МОИП. отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 4.)
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 493 с.

Обзоры и биографии

- Бабков В.В. 1985. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука.
- Бляхер А.Я. 1977. Проблема наследования приобретенных признаков. Л.: Наука.
- Воронцов Н.Н. 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М.: Мир.
- Давиденков С.Н. 1947. Эволюционные и генетические проблемы в невропатологии. Л.: Лениздат.

- Дискуссия по проблеме вида и видообразования. 1956 // Учен. зап. Томского гос ун-та. № 7.
- Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Л.: Изд-во ЛГУ.
- Завадский К.М. 1973. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е гг.). Л.: Наука.
- Завадский К.М., Колчинский Э.И. 1977. Эволюция эволюции: Историко-Критические очерки проблемы. Л.: Наука.
- Ивантер Э.В. 2006. Очерк теории вида и видообразования. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ.
- Ивантер Э.В. 2007. Закономерности и факторы прогрессивной эволюции. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ.
- Ивантер Э.В. 2015. Краткий очерк теории эволюции: избранные лекции. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ.
- Иорданский Н.Н. 1979. Основы теории эволюции. М.: Просвещение.
- Камшилов М.М. 1974. Эволюция биосферы. М.: Наука.
- Канаев И.И. 1966. Жорж Луи Леклер де Бюффон. М.; Л.: Наука.
- Канаев И.И. 1976. Жорж Кювье. Л.: Наука.
- Карл Линней. Сборник статей. 1958 / Ред. Н.В. Цицин и др. М.: Изд-во АН СССР.
- Кэйн А. 1958. Вид и его эволюция. М.: Изд-во Иностран. лит-ры.
- Медведев Ж. 1993. Взлет и падение Лысенко. История биологической дискуссии в СССР (1929–1966). М.: Книга.
- Парамонов А.А. 1978. Дарвинизм. М.
- Райков Б.Е. 1947. Очерки по истории эволюционной идеи в России до Дарвина. Т. 1. М.; Л.: изд-во АН СССР.
- Рейвин А. 1967. Эволюция генетики. М.: Мир.
- Северцов А.С. 1987. Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ.
- Сойфер В.Н. 1970. Очерки истории молекулярной генетики. М.: Наука.
- Сойфер В.Н. 1993. Власть и наука. История разгрома генетики в СССР. М.: Лазурь.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М.: Наука.
- Уотсон Дж.Д. 1969. Двойная спираль. Воспоминания об открытии структуры ДНК. М.: Мир.