

Академия наук СССР

Институт истории естествознания и техники

В.И. Назаров

Учение о макроэволюции

На путях к новому синтезу

Москва "Наука", 1991

Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу/В И Назаров.- М.: Наука, 1991.- 288 с - ISBN 5-02-004095-9

В книге предпринята первая попытка обосновать специфичность движущих сил и механизмов дивергентной макроэволюции, опираясь на кардинальные открытия, сделанные в молекулярной генетике, биохимии и палеонтологии в последние 15-20 лет. Всесторонне обосновано, что видообразование, трактуемое в качестве ключевого элемента макроэволюции, может совершаться только скачкообразно в результате качественно иных реорганизаций генетического материала, нежели канонические мутации.

Подробно освещена история макроэволюционной мысли, начиная с Бюффона, Кювье и Ламарка.

Переоценены эволюционные взгляды многих советских и зарубежных ученых, раскрыто содержание современных дискуссий по проблеме.

Для биологов, интересующихся факторами и механизмами биологической эволюции.

Табл. 4. Ил. 41 Библиогр.: 675 назв.

Macroevolution: towards a new Synthesis/V. I. Nazarov.- Moscow: Nauka 1991.

This is the first attempt to justify the specific nature of motive forces and mechanisms of divergent macroevolution followed from crucial discoveries made in molecular genetics, biochemistry, and palaeontology over the recent 15-20 years. The proves are given to the assertion that the speciation, a key event of macroevolution, may proceed only by saltations as a result of reorganizations of genetic material essentially different from the ordinary mutations. The history of the macroevolutionary ideas beginning from the time of Buffon, Cuvier and Lamarck to the recent discussions is thoroughly analyzed. Many evolutionary views of Soviet and Western scholars are revisited.

The book may be helpful for all biologists interested in the mechanisms of organic evolution.

Ответственный редактор академик А. Л. ТАХТАДЖЯН

Рецензенты: А.Б. ИВАНОВСКИЙ, Л. И. КОРОЧКИН

Редактор издательства Э И НИКОЛАЕВА

ВВЕДЕНИЕ

Предметом учения (или теории) о макроэволюции обычно считают закономерности надвидовой эволюции, или филогенеза. Поскольку исторически эти закономерности изучались на морфологическом материале, то к содержанию учения о макроэволюции относят такие проблемы эволюционной морфологии, как формы и направления эволюционного процесса, его темпы, соотношение онто- и филогенеза, способы филогенетического преобразования органов и пр. Классическим примером может служить учение А. Н. Северцова о морфологических закономерностях эволюции.

Между тем предмет учения о микроэволюции составляют главным образом факторы и механизмы начальных этапов эволюции, завершающихся видообразованием. Более того, практически в любом курсе по эволюционной теории факторам отводится главное место и зачастую к их описанию сводится изложение детерминации эволюционного процесса в целом. По отношению к макроэволюции проблема факторов и движущих сил в отечественных сводках даже не ставится (в этом смысле показательна капитальная монография "Развитие эволюционной теории в СССР", 1983). Причина такого положения проста: согласно ортодоксальной точке зрения микро- и макроэволюция управляются едиными (общими) факторами.

Однако подобный постулат не соответствует реальной ситуации в науке. Проблема специфичности не только закономерностей, но и движущих сил макроэволюции стоит в эволюционном учении со времен Ламарка и Копа, и сегодня как число сторонников специфичности, так и число способов ее обоснования намного больше, чем когда либо. Подобно тому как это было в начале XX в., источником генерации новых концепций об особых факторах надвидовой эволюции остаются палеонтология (например, теория прерывистого равновесия) и генетика (в частности, представление о зависимости макроэволюции от мутаций регуляторных генов). Старая идея, основывавшаяся в значительной мере на интуиции великих умов прошлого, в наши дни обрывает "плотью и кровью" реальных научных факторов, добытых в новых областях исследований. В течение последних 15-20 лет она особенно окрепла и решительно противопоставила себя традиционному взгляду о единстве микро- и макроэволюции. Процесс ее консолидации шел и в нашей стране.

Альтернативные теории и гипотезы могут долгое время враждовать и соперничать. Таков уж закон движения человеческого познания. Но есть круг биологических объектов, само бытие которых неопровержимо свидетельствует в пользу существования специфических путей макроэволюции. Один из таких путей - синтезогенетическое возникновение новых видов, при котором новый вид рождается не за счет дробления старого или его перерождения, а через объединение двух видов в один. Именно таким способом возникли 400 родов и около 26 тыс. видов современных лишайников, природа которых известна с конца XIX в. В течение всего нынешнего столетия неуклонно

раскрывалась все большая роль полиплоидии в эволюции растений. Согласно новейшим данным [Стеббинс, Айала, 1985], 47% покрытосеменных представляют собой полиплоиды, а среди последних подавляющее большинство относится к аллополиплоидам. Но, как хорошо известно, аллоплоидные формы возникают только в результате гибридизации. В недавнее время доказана гибридная природа многих групп животных (из числа беспозвоночных, рыб, амфибий, рептилий и даже птиц), для которых разработана гипотеза сетчатого (ретикулярного) видообразования. Уместно напомнить, что большая часть созданных человеком новых форм растений, приравняемых по их статусу к настоящим видам, синтезирована путем гибридизации.

Если в дополнение к сказанному допустить, что значительная доля видообразовательных и более крупных макроэволюционных событий могла происходить в соответствии с механизмами, принимаемыми в гипотезах симбиогенеза и латерального ("горизонтального") переноса генетической информации, то круг биологических объектов, возникших минуя "традиционный" путь микроэволюции, вероятно, расширится не менее чем до трети всего существующего видового разнообразия форм. Ощутимое сужение сферы компетенции синтетической теории!

Кроме того, буквально на наших глазах оформился ряд новых гипотез и концепций, игнорировать которые стало просто невозможно. Достаточно назвать идею о существовании двойной генетической системы, обнаружение новых форм генетической изменчивости, гипотезы "нейтральности" эволюции, макроэволюционной роли избыточности генетического материала, концепции кладистического, стасипатрического и ретикулярного видообразования, парафилетического происхождения таксонов, чтобы увидеть всю глубину и сложность проблем, вставших перед эволюционной теорией. Вместе с тем от их правильной оценки и интерпретации самым непосредственным образом зависит, какой характер примут наши представления о каузальных основах и механизмах макроэволюции.

В орбиту споров по проблеме специфичности макроэволюции неизбежно вовлекаются такие традиционные вопросы, как постепенность или прерывистость формирования видов и надвидовых таксонов, филетический или кладистический характер эволюции, параллелизмы или дивергенция, моно- или полифилия. Это главные вопросы, относящиеся к сфере закономерностей макроэволюции. В синтетической теории и в альтернативных гипотезах они также решаются по-разному.

Следует особо отметить, что появление таких альтернативных гипотез не злонамеренный акт противников современного дарвинизма, а проявление объективных закономерностей развития науки, естественного роста научного знания. Другое дело, впишутся ли они в рамки синтетической теории, сумеет ли она их ассимилировать, как в свое время она ассимилировала понятия дрейфа генов, преадаптации, эволюционной роли ненаследственной изменчивости, или они окажутся взаимно несовместимыми.

Однако при рассмотрении борьбы идей нельзя упускать из виду следующее немаловажное обстоятельство. Интерес к соотношению микро- и макроэволюции в наши дни перестал быть сугубо академической проблемой. Острые дискуссии на эту тему вышли за рамки науки и стали широко освещаться в массовой прессе. Всякое новое слово в области макроэволюции превращается на Западе в предмет сенсации.

Одна из причин такого повышенного интереса к данной эволюционной проблеме совершенно ясна. Многие противники синтетической теории видят в каждом новом открытии или обобщении, не согласующемся с этой теорией, средство ревизии и ниспровержения дарвинизма. Теперь такие открытия все чаще исходят из области, изучаемой макроэволюцией. Отсюда и летят в дарвинизм столь обильные стрелы и копья. Игра стоит свеч: если будет доказана специфичность макроэволюции, то дарвинизм и синтетическая теория, претендующие на объяснение всей органической эволюции, перестанут быть даже теорией происхождения видов и сузятся до пределов учения о микроэволюции! Тот же факт, что в борьбе проявляется столько рвения и полемического азарта, свидетельствует о высоком научном и мировоззренческом статусе дарвинизма, в котором видят сильного и достойного противника. В этом, на наш взгляд, и заключается один из источников всеобщего внимания к проблеме, а вместе с тем и ее актуальность.

В такой области, как эволюционная теория, где буквально каждое понятие и каждый термин имеют глубокие исторические корни, отражают прочные и длительные научные традиции, осмыслить настоящее в отрыве от прошлого практически невозможно. К тому же многие современные эволюционно-теоретические концепции и обобщения в силу диалектичности процесса познания возвращаются к старым идеям, которые зачастую разрабатывались в русле идеалистических систем и представлений. Последнее обстоятельство вместе с принципом сокращения эмпирического материала за счет прогрессирующей формализации научного знания также настоятельно требует исторического подхода. Поэтому мы построили наш анализ на историческом материале, расположив его в строгой хронологической последовательности, и придерживаемся параллельного изложения дарвинистских и антидарвинистских концепций макроэволюции. Такой подход позволяет выявить преемственность идей в их связи с новыми научными открытиями и аргументами, сопоставить их со старыми но не утратившими своего значения соображениями, и в конечном счете представить их в виде систем доводов в пользу тех или других конкурирующих теорий.

В книге уделено особое внимание рассмотрению узловых концепций, намечающих определенные вехи в развитии представлений о факторах макроэволюции и подразделяющих всю историю проблемы на отдельные этапы Главных вех, или рубежей, как нам представляется, четыре. Первая обозначена выходом книги Дарвина "Происхождение видов" (1859), положившей начало представлению о монизме факторов и видовой и надвидовой эволюции, и выступлением Нэгели (1865) и Копа (1866) против этого положения. Вторая связана с утверждением специфичности

макроэволюции в свете данных генетики (Филипченко, 1927). Третья ознаменована соединением концепции макромутаций (Гольдшмидт, 1940) с представлением палеонтологов (Шиндевольф, 1936а, 1950а) о реальности разрывов в палеонтологической летописи, приведшим к усилению сальтационизма. В то же время Симпсоном (1944) был осуществлен синтез данных палеонтологии с генетикой популяций, положивший начало разработке дарвинистского постулата о единстве и взаимосвязи микро- и макроэволюции. Четвертая, приходящаяся на рубеж 60-70-х годов, связана с возникновением гипотез о специфичности генетических основ макроэволюции (Бриттен, Дэвидсон, 1969, 1971) и созданием теории прерывистого равновесия (Элдридж, Гулд, 1972), знаменующих начало современного периода в развитии проблемы.

Знакомство с исторической панорамой идей позволяет выносить более обоснованные суждения о различных макроэволюционных построениях, а следовательно, действовать увереннее в оценке современного состояния учения о макроэволюции в целом. Исторический опыт и складывающаяся на его основе определенная культура познания приобретают для ориентации в новейших теориях еще большее значение, если принять во внимание, что большинство из них до сих пор не получило однозначной методологической оценки. Сейчас, более чем когда бы то ни было, ощущается сильное отставание теоретической мысли от эмпирических исследований и наиболее узким местом эволюционной теории остаются ее методологические основы. Подобная ситуация в первую очередь характерна для учения о макроэволюции, в области которого разрыв между ростом эмпирических данных и их теоретическим осмысливанием особенно велик. Здесь можно указать по крайней мере на две причины. Макроэволюция по сравнению с микроэволюцией отличается гораздо большей сложностью и противоречивостью. Длительное господство представления об общности факторов макро- и микроэволюции порождало пренебрежительное отношение к альтернативным гипотезам. Достаточно сказать, что теория прерывистого равновесия не освещалась в советской печати в течение десяти лет с момента ее создания.

При рассмотрении различных теорий и концепций речь будет идти в меньшей мере о роли, отводимой ими в макроэволюции естественному отбору. В настоящее время роль отбора в той или иной мере принимается подавляющим большинством эволюционистов независимо от конкретной позиции, которую они занимают. Для понимания различий между конкурирующими теориями гораздо важнее отношение к более элементарным факторам, таким, как изменчивость (исследователей особенно интересует тип изменчивости, принимающей участие в макроэволюции), изоляция (механизм становления репродуктивной изоляции), а также значение в эволюции структуры популяции и ее динамики. Именно по этим вопросам и проходит основная граница между синтетической теорией и альтернативными гипотезами.

В связи с небывалым натиском новых гипотез макроэволюции всех интересует ближайшее будущее синтетической теории. Будет ли эта теория разрушена и заменена новой моделью или, как это было

до сих пор, она окажется достаточно гибкой и емкой, чтобы, ассимилировав новые данные, расширяться и устоять? Нужен ли вообще "новый синтез" или достаточно дополнения существующего? О том, как решаются эти вопросы представителями разных теорий, будет сказано ниже.

Сегодня трудно найти область биологического знания, которая не вносила бы своего вклада в учение о макроэволюции. Не имея возможности охватить данные всех причастных к нему дисциплин, мы ограничились рассмотрением вклада в это учение фундаментальных наук - морфологии, палеонтологии, генетики, эмбриологии - и тех областей исследований, которые служат их естественным преемникам. Это тот круг дисциплин, которые традиционно входят в эволюционный синтез. Но современное состояние эволюционной теории и особенно учения о макроэволюции невозможно представить в отрыве от данных об организации генетического материала, его избыточности, степени устойчивости, о новых типах мутаций, об эволюции генома, поставляемых молекулярной биологией. Понятно, что этот материал включен в наш анализ.

Расширяя по необходимости рамки исследования за счет подобных новейших областей знания, мы, однако, не будем касаться слишком "экзотических" гипотез макроэволюции вроде интрогрессии и трансдукции генов посредством вирусов, "горизонтального переноса" информации и т. п. За пределами нашего обзора останутся также такие специальные вопросы, как ретикулярная эволюция, стасипатрическое видообразование, трактовка макроэволюции как отражения эволюции экосистем и биосферы. Последний вопрос, как нам представляется, не имеет самостоятельного значения для разработки механизма макроэволюции, поскольку экосистемные воздействия на эволюцию отдельных таксонов должен в интегрированной форме отражать естественный отбор. Нет нужды специально останавливаться на синтезогенетических способах возникновения новых форм, так как они общеизвестны и участие в этих способах процессов микроэволюции никем не оспаривается. Исторически представления о движущих силах макроэволюции разрабатывались преимущественно на материале высших (многоклеточных) организмов, что было естественно связано со стремлением познать закономерности прогрессивной эволюции. Это обстоятельство, а также очевидная специфика в протекании эволюционного процесса у одноклеточных дают нам основание не касаться факторов макроэволюции на одноклеточном уровне организации.

В первой главе книги рассматриваются самые общие теоретические вопросы учения о макроэволюции: возникновение понятий о макроэволюции; постулат синтетической теории о единстве факторов микро- и макроэволюции и затруднения, с которыми он сталкивается; принципы, лежащие в основе новейших альтернативных гипотез макроэволюции; науки и методы, на которые опирается разработка учения о движущих силах макроэволюции. Главы 2-9 представляют собой исторический обзор теорий и отдельных представлений о факторах макроэволюции с момента

зарождения эволюционной идеи до 70-х годов XX в. Заключительная 10-я глава посвящена современным макроэволюционным концепциям, возникшим вне синтетической теории.

По вполне понятной причине написание обобщающей работы, в которой господствующая эволюционная доктрина и находящиеся к ней в оппозиции гипотезы обсуждались бы "на равных", - дело неблагодарное и чуть ли не "еретическое", и ожидать ее появления в нашей стране, традиционно приверженной дарвинизму, до недавнего времени не приходилось. Правда, в брошюрах А. С. Антонова [1983], Н. Н. Воронцова [1984], Л. П. Татарина [1985, 1988], В. Г. Борзенкова [1987], вышедших в научно-популярной серии "Биология" (изд-во "Знание"), в связи с обсуждением современных дискуссионных вопросов эволюционной теории проблема специфичности макроэволюции в той или иной степени уже была поставлена. Еще громче прозвучала она в весьма информативной монографии В. А. Красиловой "Эволюция и биостратиграфия" [1977].

На Западе вышла капитальная монография С. Стэнли "Макроэволюция" [Stanley, 1979], но в ней фактически изложена одна теория прерывистого равновесия в сопоставлении с учением Дарвина и синтетической теорией. Книга Дж. Стеббинса "Цветковые растения: эволюция на надвидовом уровне" [Stebbins, 1974], как показывает само название, посвящена современным представлениям о возникновении и эволюции покрытосеменных растений. Известная работа Б. Ренша "Эволюция на надвидовом уровне" [Rensch, 1960a] - первая в истории проблемы - изрядно устарела. Содержащиеся во всех трех сводках немногочисленные экскурсы в историю предельно кратки. Из огромного массива журнальных публикаций собственно истории проблемы касаются очень немногие [Завадский, 1972; Любищев, 1973; Татарин [1983]; Тахтаджян, 1983; Мейен, 1984; Green M., 1958; Riedl, 1977; Blanc, 1982; Charlesworth, Lande, Slatkin, 1982; Mayr, 1982b; Beurion, 1985]. В подавляющем большинстве остальных обсуждаются, как правило, отдельные проблемы макроэволюции, преимущественно связанные с современными дискуссиями.

Автор выражает глубокую благодарность своим рецензентам А. Б. Ивановскому, Л. И. Корочкину и Э. Н. Мирзояну, взявшим на себя труд прочесть рукопись целиком и высказавшим ценные замечания и советы, а также коллегам по институту Е. С. Левиной Е. Б. Музруковой и К. Б. Соколовой, любезно согласившимся ознакомиться с интересовавшими их главами книги.

1

Глава

ОБЩИЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ УЧЕНИЯ О МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Одним из основных критериев биологического вида считается его репродуктивная изоляция от других видов. Закрепление этого критерия в науке связано с именами Хаксли, Майра и Кейна. Однако о том, что "хорошие" виды, как правило, не скрещиваются или не дают при скрещивании

плодовитого потомства, было известно с давних времен. И уже давно натуралисты пользовались этим свойством для различения видов.

Нескрещиваемость биологических видов выполняет очень важную функцию: она служит преградой к обратимости эволюции, сохраняя и закрепляя сложившееся органическое разнообразие.

Другое дело - подвиды, разновидности и более мелкие внутривидовые группировки. Все их представители независимо от достигнутого группой систематического ранга, степени морфологических отличий и давности обособления свободно скрещиваются друг с другом и дают нормальное плодовитое потомство. Возможность неограниченной панмиксии - другая важнейшая характеристика вида.

Но преобразование организмов во времени происходит как в рамках вида, так и за их пределами. В первом случае возникают новые внутривидовые формы, во втором - новые виды, которые все резче отличаются друг от друга по строению и образу жизни, увеличиваются в числе и группируются систематиками в более высокие таксономические категории вплоть до царства. Вырисовываются, таким образом, два уровня эволюции разного масштаба, различие между которыми не могло остаться незамеченным. В первой половине XX в. оно было закреплено терминологически. Внутривидовой уровень эволюции был назван микроэволюцией (от греческого микрос - малый), надвидовой - макроэволюцией (от греческого макрос - большой, длинный). Как видно из сказанного, их разграничение было вызвано не формальными причинами, связанными, например, с типологией понятий или удобствами изучения, а с реальной спецификой отношения между особями внутри вида и на уровне видов и выше, созданной самой природой. Эта специфика не могла не породить догадок и о различии движущих сил в двух уровнях эволюции в качественном отношении. В то же время нескрещиваемость видов можно было расценивать как результат предшествующей эволюции, которая, не останавливаясь на уровне вида, идет дальше. Так естественным путем с самого начала эволюционисты разделились на два лагеря: на тех, кто за качественные различия и на тех, кто против. Однако почти все крупные ученые независимо от принадлежности к тому или другому лагерю едины в том, что если бы не было макроэволюции, то не было бы эволюции вообще. В этом случае от бактерий произошли бы лишь многочисленные формы бактерий, но никогда не возникли бы ни многоклеточные животные, ни позвоночные, ни сам человек. Здесь дело не только в том, что макроэволюция - это тот уровень биологической эволюции, на котором возникают необратимые преобразования. Не менее важны их масштаб и направленность. Если, занимаясь исследованием микроэволюции, мы регистрируем появление дополнительной щетинки на груди плодовой мушки или неожиданного оттенка на внешнем опахале кроющих крыла длиннохвостого колибри, то, изучая макроэволюцию, мы стремимся познать, как возникли сами плодовые мушки и длиннохвостый колибри, а вместе с ними насекомые и птицы вообще. При самом широком охвате панорамы

биологической макроэволюции перед нами предстает проблема всего прогрессивного исторического развития живого от амебы до человека.

Учение о макроэволюции в системе общей теории эволюции

Мы подошли к осознанию факта, что большая часть эволюционных событий охватывается понятием макроэволюции. Если согласно традиционным взглядам микроэволюция составляет первую, начальную ступень исторического процесса преобразования живых существ, служащую фундаментом для подлинной эволюции, ведущей к организационному разнообразию, то макроэволюция - второе и центральное звено процесса, реализующего это разнообразие *de facto*. Но и макроэволюция не исчерпывает собой всего содержания биологической эволюции. Возникшие в результате макроэволюции многочисленные виды, объединяемые в таксоны различного систематического ранга, занимают наличные экологические ниши и, устанавливая между собой определенные функциональные отношения, формируют сообщества (биоценозы, или экосистемы). Последние тоже не остаются неизменными. В силу появления тех же новых видов и под влиянием изменения абиотических факторов они либо видоизменяют свою структуру, либо меняют ее целиком. При этом новое сообщество, формируется из материала, который ему поставляет макроэволюция. Здесь уместно, однако, отметить, что сама макроэволюция находится под контролем сообщества, которое регулирует ее по принципу обратной связи. В системе интеграции биоценозов участвует совокупность взаимосвязанных циклов саморегуляции, важнейший из которых представлен межвидовой борьбой за существование. Стало быть, в движущие силы макроэволюции с необходимостью входят биоценологические факторы. Исторические преобразования сообществ и биосферы в целом составляют предмет особого учения о третьем уровне эволюции - эволюции надвидовых систем биологической организации.

Таким образом, единый процесс органической эволюции распадается на три уровня - микро-, макро- и эволюцию экосистем и биосферы. Познание движущих сил и закономерностей эволюции на всех трех уровнях в их взаимодействии будет означать создание общей теории эволюции. Но это не слишком близкая перспектива. Пока необходимая и достаточная полнота знаний отличает лишь учение о микроэволюции. В области изучения макроэволюции идут горячие дискуссии о природе и специфичности ее движущих сил и механизмов. Что касается эволюции экосистем и биосферы, то ученым пока не удалось согласовать даже подходы к оценке событий биоценологической эволюции. Надвидовая эволюция может приводить к морфофизиологическому прогрессу (арогенезу), к идиоадаптации (алломорфозу и специализации) или морфофизиологическому регрессу (общей дегенерации, или катаморфозу). Поэтому изучение прогрессивной и регрессивной эволюции входит в общее учение о макроэволюции в качестве его специальных и наиболее крупных разделов.

Возникновение понятия макроэволюции

Термины "микро-" и "макроэволюция" впервые употребил советский генетик Ю. А. Филипченко в книге "Изменчивость и изменения", вышедшей в 1927 г. в Берлине на немецком языке [Philipschenko, 1927]. Сделал он это в самом конце книги и как бы мимоходом, поместив эти термины в скобки. На самом деле их употребление связано у Филипченко с кардинальным вопросом о различной детерминации эволюции признаков, с одной стороны, внутривидовых подразделений и видов, а с другой - высших надвидовых таксонов. Воспроизведем единственный абзац, где фигурирует понятие "макроэволюция". Филипченко писал, что "современная генетика, безусловно, приподымает завесу над эволюцией биотипов, жордановых и линнеонов (своего рода микроэволюция). Напротив, та эволюция высших систематических групп, которая с давних пор особенно занимала умы (своего рода макроэволюция), находится всецело вне ее (т. е. генетики.- В. Н.) поля зрения, и нам кажется, что это обстоятельство только оттеняет приведенные выше рассуждения об отсутствии внутренней взаимосвязи между генетикой и теорией эволюции, которая преимущественно рассматривает макроэволюцию" [Ibid. S. 93-94]. Абзацем выше Филипченко указывает, что носителями признаков первых систематических категорий являются гены, а вторых - плазма (см. гл. 3). Аналогичные соображения изложены в 3-м издании книги Филипченко "Изменчивость и методы ее изучения" [1927].

Десять лет спустя терминами "микро-" и "макроэволюция" воспользовался Добжанский в своей эпохальной книге "Генетика и происхождение видов" [Dobzhansky, 1937] и одновременно с ним Тимофеев-Ресовский [Timofeev-Ressovsky, 1937], которые ввели их соответственно в англоязычную и немецкую литературу в связи с развивавшимся ими тезисом о возможности полной редукции макроэволюции к микроэволюции. Утверждению этих терминов способствовала полемика, возникшая после публикации "еретического" труда Гольдшмидта [Goldschmidt, 1940], в котором он резко противопоставил оба эволюционных процесса по их факторам и значению, а также выход монографии Симпсона [Simpson, 1944], занявшего позицию Добжанского и Тимофеева-Ресовского¹. Обратим внимание на примечательный факт: термины микро- и макроэволюция возникли в генетике. В понимании предмета макроэволюции мнения ученых разошлись, и до настоящего момента согласия между ними не достигнуто. Существует по меньшей мере пять точек зрения. Согласно наиболее распространенной, принятой в синтетической теории, под макроэволюцией понимается эволюция таксонов надвидового ранга (классическое толкование). По мнению Олсона [Olson, 1965. P. 284], это "эволюция приблизительно на видовом уровне". Ренш [Rensch, 1954, 1960a] и представители современной теории прерывистого равновесия включают в понятие макроэволюции наряду с формированием высших таксонов также возникновение новых видов. Некоторые склонны относить к

этому понятию эволюцию биоценозов и биосферы [Шварц, 1980; Старобогатов, 1984; Югай, 1985] или "общий биологический прогресс" [Красилов, 1984а, б]. Наконец, с самым широким толкованием макроэволюции как эволюции жизни в целом мы встречаемся в ряде работ Камшилова [1974а, б]. Широкое понимание макроэволюции представляется нам неоправданным ни с исторической, ни с концептуальной точек зрения. Во избежание смешения понятий следует по возможности избегать резкого изменения содержания тех из них, которые достаточно устоялись и приняты большинством. Именно таким представляется классическое толкование макроэволюции. Рациональную основу для обсуждения нашего предмета может составить позиция Шварца, но возникновение надвидовых таксонов и становление экосистемных связей между ними - это все же хотя факториально и взаимосвязанные, но различные аспекты биологической эволюции.

В основу последующего анализа исторического материала нами было положено традиционное толкование макроэволюции, получившее отражение в Большой Советской Энциклопедии (автор статьи Тимофеев-Ресовский) и Биологическом энциклопедическом словаре [1986]. Согласно этим источникам, макроэволюция представляет собой совокупность эволюционных преобразований живых форм, протекающих на надвидовом уровне, т. е. после установления практически полной межвидовой изоляции, и ведущих к образованию родов, семейств, отрядов и других таксонов более высокого ранга. Данное определение нуждается в существенной оговорке, связанной с ведущейся в настоящее время дискуссией о различии источников и природы внутривидовых дифференцировок (микроэволюция) и видообразования. Если специфичность последнего будет доказана - а, по нашему мнению, данных за специфичность больше, чем против, - то видообразование будет изъято из микроэволюции и включено в понятие макроэволюции.

В противоположность широким толкованиям имели место попытки разделить надвидовую эволюцию на подуровни. Так, Симпсон [Simpson, 1944] предлагал для обозначения наиболее крупномасштабных преобразований, связанных с возникновением высших таксонов, начиная с семейства или отряда, термин "мегаэволюция". Нечто аналогичное сделал Завадский [1971]. Для описания и анализа морфофизиологического прогресса он предложил единый процесс арогенной² эволюции подразделить на "мегаарогенез", "макроарогенез" и "микроарогенез". Однако к реальным успехам в исследованиях это дробление понятий не привело. В итоге термины с приставкой "мега" в науке не прижились, а Симпсон [Simpson, 1953. P. 339] от них добровольно отказался.

Объект изучения в макроэволюции

Переходя к рассмотрению макроэволюции, специалист сталкивается с иным по сравнению с микроэволюцией объектом изучения. Вместо изменения генетической структуры популяции он имеет теперь дело с преобразованием организации особей и выходит, таким образом, на организменный уровень исследований.

На смену объекта исследования следует обратить особое внимание, так как она имеет немалые методологические и гносеологические последствия. Значение особи, или индивида, как главного объекта изучения в макроэволюции определяется не только тем, что лишь по особям реально сравнивать организацию от таксона к таксону, но и тем, что в макроэволюционных процессах, связанных с взаимодействием между видами, наиболее полно проявляется именно роль индивида, объединяющего в себе одновременно генотип и фенотип. Роль же эта состоит в том, что индивид осуществляет передачу генетической информации следующим поколениям по двум основным каналам - через генеративные клетки и через отбор фенотипов. Второй канал представляет собой экологический и одновременно макроэволюционный механизм передачи наследственной информации.

Поскольку макроэволюционные сдвиги совершаются на протяжении длительного геологического времени и не могут быть непосредственно наблюдаемы в сроки, соизмеримые с продолжительностью человеческой жизни, специалисту поневоле приходится изучать минувшую эволюцию, документированную ископаемыми формами. Иными словами, объектом его исследования оказывается палеонтологический материал, который он анализирует методами эволюционной морфологии.

Следовательно, макроэволюция, или эволюция надвидовых таксонов, описывается путем реконструкции филогенезов соответствующих систематических групп, начало чему было положено еще Геккелем. Поэтому макроэволюцию и филогенез можно считать синонимическими понятиями³. В идеале для полной реконструкции любого филогенеза нужно было бы иметь непрерывный исторический ряд онтогенезов, сменявших друг друга в чреде поколений. Поскольку, однако, палеонтология ни одним подлинно генеалогическим рядом не располагает и вряд ли когда-нибудь будет располагать, о филогенезе приходится судить на основе реконструкций филогенетических изменений отдельных признаков и делать допущение, что они отражают филогенез таксона в целом [Северцов, 1981]. В этом допущении и кроется источник возможных ошибок двоякого рода. Во-первых, не все филогенетические изменения фиксируются в морфологии твердых скелетных образований (а таковые преимущественно и сохраняются в палеонтологической летописи), а из зафиксированных не все допускают простую экстраполяцию с признака на таксон. Во-вторых, сплошь и рядом оказывается, что эволюционный ряд, построенный по отдельному признаку, объединяет признаки разных (например, параллельных) филумов.

Итак, объектом изучения в макроэволюции являются на практике филогенетические изменения признаков особей как представителей определенного филума. При этом признаки любой особи могут быть естественным образом разделены на категории, соответствующие иерархии таксонов, к которым данная особь принадлежит.

Мы снова вернулись к исходному тезису: специалиста, изучающего макроэволюцию, интересуют преимущественно индивиды, которые воплощают в себе организацию, "наработанную" эволюцией. Отсюда ясно, что анализ макроэволюционных событий опирается на организмоцентрическую концепцию и типологический подход. В связи с этим возникает вопрос, как соотносится подобная методологическая основа макроэволюционного учения с популяционным подходом, занявшим доминирующее положение в эволюционной теории с 30-х годов XX в.

Организмоцентризм или популяционизм?

В литературе, особенно отечественной, с легкой руки Майра утвердилось представление, будто прогресс, достигнутый эволюционной теорией в XX в., связан со сменой организмоцентризма и типологического стиля мышления популяционизмом. Позднее этот тезис поддержали представители логического эмпиризма, считающие вообще популяционистский стиль мышления идеалом научной теории эволюции [см.: Рьюз, 1977]. Недавно данный вопрос был специально рассмотрен Э. Н. Мирзояном [1984, 1986], который пришел к выводу, что "концепция смены стилей мышления... не является плодом серьезного научного исследования" и что "абсолютизация популяционистского подхода и стремление элиминировать организмоцентрический и типологический стили мышления оборачиваются для теории эволюции и эволюционной биологии крупными потерями" [Мирзоян, 1986. С. 5, 13]. При этом он напомнил тот непреложный факт, что вне эволюционного организмоцентризма и типологического подхода было бы невозможным создание ни генеалогического древа органического мира, ни теоретической филогенетики, ни теории макроэволюции и происхождения жизни.

Действительно, если обратиться к крупнейшим завоеваниям эволюционной мысли, то нетрудно убедиться, что указанный вывод полностью подтверждается. Проанализировав в своей теории судьбу групп особей, участвующих в борьбе за существование и подвергающихся избирательному действию естественного отбора, Дарвин вместе с тем не упустил из виду и значения отдельной особи в эволюции как носителя определенной организации. Это позволило ему установить двухстороннюю связь между процессами индивидуального и исторического развития. Тем самым, положив начало эколого-популяционному подходу к оценке эволюционных событий, он утвердил в правах и организмоцентризм. В рамках теории Дарвина нашел себе место и несколько преобразованный типологический подход. Достаточно сослаться на принятый им закон единства типа,

обеспечивающий устойчивость и преемственность организации в эволюционных рядах форм, чтобы убедиться в глубокой диалектичности дарвиновской модели эволюции.

Организмоцентрический и типологический подходы позволили Геккелю создать филогенетику, занявшуюся реконструкцией генеалогии органических форм. Опираясь на эти же подходы, Северцов разработал целостную концепцию морфологических закономерностей эволюции (по существу, это было учение о закономерностях макроэволюции), а Шмальгаузен осуществил широкий эволюционный синтез, создав оригинальную материалистическую концепцию целостности.

Показательно, что ее отправным моментом послужило учение об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии. Хотелось бы обратить также внимание, что один из инициаторов популяционного стиля мышления - Четвериков [1926], говоря о перспективах построения "окончательного здания эволюции", включал в него в качестве обязательной предпосылки познание закономерностей эволюции организмов. Та же мысль о значении организма особи как важнейшего средоточия тайн эволюции звучит у С. Гулда, одного из создателей теории прерывистого равновесия, палеонтолога и, естественно, типолога: "Новая эволюционная теория,- пишет он,- восстановит в биологии концепцию организма" и добавляет, что "организмы - не миллиардные шары, ударяемые детерминационным способом кием естественного отбора и катящиеся в оптимальные места жизненного стола" [Gould, 1982a. P. 144]. По справедливому замечанию В. А. Красиловой [1986. С. 31], "редукция организма", допущенная синтетической теорией, "равносильна самоустранению биологии".

Таким образом, методологическую основу исследований в области макроэволюции составляет не популяционный, а типологический подход. Что касается их соотношения, то, как будет показано ниже, попытки связать типологический подход с популяционным встречаются огромные и пока никем не преодоленные трудности.

Типология гипотез о соотношении микро- и макроэволюции

С. С. Шварц [1980] назвал соотношение микро- и макроэволюции "центральным вопросом эволюционного учения". Действительно, в дискуссиях последнего полутора десятка лет важнейшие спорные моменты эволюционной теории так или иначе группируются вокруг этого общего узлового вопроса, а многие из них просто оказываются его составными частями.

Повышенный интерес к соотношению микро- и макроэволюции проявился как на Западе, так и в нашей стране. Об этом свидетельствуют хотя бы специальные конференции и симпозиумы⁴. О причинах такого интереса к факториальному аспекту проблемы уже говорилось.

К настоящему времени по данной проблеме накопилось большое число разнообразных точек зрения. Поиском критериев для их систематизации специально занялся философ из ГДР П. Беуртон [Beurton,

1976, 1985]. Предложенная им типология получила одобрение [Борзенков, Северцов, 1983].

Рассмотрим вкратце четыре выделенные Беуртоном группы взглядов.

Первая группа. Микро- и макроэволюция различаются не качественно, а чисто количественно.

Основу механизма эволюции составляет исключительно "статистическая трансформация популяций" в понимании Райта, осуществляемая с помощью мутаций и отбора. Отсюда любое явление макроэволюции может быть объяснено на микроэволюционном уровне.

Вторая группа. Макроэволюция отличается от микроэволюции качественной специфичностью своих закономерностей, но обычные факторы эволюции - мутации, рекомбинации и отбор - в обоих случаях одни и те же. Однако морфологические изменения не могут быть полностью объяснены генами.

Примером могут служить взгляды Ренша, Ремане, Олсона. К этой же группе причисляет себя сам Беуртон.

Третья группа. Существуют специфические факторы макроэволюции, действующие большей частью внезапно и способные приводить сразу к крупным эволюционным шагам (например, возникновению родов). Таковы, в частности, макромутации. Иллюстрацией этого могут быть гипотезы Гольдшмидта и Шиндевольфа.

Четвертая группа. Качественная специфичность макроэволюции столь велика, что значение обычных факторов микроэволюции как необходимой предпосылки макроэволюции полностью отрицается.

Эволюция жизни есть циклический процесс возникновения, расцвета и заката все новых форм организации, заранее запрограммированный.

Данная схема требует комментариев. Первая группа откровенно редуccionистская и в настоящее время, вероятно, представлена единицами. Ко второй группе относится большинство пионеров и современных представителей синтетической теории. Третья и четвертая группы не имеют четкой границы. Для их разделения лучшим критерием было бы установление обязательности или необязательности осуществления макроэволюции через микроэволюцию. Если для третьей группы такой путь допустим, то взгляды Гольдшмидта и Шиндевольфа должны быть перенесены в четвертую группу.

В схеме, естественно, не могут найти точного места эклектические гипотезы типа номогенеза Берга или допускающие историческую смену движущих сил эволюции (Маттей, Красовский и Шкловский; ряд современных "космических" концепций этапности макроэволюции). Этот второй факт - свидетельство еще одного недостатка схемы.

О единстве факторов макро- и микроэволюции в синтетической теории

С возникновением синтетической теории постепенно утвердилось представление, что между макро- и микроэволюцией нет принципиальных различий, что причины, вызывающие преобразования

популяций и приводящие к формированию рас, подвидов и видов, продолжают действовать без перерыва и на надвидовом уровне и лишь в силу иных временных масштабов своего действия на этом уровне приводят к более крупным эволюционным изменениям, относимым к сфере макроэволюции. Иными словами было принято, что микро- и макроэволюция различаются лишь конечными результатами, а также тем, что микроэволюция предшествует макроэволюции, составляет ее предпосылку и фундамент. Это означает, что у обеих уровней эволюции одни и те же факторы и общий механизм. В связи с непосредственным выведением макроэволюции из микроэволюции на факторах и механизмах последней, хотя они и стали хрестоматийными понятиями, необходимо кратко остановиться.

Ядро учения о микроэволюции, а вместе с ним и синтетической теории составила популяционная генетика, основы которой сложились в конце 30-х годов. Для описания микроэволюционного процесса были выработаны основополагающие понятия. В качестве элементарной эволюционной единицы стали рассматривать популяцию, в качестве элементарной единицы наследственной изменчивости - мутацию, а в качестве элементарного эволюционного явления - изменение генетического состава популяции. К числу элементарных эволюционных факторов в западной литературе были отнесены мутационный процесс, генетический дрейф, изоляция и естественный отбор. В советской науке, следуя за Четвериковым и Тимофеевым-Ресовским, к ним традиционно прибавляют "популяционные волны" [см., например: Яблоков, Юсуфов, 1976; Парамонов, 1978; Георгиевский, 1985].

Разработка Фишером, Холдейном и Райтом математических методов оценки судьбы возникающих в природных популяциях мутаций, определяемой действием естественного отбора, придало анализу генетической структуры популяций характер процедуры, дающей достаточно строгие и надежные результаты. Правда, она предельно упрощала картину начального этапа эволюции, ибо исходила из допущения, что отбор имеет дело с отдельными независимыми друг от друга генами, и рассматривала микроэволюцию как процесс замещения одних генов другими. Но такой подход был исторически неизбежным и потому оправданным. Успешное применение математических методов к анализу популяционных процессов привело к тому, что на Западе преимущественное развитие получила так называемая генетическая теория естественного отбора (эволюции), сводившая все содержание эволюционного процесса к отбору и распределению мутаций в популяциях и игнорировавшая его экологические аспекты [см., например: Галл, Георгиевский, Колчинский, 1983]. Она нашла завершенное отражение в обобщающей книге Добжанского, который резюмировал, что "случайные изменения генных частот являются наиболее вероятным источником образования микрогеографических рас" [Dobzhansky, 1937. P. 148].

Но даже устойчивое и векторизованное отбором преобразование генетической структуры популяции, будучи обязательной предпосылкой эволюционного процесса, само по себе еще не является этим

процессом и может не пойти дальше установления в популяции динамического равновесия между двумя или несколькими внутрипопуляционными группировками (полиморфизм). Для того чтобы эти группировки сохранились, различия между ними усилились и они достигли в конечном счете статуса новых самостоятельных видов, необходим еще один фактор - изоляция. Его значение сводится к возникновению любых барьеров (в том числе различных биологических механизмов), нарушающих панмиксию, закрепляющих и углубляющих начальные стадии генетической дифференцировки. В популяциях, подвергшихся изоляции, автоматически изменяется селективная ценность генотипов, и они неизбежно подпадают под несколько различное давление отбора. Процесс изоляции завершается наступлением репродуктивной изоляции. Таким образом, действие изоляции, идущее одновременно с действием естественного отбора, является тем решающим фактором, который завершает процесс микроэволюции образованием новых видов.

Такова сущность генетико-популяционной модели микроэволюции, сложившейся в конце 30-х годов, и надо признать, что и в наши дни она продолжает определять основы синтетической теории, несмотря на все существенные приобретения, сделанные ею с того времени.

Перейдем теперь к более подробному рассмотрению вопроса о соотношении макро- и микроэволюции в понимании "синтетистов". Обычно это соотношение описывается как сводимость первой ко второй, причем под сводимостью понимается единство факторов и механизмов обеих форм (уровней) эволюции, хотя у отдельных авторов нет необходимой четкости в понимании содержания данного понятия.

Вот как трактуют "сводимость" А. В. Яблоков и А. Г. Юсуфов. По их мнению, между микро- и макроэволюцией нельзя провести принципиальную грань. Процесс микроэволюции, вызывающий первичную дивергенцию популяций, продолжается без какого-либо перерыва и на макроэволюционном уровне внутри вновь возникших форм, которые на сей раз оказываются агентами межвидовой конкуренции. Но эти новые конкурентные отношения могут повлиять на дальнейшие эволюционные события, лишь изменяя давление и направление действия элементарных эволюционных факторов, т. е. через микроэволюционный уровень. Поэтому, в принципе, анализ процессов макроэволюции может быть проведен исходя из понятий и закономерностей, известных из учения о микроэволюции, и отсутствие принципиальных процессуальных различий на этих уровнях дает возможность рассматривать их как "две стороны единого эволюционного процесса" [1976. С. 204, 300].

Такова общая позиция, которой придерживаются практически все представители ортодоксального крыла синтетической теории. Однако при рассмотрении отдельных взглядов в концепции сводимости обнаруживаются два полюса, которые можно назвать откровенным (крайним) и неявным редуccionизмом.

Если продолжить цитату из только что приводившегося источника, то мы неожиданно встречаем следующую фразу: "Все самые сложные на первый взгляд макроэволюционные феномены, без потери их специфичности (курсив наш.-В. Н.), объяснимы понятиями микроэволюции: все, что возникает на микроэволюционном уровне, связано прежде всего с преобразованием популяций и вида и ведет к формированию приспособлений" [Там же С. 301]. Тем самым авторы заявляют о себе как об откровенных редуccionистах, и, следовательно, их можно причислить к первой группе классификации Беуртона.

Крайними редуccionистами были также Добжанский (по крайней мере в первой половине творческого пути) и Тимофеев-Ресовский [1974, 1980; Timofeev-Ressovsky, 1937]⁵. В настоящее время таковыми оказываются Н. Н. Иорданский [1977], М. Рьюз [1977], некоторые западные эволюционисты-социобиологи (Э. Вилсон, Р. Траверс, Р. Доукинс). Для этой формы редуccionизма характерны отрицание какого бы то ни было качественного своеобразия даже закономерностей микроэволюции и убеждение, что в конечном счете макроэволюция "полностью сводима" к микроэволюции. Соответственно допускается неограниченная экстраполяция механизмов с низшего уровня эволюции на высший.

Большинство приверженцев синтетической теории принадлежит к неявным редуccionистам и попадает во вторую группу классификации Беуртона. Они усматривают между микро- и макроэволюцией не только количественные, но и качественные различия, проявляющиеся в закономерностях макроуровня. Как справедливо отмечает Я. М. Галл [1983. С. 259], суть их "позиции состоит в том, что механизмы микроэволюции принимаются в качестве основы макроэволюции, но отвергается их простая экстраполяция". Здесь можно назвать имена Симпсона, Ренша, Хаксли, Майра, Ван Валена, Бока, Полянского, Завадского (вместе с представителями его школы). К этой же группе следует, бесспорно, отнести Северцова и Шмальгаузена. Их приверженность идее единства факторов, но различия закономерностей микро- и макроэволюции вытекает из самой логики построения их эволюционных концепций.

Отметим, что в "Кратком очерке теории эволюции" [Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969] его авторы проявили большую осторожность. Так, ими справедливо было отмечено, что из наших данных о пусковых механизмах микроэволюционного процесса еще не следует с неизбежностью, что нам известны и аналогичные механизмы в макрофилогенезе, т. е. эволюции на надвидовом уровне. Кроме того, хотя они и отрицают принципиальные различия данных уровней, однако признают неправильность суждения, что в проблеме соотношения микро- и макрофилогенеза все уже известно и что в последнем нельзя встретить каких-то иных, специфических закономерностей [см: там же. С. 269, 272]. В связи с этим отмечается настоятельная необходимость в развертывании дальнейшего "монографического изучения" крупных групп животных и растений с целью анализа тех типов

изменчивости и механизмов, которые лежат в основе реально осуществленного в эволюции этих групп микро- и макрофилогенеза.

Рассмотренная позиция представляется нам стоящей ближе к истине. Действительно, если объяснять макроэволюцию исключительно в терминах селективной аккумуляции генов, а видообразование всецело сводить к смене генных частот, то как быть с морфофизиологической эволюцией, породившей человека с его разумом? Можно ли ее удовлетворительно объяснить успехом генов в популяциях? Конечно, накопление благоприятных генов - необходимое условие макроэволюции. Но следует ли из этого, что оно является достаточным?

Ныне мы еще очень далеки от понимания в деталях, как взаимодействие между многими белками и ферментами, кодируемыми структурными генами, производит, скажем, глаз позвоночных, не говоря уже о живом организме в целом. К тому же нельзя забывать, что глаз способен начать видеть только в состоянии интеграции с целостным организмом, а части организма и его органы приобретают свои свойства только благодаря взаимодействию, т. е. качественно детерминируются целым. Поэтому, вероятно, правильнее будет признать, что морфологическая эволюция, которая может быть объяснена в своих собственных терминах, включает в себя явления, связанные с чем-то иным, чем просто отбор и накопление генов. Такую известную независимость макро- от микроэволюции некоторые "синтетисты" называют "относительной автономией макроэволюции" [Beurton, 1985].

Затянувшемуся спору о "сводимости" или "несводимости" как бы подвели итог недавние выступления А. С. Северцова (1987) и В. Г. Борзенкова (1987). Согласно мнению Северцова, своеобразие рассматриваемых уровней эволюции совершенно очевидно и заключается в различии их закономерностей. Следствие (макроэволюция) можно объяснить причиной (микроэволюция), но свести его к причине неправомерно, поскольку между этими уровнями существуют неоднозначные причинно-следственные отношения. Поэтому вполне закономерен вывод Северцова, что проблема "сводимости" - это фиктивная, ложная проблема. Учитывая прогресс науки за последние десятилетия. Борзенков отмечает, что положение о "сводимости" макро- и микроэволюция "не может быть принято столь безоговорочно, как это делалось эволюционистами 40-60-х годов... Более того, я осмелюсь утверждать, что сегодня любое методологическое исследование структуры и функций эволюционной теории, игнорирующее тезис о специфичности макроэволюции, не может претендовать на адекватность" [Борзенков, 1987. С. 33].

В чем же состоит эта специфичность и как далеко идут сторонники синтетической теории в понимании ее содержания?

Основные и очевидные для всех различия между микро- и макроэволюцией усматриваются прежде всего в их результатах: масштабы достигаемых в ходе морфофизиологических преобразований, а соответственно и возникших при этом таксономических уровней резко различны. Несовпадение результатов непосредственно связано с временными характеристиками. Если процессы

микроэволюции можно наблюдать на протяжении человеческой жизни, то процессы макроэволюции измеряются геологической шкалой времени. Микроэволюция может быть обратимой, макроэволюция - необратима и уже в силу этого обладает определенной направленностью, а следовательно, и особыми закономерностями, проявляющимися в только ей свойственных феноменах (усложнение организации, смена этапов в развитии филогенетических групп, установление симбиотических отношений и т. д.). Некоторые исследователи указывают еще на одно различие, на которое обычно не обращается внимания и которое относится не только к области закономерностей, но и к самим механизмам эволюции: внутривидовая эволюция протекает в открытой генетической системе, надвидовая - в отдельных, изолированных друг от друга генофондах [Паавер, 1980]. Следствием последнего обстоятельства оказывается возникновение иной формы отбора - межвидового, нуждающегося в особом анализе.

Большинство "синтетистов" справедливо признает, что в приложении теории естественного отбора к микроэволюции остается достаточное число спорных вопросов. К ним относится, например, трактовка отбора как дифференциальной смертности или дифференциальной размножаемости генотипов, способов оценки интенсивности отбора, соотношения ведущей и стабилизирующей форм отбора в эволюции и др. Недостаточно разработан вопрос о структуре самого естественного отбора. Если столь важные вопросы теории отбора как главного интегрирующего фактора эволюции остаются неясными на микроэволюционном уровне, то неудовлетворительное положение с оценкой его функциональной РОЛИ на уровне макроэволюции еще более усугубляется. Это можно подтвердить красноречивым признанием такого авторитетного теоретика синтетической теории, как К. М. Завадский. Сравнивая положение в учении о микроэволюции с положением в учении об ароморфозе как важнейшем разделе теории макроэволюции, он отмечал, что "в теории естественного отбора существуют и неясности совсем другого рода. Все они связаны с применением этой теории к объяснению органообразования, возникновения новых типов организации и захвата новых зон жизни, т. е. к процессам ароморфоза" [Завадский, 1972. С. 140]. Правда, Завадский был убежден, что особенности движущих сил ароморфоза состоят исключительно в специфичной интенсивности и длительности действия каждого из факторов микроэволюции, а также в их различном сочетании друг с другом.

Лет двадцать назад среди "синтетистов" выделилось крыло реформаторов (Уайт, Левонтин, Карсон, Буш, Гулд, Элдридж), которые предприняли попытку обосновать специфичность макроэволюции по такому важнейшему фактору, как наследственная изменчивость. В отличие от обычных генных и небольших хромосомных мутаций, служащих материалом для отбора в традиционной генетико-популяционной модели микроэволюции, они постулировали существование макромутаций как главного источника макроэволюционных новшеств, способных возникать сальтационно, вне связи с аккумуляцией мелких мутаций в случае микроэволюции. В СССР с подобной трактовкой

специфичности макроэволюции выступил академик А. Л. Тахтаджян⁶. Фактически на новом уровне знаний был совершен возврат к идеям Гольдшмидта. Вероятно, эволюционную платформу упомянутых исследователей следует рассматривать как крайний вариант синтетической теории, еще не претендующий на полную самостоятельность и не порывающий с ней генетической связи. Наконец, надо сказать, что именно в связи с изучением проблем макроэволюции было высказано чрезвычайно важное соображение о канализирующем влиянии на ход макроэволюционных процессов экосистемных связей и отношений (Камшилов, Шварц, Чернов, Красилов, Одум и др.). Сама возможность появления и выживания новых видов есть, по-видимому, результат изменения биоценотической обстановки, а в конечном счете сдвигов в режиме функционирования биосферы в целом (действующих через обратные связи). Эти соображения хорошо согласуются с представлением Дарвина о ведущей роли в эволюции биотических факторов. Поэтому вполне резонно считать, что причинные цепочки эволюции направлены не столько "снизу вверх" (от мутаций к популяциям и видам), сколько "сверху вниз" (от биоценоза к видам и популяциям). В учении о микроэволюции с подобным пониманием мы встречаемся редко.

При обсуждении вопроса о единстве факторов и движущих сил микро- и макроэволюции сразу возникает вопрос о доказательствах. В связи с невозможностью непосредственного наблюдения макроэволюции, ее экспериментального воспроизведения и моделирования этот вопрос приобретает особую остроту. Какого же рода обоснование данного тезиса предлагается в работах "синтетистов"? Можно указать по крайней мере на четыре категории доказательств: выводы, полученные гипотетико-дедуктивным методом; экспериментальные данные об эффективности естественного отбора в гетерогенной (полиморфной) популяции; факты совпадения наследственных признаков близких видов с модификациями внутривидовых группировок; данные об ароморфных популяциях. Характер доказательств первой категории ясен без особых комментариев. Это обычный метод построения научной теории, мало изменившийся со времен Дарвина⁷. Экспериментальные данные об эффективности естественного отбора выполняют верификационную функцию. В ряде руководств по эволюционной теории и дарвинизму приводятся одни и те же примеры. Таковы классические примеры "индустриального меланизма" у березовой пяденицы (*Biston betularia*) в странах Западной Европы, появление четырех рас ужей (*Natrix sipedon*) на островах озера Эри по рисунку поперечных полос, возникновение сезонных форм у погремка (*Rhinantus major*), превращение ярового рыжика (*Camelina glabrata*) в льняного (*C. linicola*) и др. В первых трех примерах (как и в большинстве других здесь неприводимых) прослежены лишь начальные этапы микроэволюции, но отнюдь не видообразование, в случае которого можно было бы говорить о выходе на уровень макроэволюции. Относительно примера с рыжиком надо отметить, что постоянное возникновение модификационной формы (льняного рыжика) из ярового не означает, что наследственная форма (льняного) произошла тем же путем. Таким образом, данные об эффективности естественного отбора, не достигшего уровня

видообразования, вовсе не доказывают, что микроэволюция приводит к макроэволюции. Что касается примеров внезапного видообразования, то они связаны в основном с хромосомными перестройками, полиплоидией и другими механизмами и свидетельствуют об эволюционных путях, минуя микроэволюцию.

Наконец, идея об арогенных популяциях, разрабатывавшаяся особенно интенсивно К. М. Завадским [1958, 1968, 1971], в теоретическом плане представляется нам достаточно плодотворной. Поскольку макроэволюционные события любого масштаба осуществляются только через видообразование, биологическая неравноценность возникающих видов или внутривидовых подразделений в перспективном отношении - очевидный факт. Однако само распознавание в природе арогенных или неарогенных популяций практически малоосуществимо. Получается, таким образом, что постулат о единстве микро- и макроэволюции прямых доказательств не имеет и опирается исключительно на доводы косвенного характера.

В 70-е годы среди советских эволюционистов распространился тезис, будто единственно возможный путь к познанию арогенной эволюции, а следовательно, и макроэволюции лежит через экспериментальное изучение механизмов микроэволюции и будто все другие подходы ненаучны. Тем самым заранее отвергалась целесообразность поиска возможной специфики в причинах и механизма макроэволюции, игнорировались уже имевшиеся данные об иных путях надвидовой эволюции в некоторых группах растений и животных. Упрощая вопрос, можно было бы проиллюстрировать данный тезис аналогией: ключ к поиску особенностей земной атмосферы следует искать только на Земле.

В свете изложенного не вызывает сомнения, что микро- и макроэволюция представляют собой два не только гносеологически, но и феноменологически отдельных и качественно различных уровня эволюции. выделяемых из общей системно иерархической структуры этого исторического процесса. Это означает, что к ним применима антиредукционистская концепция Ф. Энгельса о несводимости высших форм движения материи к низшим, о том, что низшие, входя в высшие, не могут определять их сущность. Запрет на поиск механизмов, лежащих вне микроэволюции, с методологической точки зрения не выдерживает критики. Он означает неоправданное ограничение свободы научного исследования и направлен на догматизацию и увековечивание сложившихся теоретических стандартов. Нетрудно представить, на каком уровне остановилось бы развитие физики, а вместе с ней и производительных сил общества, если бы, скажем, Ньютон вменил в обязанность всем ученым и на все времена анализировать природные явления исключительно с позиций сформулированных им законов механики и никто из физиков последующих поколений не попытался бы нарушить этой "установки". Тогда, очевидно, у нас не было бы ни волновой теории, ни термодинамики, ни теории относительности, ни квантовой и ядерной физики.

В заключение этого раздела целесообразно привести схему, отображающую структуру эволюционной теории по представлениям синтетической теории, заимствованную из недавней работы В. Г. Борзенкова [1987]. На схеме фундамент всей теории составляет генетика популяций как единый причинный механизм эволюции. Трансформация генетической структуры популяций завершается видообразованием - центральным событием микроэволюции, очерчивающим ее верхнюю границу. Для объяснения макроэволюции в терминах микроэволюции требуется определенное число дополнительных теоретических гипотез и моделей, изображенных прямоугольниками 1-3. На схему попала и молекулярная биология, данные которой по необходимости все шире привлекаются к трактовке микро- и макроэволюции.

Рис 1 Структура эволюционной теории [Борзенков, 1987]

Эта схема нам еще пригодится в дальнейшем, когда, опираясь на нее, мы попытаемся отобразить множественность путей макроэволюции.

Трудности, вставшие перед проблемой видообразования и генетикой популяций

Имея четкое представление о механизмах микроэволюции и характере обоснования тезиса об осуществлении макроэволюции через микроэволюцию, мы должны теперь взглянуть на проблему сопряжения двух этих уровней глазами сегодняшней науки. Ведь вполне естественно, что с выходом на новые рубежи познания мира старые концепции приходится пересматривать. Даже гражданская история не так уж редко прочитывается заново.

Наша строгость (некоторым она может показаться нарочитой) в подходе к оценке характера обоснования единства микро- и макроэволюции не случайна. То, что раньше казалось убедительным и не вызывало сомнений, теперь попросту недостаточно. Для решения кардинальных вопросов эволюции ныне требуется выход на новый уровень доказательности, на современном этапе - такой, какой обеспечивается, например, данными молекулярной биологии. Применительно к нашей теме на таком уровне необходимо доказать, являются ли расы и подвиды зарождающимися видами. По нашему убеждению, решение этого вопроса имеет ключевое значение для всей проблемы соотношения микро- и макроэволюции.

Поэтому мы снова возвращаемся теперь к ранее затронутому вопросу о взаимосвязи популяционного и организмоцентрического (типологического) подходов, популяции и особи, генов и организации, но рассматриваем его в аспекте возможного превращения внутривидовых группировок в новые виды. Можно ли их соединить и не равноценна ли подобная попытка соединению рыб с китами или земноводных с рептилиями?

Так, волей и логикой современной науки в фокусе главных интересов эволюционной теории оказалась проблема возникновения видов - пограничного события между микро- и макроэволюцией. К этому пришли независимо друг от друга палеонтологи (в частности, создатели теории прерывистого равновесия), молекулярные генетики и представители многих неонтологических наук, занимающиеся проблемами макроэволюции. Если образно представить себе микро- и макроэволюцию двумя берегами реки, то видообразование, согласно "легенде" генетико-популяционной модели, - это невидимый акт, в ходе которого гадкие утята - подвиды или расы, - переходя с берега микро- на берег макроэволюции, окунаются в реку и, выходя на берег макроэволюции, превращаются в лебедей - виды (если, конечно, превращаться - призвание утят). Таинство превращения скрыто от глаз наблюдателя водами реки, которые символизируют генетику видообразования. Неудивительно, что на нее и обращены сейчас все взоры науки об эволюции. Впрочем, те, кто занимался разработкой теории эволюции в целом, не отделяли ее от проблемы видообразования во все времена. Неслучайно проблема происхождения видов была вынесена в заголовки основополагающих трудов трех корифеев эволюционной теории - Дарвина (1859), Добжанского (1937) и Майра (1942). Несколько лет назад с большой задержкой опубликована четвертая работа - "Экология и некоторые проблемы происхождения видов" Г. Ф. Гаузе [1984]. До недавнего времени, пока не заявили о себе вопросы популяционной палеонтологии, палеонтологи продолжали изучать в основном крупномасштабные события в филогении, а все остальные биологи - маломасштабную эволюцию в пределах популяций. И тем и другим не хватало, по выражению С. Стэнли [Stanley, 1979], интенсивного изучения видов, их происхождения и последующей эволюционной судьбы. На тот же недостаток гораздо раньше обратил внимание Шварц, отмечавший, что синтетическая теория, "уделяя максимальное внимание исследованию начальных этапов эволюции, оставляет в тени важнейший этап эволюции - видообразование, молчаливо признавая образование новых видов в качестве простого продолжения внутривидовой дифференциации" [Шварц, 1960. С. 10]. Но тут ее как раз и ожидали трудности. Ввиду продолжительности (а скорее всего, редкости) процесса видообразования никто никогда не наблюдал его в природе от начала до конца. То же, что было зарегистрировано, составляет не более чем ряд отдельных кадров из полнометражной картины. Вследствие невозможности непосредственного наблюдения видообразования во времени специалисты изучают его в пространстве, выявляя картину географической изменчивости ныне живущих форм. Понятно, что при такой процедуре они имеют дела не с процессом, а с результатами определенных этапов микроэволюции. Сопоставляя наблюдаемые стадии дивергенции популяций с данными палеонтологической летописи, они реконструируют временной ход событий, приводящих к формированию современных видов. В синтетической теории считается, что углубление внутривидовой дифференцировки вплоть до наступления репродуктивной изоляции есть результат

постепенной аккумуляции преимущественно точковых мутаций. Но этот метод слишком односторонен.

Возникновение гипотезы прерывистого равновесия, утверждающей, что виды сохраняют практическую неизменность в течение чуть ли не 99% продолжительности их жизни, а затем быстро (геологически почти мгновенно) превращаются в новые виды, поставило неизученный ранее вопрос о хронологической структуре видообразования, т. е. упорядоченности его ступеней, этапов и фаз во времени (соответственно каждую из фаз необходимо связать с достижением определенного уровня адаптации масштаб изменения организации особей). В этом плане очень важными, но крайне слабо изученными процессуальными параметрами видообразования оказались скорость, продолжительность и направление изменения показателей популяций как проявление изменения их генофонда. Без их определения невозможно познание конкретных путей становления видов. Но как это осуществить?

Один из способов - переход к оценке этапов видообразования во времени, который позволил бы объединить усилия палеонтологов и неонтологов, сделать сопоставимыми их результаты [Stanley, 1979; Паавер, 1979, 1980, 1983]. Для этого надо ввести такую шкалу времени, которая дала бы возможность взглянуть на процесс видообразования как бы в увеличительное стекло. Она должна охватывать не сотни или десятки миллионов лет, а всего тысячи и десятки тысяч лет, чтобы в нее уложились все события от формирования локальных популяций до возникновения новых видов [Паавер, 1983]. Перспективность такого подхода, по Пааверу, продемонстрировали исследования по изменчивости и дифференциации форм четвертичной фауны, в частности субфоссильных популяций млекопитающих [Kurten, 1954; Паавер, 1965, 1973]. Временной масштаб этих исследований допускает и анализ эволюционных событий популяционного уровня - хроноклинов (градиентов популяционных изменений во времени), изменений темпов и направления популяционных сдвигов и т. п.

Однако надежды, порождаемые предлагаемым методом, наталкиваются на неизменное препятствие - практически полное отсутствие непрерывных палеонтологических серий (возможно, единственное счастливое исключение представляет материал по белому медведю). Но это препятствие не главное. Гораздо более существенным и принципиальным в свете требований современной науки оказывается незнание генетики репродуктивной изоляции и фактическая невозможность выяснения генетических причин ее становления в прошлом⁸. А выполнение этого требования как раз и входит в императивы нового уровня доказательности, о котором уже говорилось. Поясним эту мысль примером.

На побережьях Северной Европы живут бок о бок, не скрещиваясь, два самостоятельных вида чаек - серебристая (*Larus argentatus*) и клуша (*Larus fuscus*). Они входят в непрерывную цепь подвидов, обитающих в Северной Евразии, Северной Америке и Гренландии. Известны ископаемые остатки предполагаемой предковой формы этих чаек, обитавшей несколько сот тысяч лет назад в районе нынешнего Берингова пролива, откуда она распространялась на запад и на восток. Когда, расселяясь

и попутно распадаясь на подвиды, западные и восточные чайки встретились в районе Северного и Балтийского морей, они уже накопили в ходе микроэволюции достаточно различий, чтобы оказаться репродуктивно изолированными. Этот пример считается в синтетической теории одним из наиболее доказательных.

Но проливает ли он свет на механизм происшедшего видообразования? Можно ли сказать с уверенностью, что чайки разделились на два вида именно в результате постепенного накопления малых мутаций или что разделение произошло лишь к моменту встречи, а не задолго до нее? Есть ли основание полностью отвергнуть возможность внезапного видообразования на основе крупных хромосомных мутаций? Думается, что на эти вопросы придется ответить отрицательно. Что касается типа происшедшего генетического изменения, то он как раз и составляет предмет дискуссий. Чтобы решить вопрос применительно к чайкам, нужно было бы предпринять сравнительное обследование обоих видов на генетические различия, но подобного анализа еще никогда не проводилось ввиду его особой трудоемкости.

Таким образом, до сих пор остается неясным, возможно ли обособление двух форм, составляющих полиморфную популяцию, вне "принудительной" изоляции (географической или осуществляющейся в результате крупных мутаций) или они навсегда связаны друг с другом, как самцы и самки при половом диморфизме.

Обратимся теперь к суждениям о значении для видообразования генетики популяций, принадлежащим ее самым авторитетным представителям, но прежде заметим, что, хотя современная концепция видообразования называется биологической, по своей сути она остается генетической. В противоположность краеугольному положению синтетической теории об адаптивном характере внутривидового полиморфизма и о его возникновении под действием естественного отбора зачинатель популяционной генетики С. С. Четвериков [1926] утверждал, что внутривидовая дифференцировка вовсе не обязательно связана с адаптивными изменениями. Существуют тысячи примеров, когда виды различаются не адаптивными, а безразличными в биологическом смысле признаками. Следовательно, приобретение адаптивного признака не является причиной расщепления близких форм (этот вывод всецело подтверждается современной концепцией "нейтральной эволюции"), зато различия по адаптивным признакам выступают на передний план у высших систематических категорий.

По мнению Четверикова, действие отбора ведет не к внутривидовой дифференцировке, а к полной трансформации вида и его превращению в новый вид (мутация Ваагена). "Истинным источником видообразования, истинной причиной происхождения видов является не отбор, а изоляция" [Там же. С. 162]. Интересен вывод Четверикова о том, что если бы действие отбора вдруг прекратилось, то вид стал бы полиморфным и что распадение вида на разновидности - признак его старости. Иными словами, эволюция под действием естественного отбора идет, по его мнению, путем превращения

мономорфных видов и лишь вмешательство изоляции приводит к дроблению видов и умножению их числа. В итоге Четвериков очень близко подходит к понятиям микро- и макроэволюции и, как видно из следующего отрывка, полностью их разобщает: "... в эволюционном развитии органического мира два процесса протекают рядом, иногда скрещивая свои пути, но все же строго разграниченные как в своих причинах, так и вытекающих из них следствиях (курсив наш.- В. Н.): один процесс дифференциации, распада, приводящий к видообразованию, в основе его лежит изоляция; другой ведет к адаптации, к прогрессивной эволюции органической жизни, и причиной его является борьба за существование и вытекающий из нее естественный отбор" [Там же. С. 162-163].

А вот что пишет один из лидеров синтетической теории Майр: "Сводить проблемы макроэволюции к изменениям частот генов бессмысленно, и в этом одна из причин, почему генетики (имеются в виду генетики-популяционисты - В. Н.) внесли сравнительно небольшой вклад в решение проблем макроэволюции" [Мауг, 1982а. Р. 610]. И тут же Майр добавляет, что "неподходящая формула" генных частот ответственна за значительный срок, истекший с момента создания синтетической теории до адекватной трактовки этих проблем.

Лет через двадцать после своего возникновения селективная теория генетической структуры популяций и микроэволюции столкнулась с рядом трудностей и испытала значительные ограничения. Холдейн [Haldane, 1957] показал математически, что в популяции не может заменяться одновременно свыше 12 генов "более приспособленными" аллелями без того, чтобы ее репродуктивная численность не упала до нуля. Но у организмов тысячи аллелей! И как показал анализ природных популяций, полиморфные популяции отличаются по очень большому их числу. При учете вывода Холдейна - а он остается в силе и поныне - для реализации таких различий поэтапно потребовалось бы значительно больше времени, чем это в ряде случаев реально наблюдается в природе. Данное затруднение, вошедшее в историю под названием дилеммы Холдейна и многократно возникавшие в связи с различными популяционно-генетическими соображениями, было частично преодолено лишь с созданием М. Кимуры [Kimura, 1968] "нейтралистской" гипотезы, т. е. ценой отказа от идеи исключительно селективной природы популяционных процессов.

В 50-е годы в основном исследованиями Добжанского была выявлена генетическая гетерогенность природных популяций и установлено, что в противоположность утверждению классической модели генетики популяций в них вместо гомозигот по наиболее приспособленным аллелям преобладают гетерозиготы, т. е. фиксируется несколько аллелей вместо одного. Для объяснения их одновременного поддержания в популяциях были выдвинуты балансовая и частотно-зависимая гипотезы действия естественного отбора.

Особенно серьезно поколебало математическую модель генетики популяций, поставив под вопрос само понятие "переживания наиболее приспособленных", обнаружение в природе достаточно высокого энзиматического полиморфизма и множественного (из нескольких десятков аллелей)

аллелизма. Перед генетиками-популяционистами снова встала дилемма Холдейна. Они искали ответ на вопрос, каким образом отбор, имеющий дело с фенотипами и, следовательно, тесно взаимосвязанными генами, может одновременно поддерживать полиморфизм по огромному числу генов и еще впридачу их множественные аллели. В 1968 г. японский биохимик М. Кимура [Kimura, 1968], подтвердив, что при превращении одного вида в другой селективно может быть вытеснено не более 12 аллелей, выступил с обоснованием идеи, что остальные тысячи аллелей вытесняются по воле случая, будучи селективно нейтральными. Разработанная им в дальнейшем теория нейтральности означала очень существенное ограничение применимости постулата об адаптивной природе полиморфизма. Оказалось, что адаптивный характер носит лишь незначительная часть эволюционных изменений первичной структуры ДНК, тогда как громадное большинство фенотипически "молчащих" замен нуклеотидов не имеет никакого селективного значения и фиксируется не отбором, а случайным дрейфом. Таковы главные "каверзы", которые приподнесла генетике популяций ее юная родственница - генетика молекулярная.

Они не могли не сказаться на притязаниях генетики популяций объяснить возникновение видов и их эволюцию. Вставшие перед ней на этом пути затруднения в той или иной мере вынуждены были признать такие крупные генетики, как Карсон, Стеббинс, Айала, Левонтин. Дальше других в критике популяционно-генетической теории видообразования пошел ученик Добжанского - Р. Левонтин. Его оценки кажутся некоторым [Микитенко, 1986] чересчур строгими, но они совершенно объективно отражают существующее положение.

В книге Левонтина "Генетические основы эволюции" [1978] прежде всего обращают на себя внимание следующие общие соображения принципиального значения. Существующие математические модели популяционно-генетических процессов представляют собой слишком упрощенное описание микроэволюции. Они имеют дело с изменениями отдельных локусов, тогда как все локусы одной хромосомы тесно связаны между собой, а сами хромосомы интегрированы в целостном генотипе. Поскольку объектом отбора является фенотип, особь, то отдельные локусы отбираться изолированно не могут. Отсюда ясно, что с позиции осознания данного факта объектом анализа популяционной генетики должен стать генотип как целостная единица отбора. Но это, во-первых, ставит перед генетикой популяций такие задачи, с которыми не способна справиться даже самая совершенная ЭВМ, а во-вторых, означает, что сами популяционно-генетические исследования в отрыве от данных, получаемых экологами, морфологами, физиологами, эмбриологами и представителями смежных специальностей, не могут раскрыть механизм микроэволюции и видообразования.

В связи с тем что генотипические и фенотипические различия популяций трудно или даже невозможно измерить с необходимой степенью точности, мы, по мнению Левонтина, тем более лишены возможности характеризовать генотипические различия на разных этапах фенотипической

дифференцировки - от первых этапов дивергенции двух популяций до образования рас, полувидов и видов. Пока остается неизвестным, какая часть генома затрагивается в начале процесса дифференциации и какая - при репродуктивной изоляции, не говоря уже о характере самих генотипических изменений. Следовательно, у нас нет подхода к оценке содержания и количественных границ и такого важного эволюционного события, как, например, "генетическая революция" Майра. До тех пор, пока мы не научимся точно определять генотипические различия, мы не сможем приступить к созданию количественной генетической теории видообразования. Но и когда этого удастся достичь, это будет только началом, так как в конечном итоге нам необходимо выяснить, каким образом те или иные генетические различия связаны с определенными репродуктивными и экологическими признаками, разделяющими два вида.

К этим соображениям Левонтина уместно добавить, что между морфологическими отличиями и репродуктивной изоляцией как генетическим явлением нет прямой взаимосвязи. Условия, ведущие к морфологической адаптации и благоприятствующие видообразованию, как и время их осуществления, по справедливому замечанию Стеббинса и Айалы [1985], могут не совпадать. Это означает, что по изменению морфологии ископаемых форм нельзя судить о моменте наступления видообразовательного акта.

Мы подошли с другой стороны к уже поставленному вопросу о возможности или невозможности сопряжения изменений популяций с организационными изменениями особей - ключевому для теории макроэволюции. Но теперь он рассматривается чисто феноменологически - с позиций современной генетики популяций.

Из приведенного анализа Левонтин делает выводы, которые непосредственно отвечают на данный вопрос. Приведем их текстуально.

"Хотя элементарная популяционная генетика позволяет установить, сколько потребуется поколений для изменения частоты аллеля от q_1 до q_2 мы не знаем, как включить такую формулировку в теорию видообразования, и притом в значительной мере от того, что мы буквально ничего не знаем о тех генетических изменениях, которые происходят при формировании видов" [Левонтин, 1978. С. 167]. Остается неизвестным, от каких причин зависит репродуктивная изоляция и какова ее генетика, потому что "на множестве популяций, находящихся на ранних стадиях процесса видообразования ни генетического анализа, ни экологических исследований, необходимых для ответа на эти вопросы, не приводилось, а в большинстве случаев их и невозможно провести" (курсив наш. - В. Н.) [Там же. С. 169].

Мы еще раз убеждаемся, что между расами и подвидами, с одной стороны, и видами - с другой, существует непроходимый разрыв, хиатус. Количественные изменения, накопленные популяциями внутривидовых группировок и служащие столь привычной иллюстрацией закона диалектики, не

переходят в качественные - акт образования нового вида. Не переходят же они, по-видимому, не потому, что их мало, а из-за их иного "призвания".

В силу приведенных соображений приходится согласиться с Левонтином, что вклад генетики популяций в наши представления о видообразовании "очень невелик" и что для такого важнейшего аспекта макроэволюции, как вымирание видов, она "вообще ничего не дала". А самое главное, что не только гносеологически, но и эмпирически "популяционная генетика не является ... достаточной теорией" [Там же. С. 273].

С того момента, как были написаны эти строки, судя по новейшим сводкам [Dover, 1982; Эволюция генома, 1986; Рэфф, Кофмен, 1986], мало что изменилось. Природа генетических изменений, их количество и минимальное время, необходимое для установления репродуктивной изоляции и видообразования. остаются "нетронутой целиной". Стало возможным лишь с большей определенностью говорить об огромном разнообразии первичных генетических механизмов, участвующих в становлении репродуктивной изоляции, сопоставимом с множественностью способов видообразования у разных организмов, и полифакториальности этого процесса (об этом подробнее см. в гл. 10). В подтверждение характеристики, данной генетике популяций Левонтином, можно сослаться на мнение авторитетного советского генетика Б. М. Медникова [1987]. Подтвердив, что построение модели видообразования в рамках синтетической теории по-прежнему наталкивается на значительные трудности, он счел необходимым признать, что видообразование не сводится к процессу постепенного вытеснения одних аллелей другими в результате отбора или генетического дрейфа и что никаких иных моделей эта теория практически не предлагает.

Совсем недавно во французском периодическом издании "Синтез" была опубликована работа известного американского историка генетики М. Адамса под симптоматичным названием "Была ли популяционная генетика эволюционной?" [Adams, 1988]. Анализ большого исторического материала привел его к заключению, что "генетика популяций не доказала пригодность дарвинизма как общей теории макроэволюции и в принципе не в состоянии это доказать" [Ibid. P. 15]. Из данного признания и всего содержания статьи следует, что на вопрос, поставленный в ее заголовке, Адаме склонен ответить отрицательно. Разделяя подобный взгляд, хотелось бы отметить, что популяционная генетика никак не может быть эволюционной, поскольку с ее помощью невозможно объяснить двух важнейших моментов - появления в популяции носителей новых видовых признаков и захват ими необходимого жизненного пространства.

Сказанным не исчерпывается "низведение" генетики популяций с пьедестала, на который ее возвела синтетическая теория. Пожалуй, самые крупные неприятности ждали ее впереди.

Анализ природных популяций, осуществлявшийся первоначально посредством регистрации хромосомных перестроек (работы Добжанского и его школы, Дубинина и Тинякова и др.), а затем с помощью электрофореза белков-аллозимов (по методу Хабби и Левонтина) привел к установлению

высокого уровня их полиморфности. Утвердился на первый взгляд казавшийся логически безупречным тезис о прямой связи между аллельным разнообразием на субпопуляционном уровне и возможностями системы субпопуляций более или менее адекватно реагировать на изменения среды преобразованием своей генетической структуры. Основное внимание исследователей оказалось сконцентрированным на соотносительной роли естественного отбора и дрейфа генов в реорганизации генофондов локальных популяций. Обнаруженная на этом уровне высокая изменчивость и способствовала формированию представлений о беспредельной эволюционной лабильности популяций.

Оказалось, однако, что эти традиционные представления - результат отдельных, случайных по отношению к структуре вида выборок из природных популяций, отражающих простейший и действительно весьма изменчивый популяционный уровень. Выводы из популяционно-генетических исследований могут быть качественно иными, если система выборок привязана к реальной структуре вида как системы.

Многолетние исследования популяций человека по территории Северной Азии, опубликованные Ю. Г. Рычковым [1968, 1969, 1973], и работы по биохимической генетике рыб, опубликованные Ю. П. Алтуховым [1969, 1971, 1974], показали, что системная, иерархическая организация популяций определяет специфику генетических процессов на разных уровнях популяционной структуры вида. Таких качественно различных уровней по крайней мере два: 1) популяционные системы, соответствующие моделям подразделенных популяций; и 2) элементарные (локальные) популяции¹⁰, являющиеся структурными компонентами первых. Элементарные популяции отвечают модели "менде-левской" популяции. Они могут отличаться высокой изменчивостью, тогда как первые генетически стабильны во времени и в пространстве¹¹. Эту стабильность и уникальность их генетической структуры не удастся изменить даже при таких резких изменениях среды, какие сопутствуют различным попыткам акклиматизации.

Заметим, что генетическая устойчивость на уровне популяционных систем была замечена давно. Так, в исследованиях природных популяций брюхоногого моллюска *Seraxa nemoralis* - классического объекта популяционной генетики - М. Ламотт [Lamotte, 1951] показал, что соотношение частот разных типов окраски раковины, которым характеризуется каждая местная популяция, весьма устойчиво во времени [Назаров, 1984]. Этот вывод опирался не только на погодичную хронику самих наблюдений, но и на палеонтологический материал. Дело в том, что окраска и рисунок раковины моллюсков представляют собой нечастый тип генетических маркеров, сохраняемых палеонтологической летописью.

Из всей совокупности приведенных работ следовал вывод, что если не ограничивать изучение элементарным популяционным уровнем, а исследовать природные популяции в широких рамках их естественных, исторически сложившихся границ, то "можно обнаружить присущее им важное

системное качество, с очевидностью не выводимое из свойств слагающих их структуру компонентов, - генетическую стабильность во времени и в пространстве" [Алтухов 1983. С. 164]. К этому Алтухов добавляет, что "трудно представить, как могут процессы, определяющие максимальную стабилизацию вида как целостной популяционной системы, лежать одновременно в основе происхождения новых видов" [Там же. С. 172].

Таким образом, поскольку при видообразовании расщепляются не отдельные менделевские популяции, а их совокупности, образующие старый вид, мы снова сталкиваемся с проблемой эволюционного перехода от популяционного уровня к видовому и убеждаемся, что генетические характеристики элементарных (локальных) популяций не переводимы в характеристики системы популяций, каковой является биологический вид.

Что нужно для превращения популяции в новый вид?

Этот главный вопрос, поставленный логикой познания, можно точнее сформулировать так: какое событие должно произойти чтобы система популяций прежнего вида смогла "выйти" на новый тип организации, которым характеризуется каждая особь нового вида? Правильное решение этого вопроса без насилия над фактами и означало бы сопряжение процессов двух уровней эволюции, разгадку механизма макроэволюции.

Элементарная логика подсказывает, что такой переход может совершиться только скачком, сальтационным превращением одного качественного состояния в другое. И тут синтетическая теория должна сделать существенную уступку: в объяснении перехода от микро- к макроэволюции она должна отказаться от идеи постепенной аккумуляции точковых мутаций как якобы количественных изменений, способных перейти в новое качество, и признать сальтационное становление репродуктивной изоляции (и часто его первичность), а вместе с ним прерывистый характер видообразования. Полагают, что сами сальтации вызываются хромосомными перестройками, мутациями супергенов, изменениями последовательностей ДНК, производимыми подвижными генетическими элементами, или даже изменениями единичных генов регуляторной системы, дающими крупный фенотипический эффект, но качественные и количественные стороны этих генетических изменений остаются неизвестными.

Весьма показательным, что в направлении к фактическому признанию скачка важную уступку сделал сам Майр, который в своей недавней монументальной книге писал, что "хотя в большинстве случаев нет необходимости в крупной мутации для возникновения новой эволюционной структуры, в некоторых, однако, случаях "фенотипически резкая мутация" может быть первым шагом,... за которым последуют малые мутации, завершающие окончательную "калибровку" [Maug, 1982a. P. 611].

Прерывность - один из универсальных законов природы, а непрерывность, как известно, складывается из огромного числа скачков, на первый взгляд могущих оказаться незаметными. Достаточно упомянуть несколько примеров из разных областей знания. Скачком совершаются фазовые переходы вещества из одного состояния в другое. Существуют лишь дискретные энергетические уровни атома, смена которых связана с перескоком электронов с одной орбиты на другую. Ракета, запущенная в межзвездное пространство, должна последовательно развить три космические скорости, соответствующие выходу на околоземную орбиту, преодолению притяжения Земли, а затем Солнца. В биологической эволюции скачок, вызванный достаточной мутацией, нарушает правильность конъюгации хромосом в мейозе и делает невозможным скрещивание мутанта с исходной формой. Новый вид, как теперь считается, возникает либо сразу, либо в течение очень короткого геологического времени. В зависимости от глубины преобразований возникшие формы, в принципе, могут достигать ранга рода или даже семейства. Но этот предмет - дополнительная тема дискуссий. Главное, что смог возникнуть новый вид. Этого вполне достаточно для поступательного хода макроэволюции и образования под действием отбора эволюционных трендов. Случившись однажды, скачок может повториться еще и еще, каждый раз порождая новые виды и, следовательно, хоть немного иную организацию. В итоге суммирования организационных изменений последовательно возникающих видов формируются основные признаки более высоких таксонов - "машина" макроэволюции оказывается запущенной.

В том, что видообразование и макроэволюция совершаются не постепенно и плавно, а путем внезапных скачкообразных изменений, получает выражение одна из характеристик диалектического развития. Благодаря замечательным открытиям новой области междисциплинарных исследований - синергетике, изучающей механизм взаимодействия подсистем в различных открытых неравновесных системах, выявились общие принципы саморазвития и самоорганизации природных процессов, протекающих в космологических, физических, химических и биологических системах. Один из таких принципов - скачкообразный переход от одного состояния к другому. Как показано И. Пригожиным [Пригожин, Николис, 1973; Пригожин, Стенгерс, 1986], для описания систем, свойства которых изменяются постепенно (например, ряда физических), используются линейные математические модели. Однако для характеристики любых диссипативных систем (особенно биологических), отличающихся коренными качественными изменениями свойств, линейные модели непригодны и приходится пользоваться нелинейными. Переход же от неустойчивости к устойчивости, от одной динамической структуры к другой происходит всегда скачком.

Таким образом, в контексте фундаментального открытия термодинамики и синергетики об обязательности скачка в процессах эволюционного усложнения и самоорганизации материальных систем требование скачка для возникновения нового вида получает достаточно убедительное обоснование.

Было бы неправильно думать, что скачок от прежней системы популяций к новому виду, поскольку в нем, как правило, нет подготовительного этапа, на котором происходит накопление мелких мутационных изменений, нарушает диалектический закон перехода количественных изменений в качественные. Этот закон отнюдь не предполагает, чтобы количественные изменения непременно накапливались постепенно. Они могут произойти так же внезапно, как и вызываемый ими результат. В интересующей нас области количественное изменение - "крупная" мутация - возникает в качестве единого неделимого акта сразу и может повлечь за собой качественное событие - появление нового вида.

Завершая этот важнейший для понимания специфики видообразования раздел главы, сделаем главный вывод. Из всего сказанного следует, что граница между микро- и макроэволюцией проходит "ниже" уровня видообразования и данное явление как это принимается теорией прерывистого равновесия, а вслед за ней и нами, должно быть целиком отнесено к области макроэволюции. Видообразование - начальный этап и основная единица макроэволюции.

Возникновение альтернативных гипотез видообразования и макроэволюции

Обычно считают, что вызов дарвинизму и синтетической теории был брошен теорией прерывистого равновесия, опубликованной американскими палеонтологами Н. Элдриджем и С. Гулдом [Eldridge, Gould, 1972]. Существенные расхождения между этими теориями действительно имеются. Они состоят не столько в том, что "пунктуалисты" представляют эволюцию пульсирующим процессом, при котором состояния длительного стазиса видов меняются краткими периодами быстрого видообразования, и не в том, что вместо привычного градуализма (постепенности), характерного для филетической эволюции, вводится пунктуализм и кладистическое (расщепительное) видообразование. Важнее, что в новой модели эволюции репродуктивная изоляция первична, ее природа не адаптационная, а стохастическая и что микро- и макроэволюция разобщены - изменчивость в популяциях не ведет к видообразованию.

И все же, несмотря на всю серьезность последнего утверждения (на которое, вернее, не обращают внимания), многие авторитетные специалисты [Паавер, 1983; Воронцов, 1984; Татарин, 1987], считают, что в "прерывистой модели нельзя видеть альтернативу дарвинизму. Действительно, если из нее исключить разобщенность микро- и макроэволюции, то умеренный сальтационизм, наличие стазиса, ослабленная и видоизмененная роль отбора не создают чего-то принципиально несовместимого с дарвиновской концепцией. Можно согласиться с Дж. Мейнардом Смитом, что перечисленные факты относятся не к категории несовместимых, а к разряду тех, которые в дарвиновской теории не могли быть предсказаны [Maynard Smith, 1982. P. 127].

Главным источником, из которого стали рождаться действительно альтернативные гипотезы, оказались молекулярная генетика и биохимия, "снабдившие" макроэволюцию иным типом изменчивости и, стало быть, качественно иным эволюционным фактором. Тезис "пунктуализма" о разобщенности микро- и макроэволюции вытекал вовсе не из данных палеонтологии. Он был заимствован из молекулярной генетики, которая занялась проблемами видообразования. Генетика видообразования - вот точное обозначение того очага, из которого, вопреки прогнозу Филипченко, стала исходить большая часть новых знаний о макроэволюции.

Первоначально было обращено внимание на видообразовательную роль хромосомной изменчивости и, в частности, на "сальтационную реорганизацию хромосом" [Lewis, 1966]. Многие исследователи, включая "пунктуалистов", пришли затем к выводу, что хромосомные перестройки выполняют функцию регуляторов макромутаций, как об этом свидетельствуют факты коррелятивной связи между темпами хромосомной и морфологической эволюции [White, 1973, 1978в; Wilson, Sarich, Maxson, 1974; Bush, Case, Wilson, Patton, 1977; Gould, 1977; Stanley, 1979]. Было показано, что в популяциях некоторого типа крупные хромосомные изменения могут фиксироваться в течение нескольких поколений. В поддержку внезапного видообразования посредством хромосомных перестроек высказались Дубинин [1948, 1987], Воронцов [1960, 1980, Воронцов, Ляпунова, 1984], Красилов [1977, 1986], Гринбаум [Greenbaum, Baker, Ramsey, 1978] и др.

На рубеже 60-70-х годов стали возникать новые гипотезы, касающиеся организации генетического материала и роли его отдельных компонентов в макроэволюции. Бриттен и Дэвидсон [Britten, Davidson, 1969, 1971] высказали предположение, что в отличие от микроэволюции, связанной с мутациями структурных генов, макроэволюция основывается на мутациях регуляторных генов, способных радикально изменять весь ход онтогенеза [Valentine, Campbell, 1975; Stanley, 1979].

Значение регуляторных генов проявилось особенно наглядно в примере огромных морфологических различий человека и шимпанзе и одновременно большом сходстве их белков, кодируемых структурными генами [King, Wilson, 1975]. Вилсон предположил, что за мутации регуляторных генов у млекопитающих ответственны хромосомные перестройки.

В конце 60-х годов особое внимание привлекла значительная избыточность генетического материала (наличие определенного количества сателлитной ДНК, не кодирующей белков) у эукариотных организмов, в целом возрастающая в ряду от низших форм к высшим. Подвергнув это явление сравнительному анализу, японский биохимик С. Оно [Ohno, 1970] пришел к выводу, что прогрессивная макроэволюция осуществлялась путем тандемной дупликации генов, чередовавшейся с полиплоидизацией.

В те же годы в генетической системе эукариот были выделены два компонента структуры - облигатный (ОК) и факультативный (ФК), представленные ансамблями взаимодействующих между собой макромолекул. Мутации структурных генов, описываемые классической генетикой, - это

изменения в ОК. В отличие от последнего ФК является источником другой формы изменчивости, которую М. Д. Голубовский [1978] предложил называть вариационной (термин, использовавшийся Филипченко). По сравнению с мутациями вариации оказались гораздо более мощным генератором наследственных изменений, а главное обнаружилось, что они очень чувствительны к воздействиям среды и в случае устойчивого повторения последних в течение более пяти -семи поколений переходят в наследственные изменения (мутации) ОК. Получается, что изменения ФК, или вариации, являющиеся выражением динамической формы организации генетической памяти, никак не сказываясь на генотипе, а зачастую и фенотипе, наследуются не по законам генетики, а по типу длительных модификаций.

Выяснилось, что в реализации вариационной и эпигенетической (основанной на регуляторных генах) наследственности огромную роль играют эпигены, транспозоны и мобильные генетические элементы (МГЭ) [Чураев, 1975; Хесин, 1981, 1984]. И что самое интересное, вариационные и эпигенетические изменения, как вызываемые обычными факторами среды, в отличие от мутаций оказываются определенно направленными и массовыми. Они возникают сразу во множестве географически удаленных популяций и, по-видимому, представляют собой наиболее распространенный тип наследственных изменений, встречающихся в природе [Голубовский, 1978; Хесин 1980, 1981, 1984]. Приведенные гипотезы обладают уже достаточно высоким научным статусом, обеспеченным солидной обоснованностью множеством совпадающих фактов, в том числе полученных экспериментально. Каждая из них представляет собой как бы отдельный кирпич в фундаменте строящегося здания макроэволюции.

Однако наиболее радикальный вклад в альтернативную концепцию вносит, на наш взгляд, гипотеза Ю. П. Алтухова и Ю. Г. Рычкова [1972], отличающаяся классической простотой и стройностью. Этим авторам удалось обосновать существование качественного различия между видообразованием как собственно эволюцией и адаптивной внутривидовой дифференцировкой.

Сопоставив внутри- и межвидовую изменчивость белков различного типа, используемых в качестве генетических маркеров, Алтухов и Рычков установили двойственность в структурно-функциональной организации генома высших (эукариотных) организмов. Существуют две группы генов, одна из которых кодирует полиморфные белки, ответственные за весь огромный внутривидовой полиморфизм, другая - мономорфные, инвариантные белки, обуславливающие отсутствие соответствующей изменчивости наследственных признаков во всех подразделениях вида и на всем его ареале. Мономорфной частью генома, поскольку она не дает изменчивости и, значит, недоступна для изучения, до недавнего времени никто не интересовался. А между тем на ее долю, по данным этих авторов, приходится от 1/2 до 2/3 объема генома. Оказалось, что именно ею определяется система генетически мономорфных признаков, которые отражают наличие кардинальных жизненных функций, свойственных только данному виду как уникальному образованию. Иными словами,

мономорфные признаки - это видовые признаки, отличающиеся в силу своей особой жизненной важности высокой консервативностью. В свете данного открытия реабилитируется старый типологический взгляд, по которому вид - это совокупность особей, тождественных некоему "типу", и любая особь, взятая из любой его популяции, характеризует собой вид в полном объеме его признаков. Только существенная реорганизация мономорфной части генома, происходящая в редких случаях у единичных особей, может быть причиной возникновения новых видов.

Новый вид, как в концепциях Гольдшмидта и де Фриза, рождается скачком в результате различного рода системных мутаций, дупликаций генов и полиплоидизации (как у Оно). Во всяком случае, подчеркивают Алтухов и Рычков, видообразование - продукт качественно иных реорганизаций генетического материала, нежели мутации лежащие в основе полиморфизма.

Двойственность в организации генетического материала влечет за собой и неоднородность самого эволюционного процесса, в котором за актом видообразования следует период длительной стабильности видов. Как видно, это следствие совпадает с основным положением пунктуализма.

Гипотеза Алтухова и Рычкова получила солидное подтверждение. Независимо от этих авторов практически идентичные представления развил американский генетик Х. Карсон [Carson, 1975], назвавший соответствующие генетические системы изменчивости "открытой" и "закрытой".

Особенно показательным, что новую модель видообразования принял Райт [Wright, 1980], а Дж. Пауэллу [Powell, 1978]¹² даже удалось ее подтвердить экспериментально.

Совсем недавно Л. И. Корочкин [1984] и Т. И. Герасимова [1984а, 1984в] высказали предположение, что образование нового вида может быть результатом внезапного перемещения в хромосомах многих нестабильных генов (потенциально мобильных генетических элементов), вызывающих разовую перестройку наследственного аппарата. Благодаря "взрыву" нестабильных генов новый вид возникает одномоментным скачком.

Как нетрудно догадаться, во всех альтернативных гипотезах участие отбора в видообразовательном акте либо полностью отрицается, либо его роль значительно ограничивается.

Подробнее перечисленные гипотезы рассматриваются в заключительной главе, а здесь в качестве "общего знаменателя", показывающего их альтернативный по отношению к синтетической теории характер, уместно привести следующее соображение Алтухова: генетический полиморфизм популяций - это не материал для действия эволюционных сил, "не свидетельство непрерывно текущей эволюции, а универсальная стратегия природы, обеспечивающая сохранение целостности вида... в нормально флуктуирующей среде" [Алтухов, 1983. С. 194].

Множественность путей макроэволюции

Если признать, что видообразование - центральное событие макроэволюции, то придется согласиться, что пути формирования высших таксонов зависят от способов видообразования. Таких способов с чисто типологической точки зрения может быть три: 1) старый вид превращается в новый, 2) старый вид распадается на два или несколько новых видов и, наконец, 3) новый вид образуется путем слияния двух старых.

При первом способе макроэволюция осуществляется филетически через цепь сменяющих друг друга видов (хроновидов) во времени. Именно так представляли себе макроэволюцию Вааген [1869], а вслед за ним Четвериков, Берг и многие другие эволюционисты. Берг мыслил возникновение нового вида как акт внезапного массового и направленного превращения особей на всем ареале родительского вида. Дальк [Dalcq, 1955] полагал, что видообразование - следствие одномоментного преобразования яйцеклеток у всех самок местной популяции. Такой механизм связан с допущением направленной (определенной) изменчивости и адресует нас к современной дискуссии, начатой неонименогенетиками. При этом трудно уклониться от обсуждения возможной периодичности мутирования и ее причин, а эта недавно вновь поднятая проблема [Dobzhansky, 1970; Голубовский и др., 1974; Красилов, 1977] заставляет обратиться к гипотезам этапности макроэволюции [см. гл. 4 и 5]. Наконец, большинство сальтационистов (Гольдшмидт, Шиндевольф и их последователи) считают, что новые виды происходят от единичных резко уклоняющихся особей (макрмутантов).

В настоящее время стало совершенно ясно, что сколько-нибудь продолжительная, а тем более состоящая из нескольких хроновидов филетическая макроэволюция в природе чрезвычайно редка и в чистом виде практически не встречается. Это надо признать вопреки тому факту, что большую часть рядов ископаемых форм палеонтологи относят именно к филетической эволюции. Важнейший аргумент против данного типа эволюционного развития - сохранение видового разнообразия вопреки постоянно идущему вымиранию.

Представители синтетической теории по рассматриваемому вопросу не занимают единой позиции и редко его обсуждают.

Хаксли [Huxley, 1942, 1958] придерживался взгляда, что в основе макроэволюции лежит не ветвление, а филетический процесс. Райт пытался доказать, что наиболее быстрые и радикальные преобразования достигаются путем филетической эволюции. Чрезвычайно любопытно, что Симпсон истолковал "квантовую эволюцию" тоже филетически.

Зато Добжанский и Майр должны быть отнесены к числу типичных сторонников второго - "расщепительного" способа видообразования. Широко известна схема Добжанского, иллюстрирующая расщепление исходного вида на два дочерних путем разделения всей совокупности наличных популяций. Майр назвал эту модель географическим аллопатриотическим видообразованием и в течение длительную времени считал ее преобладающим способом эволюции.

Рис. 2. Три способа видообразования

1 - синтезогенотическое, 2 - филетическое, 3 - дивергентное (кладистическое), А, Б - исходные виды, В, Г - новые виды

Рис. 3. Схематическое изображение расщепления исходного вида (А) на два (Б и В) во времени [Добжанский, 1955]

Под давлением фактов, свидетельствовавших в пользу быстрого и внезапного видообразования, тот же Майр разработал модель, в которой главным действующим лицом выступили периферические изолированные популяции малого размера, совершающие "генетическую революцию". Эта модель была затем положена в основу теории прерывистого равновесия. Наглядно ее сущность можно отразить следующим образом.

Представим себе реку, еще богатую рыбой. Река перегорожена плотиной, в которой все отверстия для стока засетчены, кроме одного верхнего, снабженного желобом. Основная масса рыбы концентрируется в полноводной части русла, находящейся выше плотины. Теперь представим, что вода в реке внезапно испортилась (аналог перемены условий среды). Рыба ищет спасения, но через желоб вниз по течению (аналог новой адаптивной зоны) может или решается пройти всего какой-нибудь десяток особей (аналог макромутантов). Выживание остальной массы остается проблематичным.

Кто же эти счастливые избранники судьбы? Вероятность того что каждый из них представляет разные субпопуляции вида мала. Скорее всего, прошедшие через желоб - представители одной, максимум двух популяций, т. е. случайная нерепрезентативная выборка вида. Они несут с собой лишь часть бывшего генофонда. Но в нижнем течении реки, олицетворяющей условия эволюции, они и на основе обедненного генофонда способны образовать два или несколько видов со своей собственной структурой. Таков механизм видообразования у "пунктуалистов" и у "синте-тистов" в случае использования периферических изолятов. Принципиальных разногласий в его трактовке обоими направлениями нет. Различие состоит лишь в том, что если у Майра это был редкий модус видообразования, то в теории прерывистого равновесия он стал универсальным.

А каков механизм макроэволюции в "прерывистой" модели? В его основу положен межвидовой отбор (в работах "пунктуалистов" - "отбор видов"), который из множества нарождающихся видов дарует право на жизнь только одному. Благодаря межвидовому отбору формируются макроэволюционные направления (тренды), а в результате одного или нескольких видообразовательных актов образуются более высокие таксоны.

Альтернативные гипотезы видообразования типа разработанных Алтуховым-Рычковым или Карсоном, во многом сходные с "прерывистой" моделью, возвращают нас к первому способу

видообразования, совершающемуся по модели Гольдшмидта. Согласно этим гипотезам новые виды берут начало от одной или немногих особей-основателей. Поскольку видообразование состоит в единовременной качественной реорганизации мономорфной части генома (маркирующей видообразовательные признаки), то репродуктивная изоляция от родительского вида устанавливается, согласно Алтухову и Рычкову, не на протяжении сотен или тысяч лет, а в течение двух поколений¹³. Аддитивная цепочка видообразовательных актов создает макроэволюционный процесс. Авторы гипотезы видят в ней универсальный способ возникновения видов, свойственный как животным, так и растениям, как бисексуальным, так и бесполом организмам.

Вопрос о "расщепительном" видообразовании Алтуховым и Рычковым не обсуждается, но их гипотеза вполне совместима с допущением одновременного возникновения нескольких видов. Наконец, существует третий способ видообразования, названный Н. Н. Воронцовым [1980] симгенезом и известный со времен Линнея. Он состоит в слиянии генотипов особей разных видов. В силу того что наличие этого способа в природе никем не оспаривается, а его вклад в поддержание видового разнообразия, по-видимому, значительно скромнее, чем в случае дивергентного формообразования, мы сочли возможным на нем специально не останавливаться.

Итак, во всех рассмотренных гипотезах, включая модель Майра для периферических изолятов, но исключая популяционно-генетическую, разновидность не признается начинающимся видом и микроэволюция не служит основанием макроэволюции. Внутренняя структура вида есть лишь форма его существования, но не этап эволюции. И действительно, в результате нашего анализа мы убедились, что превращение в виды для внутривидовых подразделений отнюдь не является "призванием". Установив этот факт, мы поставили под вопрос справедливость соответствующего тезиса синтетической теории.

Рис 4 Основные способы макроэволюции

В то же время выяснилось, что, каким бы путем ни совершалось видообразование, новый вид формируется на основе скачкообразного преобразования какой-то части родительского вида. Понятно, что в случае допущения скачка грани между рассмотренными теориями стираются, и сам вопрос о том, служит ли микроэволюция предпосылкой макроэволюции, утрачивает смысл. В механизм видообразования вносится теперь новый элемент случайности, причем он находит себе место там, где раньше видели закономерный переход количественных изменений в новое качество. На такой случайности (кстати, очень редкой) как раз и строятся теории, эксплуатирующие идею малых периферических изолятов, - гипотеза прерывистого равновесия и соответствующий раздел синтетической теории. В альтернативных гипотезах новый вид возникает тоже в силу случайных мутаций, но нацеленных точно и сразу на видообразовательные признаки, а потому эволюция идет в этом случае

как бы по "правилам игры". Соответственно время перехода случайности в необходимость сокращается до предела: переход перестает быть статистическим процессом и практически становится молниеносным актом.

Можно предполагать, что в природе работают оба механизма. Говоря образным языком, эволюция проявляет себя то как капризная дама, готовая в угоду своим желаниям воспользоваться любыми благоприятными обстоятельствами, то как ревностная монахиня, согласующая свои поступки со строгими установлениями монастырской жизни. Существует ли в действительности это раздвоение образа и какое начало преобладает - предмет спора и, видимо, на долгие годы.

В качестве итога всему сказанному хотелось бы особо подчеркнуть, что вслед за Депере, Хаксли, Тахтаджяном и Татариновым мы принимаем идею множественности, путей и способов макроэволюции, которую можно отобразить наглядно, несколько видоизменив и дополнив уже приводившуюся схему из книги В. Г. Борзенкова. Эта множественность зависит от строения генома у разных систематических групп, способности к дупликации генов, к скрещиванию с другими видами, от типа размножения и способа индивидуального развития. Что касается направлений филогенеза, то они определяются закономерностями преобразования онтогенеза, межвидовым отбором, дифференциальной плодовитостью, степенью приспособляемости, наличием свободных адаптивных зон и т. п.

Плюрализм путей развития, все более утверждающийся в науке, находит, таким образом, себе место и в учении о макроэволюции.

Методы построения моделей макроэволюции

Различия во взглядах на движущие силы и механизм макроэволюции имеют первоисточником различия в стилях мышления и методах, которыми добываются новые знания. Та или иная позиция ученого во многом зависит от его профессиональной принадлежности и естественной склонности переоценивать данные своей специальности. На практике часто получается, что изучением эволюции на микро- и макроуровнях занимаются разные группы исследователей, представления которых о роли экспериментальных данных, способах их получения и оценки, масштабах времени, в течение которого совершаются макроэволюционные перестройки, существенно расходятся.

Мы уже видели, что представители синтетической теории признают единственным законным способом познания макроэволюции экспериментальное изучение механизмов микроэволюции и моделирование на их основе отдельных звеньев процесса макроэволюции. Этот способ справедливо критикуется как с общих методологических позиций [Югай, 1985; Алешин, 1986], так и исходя из конкретных биологических представлений о развитии. При этом обращается внимание на две категории доводов: автономность процесса морфологических преобразований и возникновения структурных типов от

перестройки генотипов [Alberch, 1982a, в, 1984] и возможное несоответствие перестроек в филогенезе внутривидовой изменчивости [Larson, 1984].

Но независимо от принадлежности к той или иной концепции все эволюционисты сходятся во мнении, что макроэволюция не подлежит прямому наблюдению и невозпроизводима в эксперименте¹⁴. Это означает, что из средств ее познания исключаются два важнейших метода. Остается один путь - реконструкция механизма макроэволюции и построение соответствующей теории на основе сопоставления и объединения данных, относящихся к разным уровням биологической организации. При этом важнейшим критерием достоверности создаваемой таким образом теории выступает требование взаимной логической и фактической непротиворечивости этих данных. Зачастую в связи с неизбежностью включения той или иной доли гипотетических допущений создается такая ситуация, что одна гипотеза обосновывается другой. В этих условиях особое значение для системной теории приобретает опора на известное число твердо доказанных "базисных" положений.

Указанные ограничения, существующие в системе познания макроэволюции, при фактическом незнании механизма, соединяющего ген и признак (фен) и создающего репродуктивную изоляцию, ощутимо снижают достоверность любых теоретических построений. Приходится констатировать, что, как и сто с лишним лет назад, в конструировании теории надвидовой эволюции решающая роль принадлежит гипотетико-дедуктивному и индуктивному методам. Правда, в самое последнее время появился дополнительный инструмент познания - сверка чисто биологической теории с междисциплинарными обобщениями типа глобального эволюционизма, принципов самоорганизации неравновесных систем, повышения ценности информации в ходе развития и т. д.

Как будет видно из последующего исторического обзора, на всех этапах изучения макроэволюции и для разных концептуальных направлений особое значение имели две, казалось бы, очень далекие друг от друга дисциплины - палеонтология и генетика. Их кооперация при изучении макроэволюции, подобно тому как и в мутуалистическом симбиозе, была основана на взаимной дополнительности: каждая из этих дисциплин давала теории макроэволюции то, чего не могла дать другая.

Палеонтология документирует прошедшую эволюцию, позволяет восстановить ее основные этапы, привязать их к определенным эпохам, установить направления и темпы развития филумов. Но она не вскрывает движущих сил эволюции, не может ничего сказать ни о борьбе за существование, ни об изоляции, ни о способе видообразования. Поэтому К. М. Завадский [1971, 1972] справедливо отмечал, что сами по себе данные палеонтологии - "немые" и допускают ту или иную интерпретацию. В палеонтологии чаще имеют дело с родами, т. е. субъективными единицами, и морфологическими видами, несопоставимыми с современными - биологическими.

Генетика дает (или призвана давать) точные сведения о структурных основах изменчивости и представляет материальную базу всех изменений организма. Объектом ее изучения являются

объекты, которые она успешно подвергает экспериментальному анализу. Ее данные позволяют строить математические модели популяционных процессов. С помощью методов биохимической генетики (определение последовательности ДНК и белков, гибридизация ДНК и др.) и кариосистематики устанавливают степень родства организмов и реконструируют филогенетические связи.

Несмотря на все успехи, палеонтология в своем развитии к целом отстала от генетики. С момента первоначального соединения с дарвинизмом в генетике осуществился огромный и все ускоряющийся прогресс. Уже на заре расцвета классической популяционной генетики, составившей целую эпоху, возникла молекулярная генетика, которая снова обратила внимание на индивид и характеристику разных систематических групп. В лоне молекулярной генетики оформилось представление о регуляторных генах, о мобильных генетических элементах, родилось учение об эволюции генома, и сейчас генетика движется в сторону описания генома как популяции генов, подчиняющейся законам популяционно-генетической динамики. Все эти новации незамедлительно использовались в эволюционных построениях.

В новейшее время, как и 30-40 лет назад, для разгадки движущих сил и механизмов макроэволюции сохраняет все свое значение союз палеонтологии со всем комплексом неонтологических наук.

Наиболее дальновидные эволюционисты справедливо видят в укреплении такого союза наиболее плодотворный путь научного поиска [Татаринов, 1976; Полянский, 1984; Stanley, 1979]. В свете осознания значительной самостоятельности эпигенетических процессов и морфологической эволюции данные неонтологических наук приобретают особую актуальность.

2

Глава

ОТ УЧЕНИЯ О СМЕНАХ ФЛОР И ФАУН ДО КОНЦЕПЦИИ ОРТОГЕНЕЗА

Бюффон и Кювье

Знакомство с истоками эволюционной идеи в биологии обнаруживает, что уже многие натуралисты и естествоиспытатели XVIII века чисто интуитивно разграничивали две группы явлений - изменения растений и животных под действием пищи, климата и одомашнивания, не выходявшие за пределы биологического вида, и крупномасштабные преобразования организации, выразившиеся в смене целых флор и фаун в последовательной истории Земли.

Не углубляясь в слишком давние времена, можно утверждать, что первые четкие и признанные современниками концепции смены животного населения земного шара связаны с именами Бюффона

и Кювье. Существенно при этом, что оба великих натуралиста изложили свои концепции в общедоступной и литературно безупречной форме.

Объемистая книга Бюффона "Об эпохах природы" была издана в самом конце его жизни - в 1778 г. и как бы подвела итог его трансформистским представлениям. В центре внимания Бюффона история нашей планеты и сопутствующая ей смена органического мира. Описывая картины последовательных состояний земной поверхности, он прежде всего останавливается на вероятном возникновении самой Земли из куска Солнца, выбитого из нашего светила ударом столкнувшейся с ним кометы.

Произошло это событие, как считает Бюффон, 75 тыс. лет назад.

В общей сложности Бюффон выделяет в истории Земли шесть эпох и добавляет к ним еще одну - современную. В течение первых двух эпох поверхность земного шара была настолько горяча, что на ней не могло быть не только жизни, но и воды в жидком состоянии. Живые существа возникли в третью эпоху, когда свободные воды покрыли первичные материки. В горячей воде первозданного океана появились тогда аммониты с раковинами гигантских размеров, а на горах - деревья и травы. Четвертая эпоха была отмечена бурными геологическими событиями - извержениями вулканов, землетрясениями, обвалами, сильными бурями, потопами и т. п., уничтожившими первых сухопутных животных. С наступлением более спокойной пятой эпохи Земля заселилась, начиная с полюсов (где жара спала раньше, чем на экваторе), крупными млекопитающими (слонами¹⁵, носорогами, гиппопотамами) . Шестая эпоха ознаменовалась разделением Старого и Нового Света. Это произошло совсем недавно, когда Север уже был заселен четвероногими и людьми. Отличительная черта современной (седьмой) эпохи связана, по Бюффону, с деятельностью человека, начавшего помогать силам природы.

Этой краткой характеристики эпох Земли, данной Бюффоном, вполне достаточно, чтобы убедиться в фантастичности представленной картины. Что касается причин появления все более совершенных и все более близких к современным животных в последовательные эпохи, то Бюффон связывал их главным образом с актами соединения органических молекул и явлением самозарождения. Однако при всей научной несостоятельности концепции Бюффона в ней содержалась правильная догадка, имеющая непосредственное отношение к нашей теме: великий натуралист установил существование на Земле поэтапной смены организмов, отличавшихся друг от друга своей организацией.

Тот же факт смены фаун в истории Земли пятьдесят лет спустя подтвердил Кювье в знаменитом трактате "Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара" [Cuvier, 1830; Кювье, 1937], но дал ему иную трактовку.

Изучая ископаемые остатки животных в последовательных пластах земной коры, Кювье обратил внимание, что они принадлежат совершенно различным фаунам. В момент геологической истории, соответствующий границе между соседними слоями, представители предыдущей фауны внезапно исчезают - как бы вымирают, уступая место иным формам. Отмечая эту закономерность, Кювье

устанавливает основной метод будущей биостратиграфии и закладывает начало исторической геологии. Одновременно он приходит к выводу, что причиной массового вымирания животных на огромных пространствах могли быть только геологические перевороты катастрофических масштабов. О том, что именно перевороты или катастрофы обуславливали смену последовательного животного населения Земли, неопровержимо свидетельствуют, по мнению Кювье, факты обнаружения горизонтальных слоев осадочных пород с остатками морских организмов на больших высотах над уровнем моря. Разве не доказывают они, что некогда на этом месте было дно моря, впоследствии изменившего свое местоположение или прекратившего существование?

Не менее доказательными представляются Кювье и события последней катастрофы, оставившей во льдах северных стран трупы крупных четвероногих, например мамонтов, сохранившиеся великом вместе с кожей и шерстью. "Если бы они (эти четвероногие.-В. Н.),-пишет Кювье,-не заморзлись тотчас после того, как были убиты, гниение разложило бы их. С другой стороны, вечная мерзлота не распространялась раньше на те места, где они были захвачены ею, ибо они не могли бы жить при такой температуре. Стало быть, один и тот же процесс и погубил их и оледенил страну, в которой они жили" [Кювье, 1937. С. 82]. После краткой характеристики самих катастроф Кювье резюмирует: "Итак, жизнь не раз потрясалась на нашей земле страшными событиями. Бесчисленные живые существа становились жертвой катастроф: одни, обитатели суши, были поглощаемы потопами, другие, населявшие недра вод, оказывались на суше вместе с внезапно приподнятым дном моря; сами их расы навеки исчезли, оставив на свете лишь немногие остатки.." [Там же. С. 83].

К числу бесспорных катастроф Кювье относил всемирные потопа библейских времен, реальность которых ныне подтверждается не только дошедшими до нас древними преданиями, но и археологическими данными.

Кювье пытался доказать, что "большая часть катастроф... была внезапной", и, отмечая незнание их причин, склонялся к мысли, что они вызывались факторами, ныне уже не действующими.

Создав теорию катастроф, уничтожавших все живое, Кювье впервые поставил перед наукой важную проблему вымирания организмов. Однако, будучи сторонником постоянства видов, он решительно отрицал существование преемственности, какой-либо генетической связи между погибшей и пришедшей ей на смену новой фауной. При этом он ссылался на отсутствие между ними переходных форм.

Кювье фактически ушел от вопроса, откуда же после гибели прежней фауны берется новая, представители которой отличаются совершенно иной и, как правило, более высокой организацией. Этот вопрос вовсе не решает известная оговорка, будто во время катастрофы гибло не все животное население планеты и будто безжизненное пространство заселялось потом эмигрантами "из других мест". Эту "недоработку", недосказанность теории Кювье ясно сознавали его ученики и последователи - д'Орбиньи и Агассис, впоследствии дополнившие доктрину своего учителя

представлением о многократных творческих актах. Эта же недосказанность послужила в XX в. основанием для противоположных суждений о том, был ли Кювье креационистом.

Критики, стремившиеся освободить Кювье от этой нелестной характеристики, обычно приводят следующее место из его книги "В конце концов,- писал Кювье,- 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.." [Там же. С. 150]. Однако логика самой концепции гораздо существеннее отдельных высказываний. Она такова, что при невозможности превращения одних фаун в другие в процессе эволюционного развития, на чем категорически настаивал Кювье, необходимо повторное создание видов сверхъестественным путем. И введя эти повторные творческие акты в теорию, последователи Кювье придали ей логическую завершенность. Поэтому совершенно справедлива оценка Энгельса, указавшего, что "на месте одного акта божественного творения она (теория Кювье.- В. Н.) ставила целый ряд повторных актов творения " (Маркс, Энгельс. Соч. Т. 20. С. 352].

Впрочем, скрытый креационизм Кювье отнюдь не умаляет его заслуг перед наукой. Он твердо установил непреложный факт последовательной смены фаунистических комплексов и создал точный научный метод исследования, который несколько десятилетий спустя позволил дать этому факту истинное истолкование. В этом смысле можно сказать, что для грядущего торжества идеи эволюции Кювье сделал отнюдь не меньше, чем современные ему натурфилософы-эволюционисты.

Ламарк и Дарвин

Гораздо ближе к нашей теме - и по предмету, и по его трактовке - бифакториальное учение Ламарка,- кстати, первая целостная доктрина эволюции в истории биологии, изложенная в наиболее полном и законченном виде в "Философии зоологии" [1809].

В основе эволюционного учения Ламарка, бесспорно, лежит идея градации, или внутреннего "стремления к совершенствованию", имманентного всему живому. Действие этого фактора определяет поступательное развитие живой природы, постепенное, но неуклонное повышение организации живых существ - от инфузорий до млекопитающих и человека. Отметим, что градационный процесс считали ведущим в доктрине Ламарка такие признанные советские исследователи его творчества, как А. А. Парамонов [1945] и И. И. Пузанов [1959].

К идее градации как главной движущей силы эволюции Ламарк пришел скорее от систематики, чем от данных об ископаемых формах, сведения о которых до Кювье были крайне скупы. Фактически отправной точкой идеи послужило ему широко бытовавшее в XVIII в. представление о "лестнице существ". Но гениальность Ламарка в том и состояла, что он сумел придать тривиальной идее новое

качество. Он сделал эту лестницу непрерывно движущейся, эволюционной, где одна ступень незаметно переходила в другую.

Ламарк указал и на причину градации. Будучи деистом, он полагал, что она выражает собой естественный "порядок" природы, "насажденный верховным творцом всего сущего", порядок, который, после того как он был однажды намечен, уже более не требует вмешательства бога в его осуществление.

Сделаем тут же оговорку, что в ряде случаев Ламарк пытался дополнить свою теологическую трактовку градации допущением участия в этом процессе механических сил. Так, нередко не только усложнение организации, но и зарождение низших форм жизни, якобы продолжающиеся и в наши дни, он связывает с "увеличением энергии движения" гипотетических флюидов.

Ламарк отмечает, что градация легко прослеживается при сравнении крупных систематических групп - типов и классов - и в гл. 8 первой части "Философии зоологии" дает ее подробную иллюстрацию, располагая 1037 родов животных по 14 классам и шести ступеням организации.

Другим движущим фактором эволюции служит, по Ламарку, постоянное влияние внешней среды, или "обстоятельств", приводящее к нарушению правильной градации и обуславливающее выработку всевозможных приспособлений организмов к окружающим условиям. По поводу взаимодействия обоих постоянно действующих факторов Ламарк пишет следующее: "Если бы причина, непрерывно влекущая за собой усложнение организации, была единственной причиной, влияющей на форму и органы животных, то возрастающее усложнение организации шло бы повсюду с непрерывной правильной последовательностью. Но это далеко не так. Природа вынуждена подчинять свои действия влиянию обстоятельств, а эти обстоятельства многообразно изменяют ее создания" [Ламарк, 1955. Т. 1. С. 277]. И далее Ламарк на абстрактном примере какой-то гипотетической группы водных животных разъясняет, что условием их правильной (прямолинейной) и постепенной градации было бы обитание в воде с абсолютно одинаковым климатом и составом, на одной и той же глубине и т. д. В реальной же обстановке градация распадается на несколько рядов (разветвлении). Внешняя среда сказывается главным образом на видовых и родовых признаках, она - основная причина видообразования.

Таким образом, в учении Ламарка органическая эволюция складывается из двух не связанных друг с другом процессов, определяющихся различными причинами. Градация - это образование таксонов высшего ранга, прямо совпадающее с понятием мегаэволюции, принимаемым некоторыми современными авторами, а приспособление под действием среды - это процесс видо- и родообразования, включающий всю микроэволюцию в нынешнем ее понимании.

Мы видим, что граница между сферами приложения обоих процессов у Ламарка несколько не совпадает с современным разграничением микро- и макроэволюции, но это уже частный вопрос.

Можно даже сказать, что приспособительный процесс, по смыслу доктрины Ламарка, всего лишь

сопровождает эволюцию (градацию), но не является ее сущностью. Хотя в некоторых последующих работах Ламарка проявилось определенное стремление к сближению обоих факторов эволюции, в главном труде "Философия зоологии" их разграничение специально подчеркнуто.

Ламарк идет, однако, в этом вопросе еще дальше, указывая, какие именно органы и свойства организмов подчиняются градации и какие - обстоятельствам. Об этом совершенно четко сказано в статье "Способность" [1817]. Приведем то место из нее, где говорится о необходимости различать два рода способностей:

"1. Способности постоянные, имеющие первостепенное значение, производимые либо органами, либо системами органов и являющиеся результатом силы жизни, иначе говоря, - те способности, которые изменяющая причина (обстоятельства) не в состоянии уничтожить.

2. Способности, подверженные изменению под влиянием обстоятельств, имеющие меньшее значение, производимые органами и возникающие в результате как влияния обстоятельств, так и в результате силы жизни; способности, которые в дальнейшем могут изменяться и даже исчезать под влиянием длительного воздействия новых обстоятельств" [Ламарк, 1959. Т. II. С. 320]. Способностям первого рода отвечают "существенные" органы - относящиеся прежде всего к нервной, кровеносной и дыхательной системам. Способностям второго рода отвечают органы и структуры, связывающие организм в первую очередь с внешней средой. Таковы, в частности, органы чувств, органы движения, покровные образования и т. п. Отсюда видно, что именно Ламарк был родоначальником идеи деления признаков на организационные и приспособительные.

Важно отметить, что Ламарк всегда связывал градацию с прогрессом, т. е. с повышением уровня организации. Отождествляя понятия градации и прогресса, он настаивал на существовании такого "порядка природы", при котором организация, идущая по пути усложнения, никогда не испытывает деградации. Напротив, природа "имела цель достичь такого плана организации, который допускал бы наивысшую степень совершенства..." [Ламарк, 1955. Т. I. С. 296].

В полном согласии с концепцией градации как неуклонного прогресса, а эволюции в целом как плавного гармонического процесса, лишённого каких бы то ни было перерывов, находится ошибочное утверждение Ламарка об отсутствии естественного вымирания видов. Ископаемые формы, по Ламарку, не вымерли, а только изменились и теперь существуют, приняв облик современных видов. В этом смысле Кювье, доказавший существование вымирания, сделал существенный шаг вперед. Пользуясь современной терминологией, можно сказать, что ламарковская градация преимущественно соответствовала филетической эволюции.

В отличие от Ламарка Дарвин создал единую и строго материалистическую теорию эволюции, стержнем которой служит единственная движущая сила - естественный отбор. И вся логика построения его теории свидетельствует о существовании единого, по его представлению, механизма эволюции, ответственного как за процесс видообразования, так и за формирование высших таксонов.

Напрасно стали бы мы искать у Дарвина прямые высказывания о том, что надвидовая эволюция совершается под действием тех же факторов, что и образование видов и разновидностей, равно как и признания какой бы то ни было специфичности в характере эволюции за пределами вида. Таких высказываний у Дарвина нет, поскольку проблемами надвидовой эволюции он специально не занимался. Он просто (и неоднократно) говорит о превращении, перерастании видов в роды, родов в семейства и т. д., причем трактует этот процесс как плавный (континуум) и чрезвычайно медленный. Совершается он в силу автоматически продолжающейся дивергенции, как бы на основе постепенного накопления количественных изменений, неизвестно каким путем переходящих в коренные качественные преобразования.

Чтобы показать, что дело обстоит именно так, лучше вместо изложения тех или иных мест из "Происхождения видов" предоставить "слово" самому автору.

Вот наиболее откровенное высказывание о том, что дивергенция продолжается и на надвидовом уровне: "...малые различия, отличающие разновидности одного вида, постоянно стремятся разрастись до размеров больших различий между видами одного рода и даже до различий родового характера" [Дарвин, 1939. Т. 3. С. 365].

А вот ясное указание на то, что эволюция "перешагивает" границу вида или, как мы сказали бы теперь, идет от микро- к макро-: "...постепенное возрастание числа видов в группе строго согласуется с моей теорией, так как виды одного и того же рода и роды одного и того же семейства могут увеличиваться в числе лишь медленно и постепенно ... один вид дает начало прежде всего двум или трем разновидностям, они медленно превращаются в виды, производящие, в свою очередь, тем же медленным путем другие разновидности и виды, и так далее, наподобие большого дерева, разветвляющегося от общего ствола, пока, наконец, группа не достигнет обширного развития" [Там же. С. 542].

Обратимся теперь к общеизвестной диаграмме дивергенции и видообразования. Рассмотрев механизм образования новых видов, а затем и родов, Дарвин пишет: "Я не вижу основания для того, чтобы ограничивать процесс изменения (органических форм,- В. Н.)... образованием одних только родов. Если мы предположим, что на нашей диаграмме каждая последующая группа расходящихся пунктирных линий представляет очень значительное изменение, то формы, обозначенные буквами a14 до p14, a равно и b14 и f14 и o14 до m14, образуют три резко различающихся рода. Мы получим также два очень различных рода, происходящих от (I) и еще резче отличающихся от потомков (A). Эти две группы родов представят уже два различных семейства или отряда, смотря по тому, какова будет допущенная нами на диаграмме степень дивергентного изменения" [Там же. С. 358].

Продолжая эту последнюю мысль, Дарвин тут же делает принципиально важное разъяснение. Он указывает, что каждая горизонтальная линия на диаграмме может соответствовать уже не тысяче, а миллиону и более поколений, а может изображать также разрез последовательных слоев земной

коры. Следовательно, независимо от того, в каком масштабе мы бы ни рассматривали шаги эволюции, схема формообразования для подразделений любого ранга - от разновидностей до классов и типов - остается единой. В ее основе лежит постепенное накопление все более резких различий в дивергирующих филогенетических линиях (принцип монофилии). Следствием такого механизма эволюции будет возникновение группировок видов разной степени родства и необходимость их распределения по родам, семействам и т. д., вплоть до типов. Отсюда ясно, что теория Дарвина исключает существование особых факторов надвидовой эволюции.

Рис 5 Фрагмент диаграммы, иллюстрирующей расхождение признаков у потомков и вымирание промежуточных форм [Дарвин, 1939]

Дарвин впервые дал логически безупречное решение проблемы вымирания. В свете его теории вымирание - не случайное явление, не следствие каких-то особых катастрофических событий, а закономерный процесс, одна из сторон органической эволюции, ее необходимый компонент. Из теории Дарвина вытекало, что вымирание групп любого систематического ранга является следствием элиминирующего действия естественного отбора, благодаря которому новые, более благоприятствуемые формы вытесняют в конкурентной борьбе старью. Достаточно привести следующее его суждение: "Так как естественный отбор действует только путем сохранения выгодных изменений, то каждая вновь образовавшаяся форма... будет стремиться занять место менее совершенных форм, от которых она произошла, или... с которой ей приходится конкурировать, и, наконец, истребит их. Таким образом, вымирание и естественный отбор идут рука об руку" [Там же. с. 393]. По мнению Дарвина, судьбы видов животных в гораздо большей степени определяются их взаимоотношениями, нежели абиотическими условиями их существования.

Специально против представления Дарвина о едином механизме образования видов и высших систематических единиц первым выступил немецкий ботаник А. Виганд, известный как автор концепции затухания эволюции. Этому вопросу уделена значительная часть первого тома его основного труда [Wigand, 1874], посвященного критике дарвинизма.

Острие этой критики направлено прежде всего против дарвиновского принципа дивергенции, базирующегося в основном на логических доводах. Стремление Дарвина распространить этот принцип за пределы видообразования и объяснить с его помощью возникновение высших таксонов встретило со стороны Виганда категорическое возражение. Излагая свои соображения на этот счет, Виганд пытался доказать, что возникновение высших систематических единиц путем простой дифференциации низших совершенно невероятно.

По представлению Виганда, категории вида, рода, семейства и более высоких единиц - это не только логические, но и реальные естественно исторические понятия, отличающиеся друг от друга

качественно, т. е. "не по степени, а абсолютно". "Совершенно немыслимо,- утверждал Виганд,- будто, как это предполагает Дарвин, вид может превратиться в род, семейство и т. д. Если вообще вид и может распадаться на два или несколько видов, то при этом не возникнет нового рода, ибо понятие рода определяется не числом относящихся к нему видов, а характером его особенностей; при подобном же распадении уже представленный исходным видом род испытает только дальнейшее расширение" [цит. по: Филипченко, 1977. С 107].

Это последнее соображение Виганда, на наш взгляд, может в ряде конкретных случаев быть совершенно справедливым, ибо образование новых видов в рамках существующего рода и повышение уровня организации по ступеням иерархической системы - процессы объективно различные. Другое дело, что при известных обстоятельствах они могут совпадать. Однако вместо того, чтобы столь резко критиковать Дарвина, следовало бы просто отметить, что в его теории этот вопрос остался неразработанным.

В итоге своего анализа Виганд пришел к выводу, что Дарвин оставил происхождение естественной системы организмов без объяснения. Что касается источника надвидовой эволюции, то Виганд видел его во внутренних причинах, направляющих ее до пути все большего сужения масштабов вплоть до полного превращения в современную эпоху. Исходя из подобных взглядов, Виганд считал, что теория эволюции применима исключительно к далекому геологическому прошлому, когда возникли все крупные таксоны.

Неоламаркисты Нэгели и Коп

В XIX в. дарвинизм оставался практически единственной теорией, постулировавшей монизм движущих сил органической эволюции на всех ее уровнях и этапах. После Дарвина разработкой причин и закономерностей эволюции на надвидовом уровне занялись неоламаркисты, и здесь прежде всего целесообразно остановиться на автогенетическом направлении, основателем которого явился немецкий ботаник К. Нэгели.

Среди доктрин неоламаркизма доктрина Нэгели стоит к учению Ламарка ближе всего. Мы видим в ней тот же дуализм факторов и форм эволюции, ту же трактовку конституции организмов как сущности, слагающейся из двух категорий признаков.

Отправной точкой концепции Нэгели служит представление о двух формах совершенства организмов, которые он рекомендует четко разграничивать: "совершенство организации, характеризующееся сложностью строения и дифференцированностью функций" и "совершенство приспособления организмов на каждой ступени организации" [Nageli, 1884. S. 13]. "Первое,-пишет Нэгели,- я назвал ввиду отсутствия другого выражения просто совершенством, второе - приспособлением" [Там же]. Совершенство первого типа можно иными словами определить как

организационное, обязанное конституционным признакам В основе его становления и развития лежит "принцип усовершенствования", предложенный Нэбели еще в 1865 г. Разъясняя его действие, Нэбели пишет: "Этот принцип имеет механическую природу и являет собой закон инерции в области органического развития. Поскольку развитие однажды началось, поскольку оно не может остановиться и вынуждено далее совершаться уже избранным направлением... лучше заменить слово "совершенство" более надежным словом "прогресс"" [Ibid S. 12-13]. В самом деле, принцип усовершенствования, по представлениям Нэбели, ведет организацию исключительно по пути прогрессивного развития - ее усложнения. Так, если бы влияние этого принципа прекратилось и остались одни внешние воздействия, все организмы остановились бы на достигнутой ими ступени организации.

Нэбели однозначно связывает изменение организационных признаков с внутренними причинами, заложенными в строении наследственного вещества. Он аргументирует это положение и методом исключения детерминирующего влияния внешних факторов. Последние, по мнению Нэбели, способны вызывать лишь обратимые (ненаследственные) приспособительные физиологические изменения, не имеющие отношения, ж филогенезу как необратимому и направленному процессу. Совершенно ясно, таким образом, что Нэбели, как и Ламарк, оторвал эволюцию организационных признаков от эволюции приспособительных, филогенез от адаптациогенеза и связал их с глубоко различными причинами. Его принцип усовершенствования оказался вполне аналогичным градационному процессу Ламарка. Любопытно при этом, что Нэбели по сравнению с Ламарком даже усилил приоритет имманентного фактора. Он допустил возможность включения в его компетенцию формирования не только видов, но и разновидностей, выразив сомнение, что источником их образования могут служить внешние условия.

В концепции Нэбели есть, однако, существенное новшество. Это разработанная им умозрительная теория наследственности, согласно которой каждая клетка организма, включая половые, делится на две части - идиоплазму и трофоплазму. Только первая служит субстратом наследственности, основу которой составляют необратимые внутренние изменения, приводящие к преобразованию организации. Внешние факторы могут затрагивать идиоплазму лишь в соматических клетках, но такие изменения (по Нэбели, модификации) по наследству, как правило, не передаются. Трофоплазма, служащая для питания клеток, напротив, является ареной воздействия средовых факторов. Однако возникающие в ней изменения полностью обратимы и к путям наследственной передачи никакого отношения не имеют.

Идиоплазма обладает, по Нэбели, очень сложным строением и наделена внутренним стремлением ко все большему усложнению. "Филогенетическое развитие,- резюмирует Нэбели,- состоит, следовательно, в том, что идиоплазма постоянно усложняется под действием внутренних причин..." [Ibid. S. 181]. В итоге весь прогресс органического мира не случайный, а упорядоченный,

направленный процесс, идущий по "определенному плану". Веский аргумент в пользу данного тезиса Нэбели усматривал в предполагаемой аналогии филогенеза с онтогенезом. Нельзя не отметить, таким образом, что в конечном счете Нэбели стремился свести принцип усовершенствования к молекулярно-физиологическим причинам.

В эволюционной системе другого крупного теоретика неоламаркизма - американского палеонтолога Э. Копа - ламарковский дуализм основных факторов эволюции сохраняется. С одной стороны, это имманентная живому "сила роста", или батмизм, с другой - влияние окружающих условий. Батмизм Коп считал носителем того же стремления к усложнению организации, каким Ламарк наделял градацию [Cope, 1887, 1896].

В эволюции реальных групп организмов батмизм проявляется неравномерно, и соответственно он то ускоряет, то замедляет развитие. Эту неравномерность в проявлении основного жизненного принципа Коп предложил называть законом акцелерации и ретардации. Акцелерация связана с появлением приобретенных в ходе филогенетической истории признаков на все более ранних этапах индивидуального развития. Ретардация выражается в замедлении прибавления и в конечном счете в утрате таксономических признаков.

По представлению Копа [Cope, 1887], акцелерация и ретардация - важнейшие факторы эволюции, определяющие направленность развития филогенетических линий. Они действуют совершенно независимо от естественного отбора и безотносительно к потребностям адаптации. На основе акцелерации совершалась вся прогрессивная эволюция, ретардация ответственна за регрессивную эволюцию.

Для нашего анализа наиболее существенно, что в эволюционной концепции Копа идея филогенетической акцелерации приняла своеобразную форму независимого развития родовых и видовых признаков. Их происхождение, по убеждению Копа, совершенно различно и не имеет ничего общего с дарвиновской схемой дивергенции. При этом под родовыми признаками он, как и Нэбели, понимал признаки конституционные, характерные и для более высоких систематических категорий, а под видовыми - приспособительные, "поверхностные".

Обе категории признаков образуют в филогенезе две непрерывные, но абсолютно независимые друг от друга генеалогические линии. Коль скоро они совмещаются в едином организме, один вид может переходить из одного рода в другой, не утрачивая при этом своих видовых признаков. Образование новых родов происходит скачкообразно: "Превращение родов,- писал Коп,- могло быть быстрым и внезапным, а промежуточные ... периоды постоянства могли быть весьма длительными..." [Cope, 1887. P. 79]. Аналогичный процесс превращения признаков лежит, по мнению Копа, и в основе перехода от родов к более высоким систематическим категориям (например, подотрядам и отрядам). Любопытно, что утрата родовых признаков при этом не обязательна.

В соответствии со своей концепцией Коп допускал, что одна и та же видовая форма могла существовать в последовательно сменявшихся друг друга родах и в различные геологические эпохи. Более того, могла возникать ситуация, при которой один и тот же вид мог одновременно принадлежать к двум или даже нескольким родам, не теряя своих видовых признаков. В подобной трактовке, по-видимому, своеобразно преломилось влияние закона единства типа Бэра-Дарвина. Поскольку при прогрессивной эволюции носителями более высокого уровня организации являются признаки систематически более высокой категории, допущение Копом опережающего изменения родового типа означало признание им широкого распространения в природе филогенетического ускорения, т. е. формирования признаков нового крупного таксона в рамках предыдущего. Эта весьма рациональная идея была материализована в работах многих палеонтологов и морфологов середины и второй половины XX в. Новое семейство или отряд могли возникнуть, по Копу, путем присоединения нового признака к уже существующим в течение эмбрионального развития.

Надо заметить, что если принцип филогенетической акцелерации носил в теоретических построениях ученого умозраительный характер, то представления о специфике механизмов эволюции на видовом и надвидовом уровнях опирались на исследования параллелизмов в формировании структурных особенностей различных групп животных [Cope, 1896].

Мы видим, таким образом, что между видовой и надвидовой эволюцией Коп провел четкую разграничительную линию и она совпала с принятой в синтетической теории границей между микро- и макроэволюцией. В отношении происхождения надвидовых таксонов, по-видимому, впервые была высказана идея сальтаций, сменяемых состояниями устойчивости. Однако факториальная основа разграничения эволюции на два уровня осталась в концепции Копы невыясненной.

Размышляя о причинах батмизма, влекущего живое по пути прогресса, Коп пришел к заключению, что таковыми могут быть только психика, сознание, воздействием которых на косную материю обусловлено само возникновение жизни. Вся прогрессивная эволюция животного мира обязана неуклонному развитию сознания, интеллекта - единственной силе, способной противостоять универсальному процессу деградации и распада. Неудивительно, что Коп явился основоположником психоламаркизма, провозгласившего причиной прогрессивной эволюции животных их волевые усилия.

Годри и Вааген

Наш обзор концепций, отрицающих значение внешних факторов в крупномасштабной (и прежде всего прогрессивной) эволюции, был бы неполным, если бы мы не коснулись телеологической концепции А. Годри. Этот исследователь не был неоламаркистом, но он явился во Франции первым

палеонтологом, кто дал смене фаун, доказанной Кювье, последовательно эволюционное толкование. Прежде, однако, несколько замечаний о становлении эволюционной палеонтологии.

Эволюционная идея в палеонтологии с самого начала победила в форме дарвинизма.

Дарвинистическая направленность этой новой дисциплины, заложенная в 70-80-е годы XIX в. трудами В. О. Ковалевского, Т. Гексли, М. Неймайра, Л. Вюртенбергера, доминировала вплоть до начала XX в., и неоламаркисты, такие как Коп, составляли тогда среди палеонтологов явное меньшинство. Указанными исследователями были описаны первые филогенетические ряды различных групп животных. Однако, стоя на позициях теории естественного отбора, они вовсе не пытались уточнить, какие из его эволюционных механизмов лежат в основе развития видовых и надвидовых признаков. Их прежде всего интересовали закономерности (пути и направленность) морфологических изменений, а не факторы, их вызывающие.

В обширном трехтомном труде "Преемственность в развитии животного мира в геологическом времени" [Gaudry, 1883-1895], посвященном ископаемым палеозоя, мезозоя и млекопитающим третичного периода, Годри поставил своей целью представить вымершие формы не как изолированные, а как "фазы развития типов", продолжающих свою эволюцию через бездны геологического времени. Не затрудняясь поиском истинных филогенетических отношений между крупными подразделениями животного мира и стараясь соблюсти лишь внешнюю стройность своих выводов, Годри допустил массу грубых ошибок и необоснованных суждений, но в целом нарисовал впечатляющую и доступную любому образованному читателю картину неуклонного прогресса. В итоговой обобщающей работе Годри [Gaudry, 1896] подробно рассматривает пути реализации прогресса, который по его мнению складывается из "постепенного усиления дифференциации и появления новых форм", увеличения размеров тела, развития двигательной активности, чувствительности и умственных способностей. Вся история животного мира подобна последовательным фазам развития человека на протяжении его краткой жизни. Как бы ни менялся облик ископаемых фаун на разных этапах геологической истории, этот мир, как и мир современных организмов, образует "великое единство", и одна из основных задач палеонтологии состоит в том, чтобы выявить черты сходства между ними.

Лейтмотивом эволюционной концепции Годри служит идея "постоянной гармонии" и определенного "плана" филогенетического развития, осуществляющих прогресс независимо от факторов внешней среды. "В истории животного мира,- утверждает Годри,- есть план; палеонтология состоит в изучении этого плана" [Gaudry, 1896. P. 202]. В другом месте он добавляет: научиться "прослеживать типы в их мутациях... в разные эпохи" - вот путь познания плана природы [Там же. С. 157].

В трактовке "плана" Годри проявляет себя откровенным теистом. Он порывает с естественно-историческими традициями и провозглашает его создателем "бесконечное и неизменное Существо".

Бог выступает в книге Годри первопричиной сил жизни, разума и эволюции. Он не только творец органического мира, но и вечный деятельный агент, продолжающий руководить делами природы. Понятно, что при таком взгляде на эволюцию Годри мало интересовали естественные причины превращения видов. Он полагал, что каждый вид был наделен от начала определенным запасом "жизненной силы". Когда в ходе филогенетического развития она израсходуется, вид утрачивает способность изменяться и неизбежно погибает. Подобное представление вскоре получит широкое распространение среди палеонтологов и будет господствовать в течение нескольких десятилетий. Затрагивая все же вопрос о возможных путях преобразования видов при переходе от одной геологической эпохи к другой, Годри утверждал, что одни особи, происшедшие от общих родителей, изменялись одновременно, но при этом оставались подобными друг другу и могли давать плодovitое потомство; другие особи, рожденные от тех же родителей, в силу тех или иных причин сразу уклонялись друг от друга и уже не давали плодovitого потомства. В первом случае, следовательно, старые виды просто превращались в новые, а во втором возрастало видовое разнообразие. По нашему мнению, все внимание Годри сосредоточено на надвидовой эволюции - на превращении родов, семейств, отрядов и классов. Процесс возникновения видовых признаков был для него, как и для всех палеонтологов того времени, просто недоступен. Поэтому все рассуждения Годри, касающиеся видообразования, относились лишь к возникновению признаков более высокого систематического ранга. Неудивительно, что Годри отрицательно относился как к теории Дарвина, так и к доктрине Копа.

Особое значение для понимания механизма видообразования и надвидовой эволюции имело введение понятия мутации, предложенного немецким палеонтологом В. Ваагеном. В основополагающей работе по юрским аммонитам рода *Orpelia* [Waagen. 1869], в которой на примере *Ammonites subradiatus* был описан один из первых филогенетических рядов, Вааген впервые обратил внимание на последовательные медленные и постепенные изменения членов этого ряда при переходе от одного яруса осадочных пород к другому. В отличие от вариаций в пространстве (подвидов, географических "вариететов", разновидностей и т. п.) он назвал эти изменения во времени мутациями [Waagen, 1869. S. 186]. В его понимании, мутации - это обычные биологические виды, но отнесенные к последовательно сменявшимся друг друга ископаемым формам, являющимся звеньями одного филогенетического ряда. Основанием для выделения мутаций послужили Ваагену преобразования в морфологии так называемой сутурной (лопастной) линии раковин этих головоногих моллюсков, наблюдаемые в следующих друг за другом горизонтах.

Вааген особо подчеркивал отличие мутаций от пространственных вариаций. Если последние выражают собой сильные колебания признаков, строго ограничены определенными геологическими горизонтами и имеют второстепенное значение для систематики, то мутации "в высшей степени

постоянны" и всегда совершаются в одном направлении. При этом, разумеется, всякая мутация может сопровождаться пространственными вариациями.

Признавая эволюционную роль борьбы за существование и естественного отбора, Вааген в трактовке проблемы возникновения мутаций тем не менее отклонялся от принципов Дарвина. Обнаружение мутаций, следующих в определенном направлении, главное - установление факта параллелизма филогенетических рядов аммонитов из юры разных местонахождений Европы и Индии, резко различных по физико-географическим условиям, но давших тождественные мутации, склонило Ваагена в пользу существования "внутреннего закона" эволюционного развития [Ibid. S. 239].

Понятие мутации Ваагена получило в эволюционной палеонтологии значительный резонанс и нашло широкое применение в научной литературе. Его с готовностью приняли Неймайр, Ортман, Никитин, Павлов, Берг, Соболев, Четвериков и др. Однако благодаря таким палеонтологам, как Скотт, Осборн, Берг, понятие мутации стало использоваться для обоснования автогенетической трактовки эволюции и ее ортогенетического характера.

Ортогенез Эймера

Вернемся теперь снова к неоламаркизму, чтобы на примере эволюционной концепции немецкого зоолога Т. Эймера коснуться его второго важнейшего направления - эктогенетического.

В эктогенетических построениях неоламаркистов в качестве ведущего фактора эволюции выступает прямое воздействие факторов внешней среды. Однако даже последовательный эктогенез ввиду допущения принципа изначальной целесообразности живого не в состоянии обойтись без элементов автогенеза в качестве необходимого дополнения.

В концепции Т. Эймера ведущим фактором эволюции признается воздействие на организм внешних "раздражителей" - температуры, влажности, света, пищи и т. д., вызывающих соответствующие целесообразные физические и химические изменения в протоплазме, которые передаются по наследству (признание наследования приобретенных признаков) [Eimer, 1888, 1897].

Формообразующее действие внешних раздражителей осуществляется через процесс "органического роста", в основе которого лежат те же физико-химические причины, что и в явлении роста кристаллов.

С именем Эймера связано, как известно, введение в научный обиход понятия ортогенеза, предложенного В. Гааке [1893]. Обосновывая концепцию ортогенеза как "определенно направленного развития" на материале изменчивости рисунка крыльев бабочек рода *Kallima*, Эймер возвел ее в ранг всеобщего закона, которому подчиняется филогенез как животных, так и растений [Eimer, 1897. S. 14].

Уместен вопрос, достаточно ли для объяснения ортогенеза, или, по терминологии Эймера, "филогенетического роста", одних внешних факторов? Четкого ответа на этот вопрос в трудах Эймера мы не находим. Ссылки на аналогию с направленным ростом кристаллов звучат неубедительно, и Эймер, сознавая это, допускает влияние каких-то внутренних причин, заложенных в самих организмах, но тут же отмежевывается от их возможной интерпретации в духе Нэгели. В этой связи Эймер отмечает, что филетический рост - это проявление того же единого органического роста, от которого зависит как филогенетическое, так и индивидуальное развитие [Eimer, 1888. S. 24]. Сущность же данной силы не поддается логическому анализу.

И все же в поисках материалистических причин ортогенеза Эймер приходит к более рациональной идее - ограничивающей роли конституционных факторов, предшествующей организации [Ibid]. Внутренняя структура организма и признается им причиной ограниченности филогенетического роста немногими направлениями.

Одновременное допущение Эймером внешних и внутренних факторов эволюции послужило источником разноречивых оценок его концепции. Нам представляется, однако, что вопреки всем противоречиям и неясностям в рассматриваемой концепции явно доминирует роль внешних абиотических агентов. Внутренние же причины имеют в ней подчиненное значение. Именно такого понимания концепции Эймера придерживаются, в частности, Ю. А. Филипченко [1923, 1977] и К. М. Завадский [1973]. Совершенно очевидно, что в данной части она полярно противоположна учению Нэгели.

Действие факторов органической эволюции, выдвинутых Эймером, не ограничено каким-либо из интересующих нас уровней. Это общие факторы как собственно видообразования, так и макрогенеза, т. е. если можно так выразиться, факторы "сквозного" эволюционного развития. Об этом достаточно ясно говорит сам автор: "Подвиды и виды-это не что иное, как группы форм, стоящие на известных ступенях развития, иными словами,- на определенных ступенях филетического роста... Это же объяснение применимо, бесспорно, и к родам как группам видов и вообще ко всем подразделениям естественной системы, которые можно обозначить вместе с Нэгели общим названием "родов в широком смысле" (Sippen). Поэтому в общем было бы даже лучше говорить о происхождении подобных родственных групп, а не с происхождении видов" [Eimer, 1897. S. 19].

О "сквозном" действии эволюционных факторов убедительно свидетельствует механизм возникновения видов, который Эймер специально выделяет. По его мнению, обособление видов происходит в силу остановки известного числа особей на какой-либо стадии общего филетического роста, в то время как остальные особи продолжают дальнейшее эволюционное движение. Этот способ становления видов Эймер назвал генэпистазом, что означает в переводе остановку развития рода [Ibid. S. 21]. Генэпистаз не единственный, но главный путь видообразования. Обсуждай данный вопрос, Эймер категорически отвергает возникновение видов путем естественного отбора.

Итак, в эволюционной доктрине Эймера особо выделен тот уровень эволюционных событий, который мы именуем теперь микроэволюцией, но действующие на этом уровне факторы характерны для всего эволюционного процесса в целом. Что касается уровня надвидовой эволюции, то в учении Эймера несомненную ценность представляет раздел об ограничениях как причине направленности филогенетического развития. Оценивая по достоинству эту материалистическую часть концепции Эймера. И. В. Тимофеев-Ресовский с соавт. [1969. С. 241] подчеркивал, что она позволяет "глубже понять текущие процессы макроэволюции".

* * *

Подводя итог обзору суждений, высказанных в XIX в. по проблеме факторов надвидовой эволюцией, можно констатировать, что вплоть до начала XX в. в науке существовали две противоположные концепции: дарвиновская - о единстве движущих сил на обоих уровнях эволюции (ниже и выше видовой организации) и неоламаркистская (автогенетическая) - об особых факторах надвидовой прогрессивной эволюции, представленная доктринами Ламарка, Нэгели, Копа.

Однако сторонники второй концепции были в меньшинстве. По свидетельству Ю. А. Филипченко [1977. С. 191], в XIX в. большинство эволюционистов, следуя за Дарвином, объясняло возникновение признаков высших систематических категорий теми же причинами, что и становление признаков вида.

Как будет показано в следующей главе, и в первой трети XX в., когда приоритет в разработке проблемы механизмов эволюции перешел к генетике, большинство генетиков стояло в стороне от вопроса о специфичности макроэволюции, поскольку их методам анализа были подвластны лишь признаки, не выходявшие за пределы видового ранга.

3

Глава

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О НАДВИДОВОЙ ЭВОЛЮЦИИ В ПЕРИОД С 1900 г. ДО НАЧАЛА 40-х ГОДОВ XX в.

Как известно, на рубеже XIX и XX вв. эволюционная теория вступила в полосу длительного и глубокого кризиса, порожденного столкновением старой описательной, "натуралистической" традиции биологии с новыми экспериментальными направлениями.

Кризис выразился, с одной стороны, в массовом отходе от дарвинизма, в попытках ревизии самой идеи эволюции и возрождения креационизма (от Л. Виальтона до П. Лемуана), с другой - в появлении бесчисленного множества идеалистических концепций, позволивших говорить о состоянии полного

теоретического разброда и хаоса. В условиях распространившегося эволюционного скепсиса, неверия в возможность материалистического истолкования органической эволюции биологию наводнили всевозможные финалистические, виталистические, спиритуалистические, органистические и прочие идеалистические учения, которые до недавнего момента сдерживались дарвинизмом.

Основной ударной силой, нацеленной против как неоламаркизма, так и дарвинизма, выступила только что родившаяся генетика.

Ее наиболее авторитетные зачинатели резко противопоставляли генетику как науку точную, основывающуюся на экспериментальном методе, эволюционной теории как области якобы чистого умозрения, опирающейся на "устаревший" исторический метод. Будучи воинствующими эмпириками и придавая первым экспериментам абсолютное значение, они либо вообще брали эволюцию под сомнение, либо в лучшем случае претендовали на приоритет в разгадке ее механизма. Во всяком случае, в начале века генетики почти поголовно были антидарвинистами.

Идейная переориентация коснулась и палеонтологии, ближе всего стоящей к проблемам надвидовой эволюции. Если в XIX в. под влиянием работ В. О. Ковалевского, М. Неймара, Л. Долло дарвинизм одержал в палеонтологии блестящую победу, то с начала 1900-х годов большинство палеонтологов переходит в лагерь антидарвинизма. Мы видим в нем таких крупных специалистов, как Циттель, Абель, Осборн, Депере, а также исследователей меньшего масштаба - Иекеля, Кокена, Земпера, Вальтера, Додерлейна, Дакке, Дувийе, Штейнмана, Бойрлейна - и наших отечественных - Берга и Соболева. Позднее в рядах противников дарвинизма оказываются всемирно известные палеонтологи молодого поколения - Тейар де Шардэн, Хюне, Шиндевольф, Буль, Пивто. Достигнув значительных успехов в реконструкции филогенетических линий животного и растительного мира и установив немало закономерностей макроэволюционного уровня, палеонтология тем не менее в течение четырех десятилетий оставалась оплотом антидарвинизма¹⁶.

Идеалистические взгляды в начале XX в. разделяли и многие морфологи-неонтологи (Хенниг, Нэф, Якобсганен).

В целом можно сказать, что большая часть представителей традиционных морфологических дисциплин, занятых проблемами филогении, придерживалась автогенетических взглядов, полагая, что органическая эволюция является внутренне регулируемым и строго направленным (ортогенетическим) процессом. Исходными моментами для развития подобных взглядов послужили уже знакомая нам концепция "органического роста" Копа, идея таинственного аристокенеза Осборна и "закон инерции органического развития" Абеля. При этом если первоначально эволюционные построения антидарвинистского содержания зачастую имели ламаркистскую окраску, то со временем, когда под ударами генетики неоламаркизм потерпел крах, они приобрели откровенно финалистический характер. Эволюцию органического мира стали трактовать как запрограммированный целенаправленный процесс, подчиненный неизвестным и непознаваемым

нематериальным факторам. Во многих эволюционных гипотезах под влиянием идей Бергсона и Дриша в роли этих факторов оказались психика и сознание.

Характерной чертой рассматриваемого периода была полная разобщенность новых экспериментальных и старых описательных эволюционно-морфологических исследований.

Абсолютно отсутствовал и какой-либо творческий контакт между генетикой и палеонтологией, каждая из которых претендовала на решение проблемы движущих сил эволюции собственными методами. Представители этих дисциплин говорили каждый на своем языке, не желая понимать друг друга.

Не менее симптоматичным было и то обстоятельство, что в связи с возобладавшем представлением о таинственном и едва ли познаваемом характере причин крупномасштабной эволюции интерес к изучению факторов макроэволюции и, в частности, эволюционного прогресса значительно упал. Противники дарвинизма старшего поколения избегали говорить на эту тему, потому что не могли сказать ничего нового, а их молодая смена боялась обвинений в пустом теоретизировании, не подкрепленном экспериментальными доказательствами. Так или иначе, проблема возникновения высших таксонов осталась на длительное время заброшенной.

Зато поборники нового экспериментального направления - генетики, микросистематики, а позднее также генэкологии и геногеографии - активно занялись изучением механизмов видообразования. Их трудами к концу рассматриваемого периода была создана солидная научная база для понимания процессов микроэволюции, которой в основном и была обязана своим успехом будущая синтетическая теория.

До недавнего времени исследование процессов, ведущих к видообразованию, формально не относили к области макроэволюции. Однако именно видовой уровень является пограничным между микро- и макроэволюцией и, согласно ряду новейших концепций, выступает в качестве начального этапа макроэволюции и, стало быть, входит в область ее компетенции. К тому же важно отметить, что сама логика познания процесса эволюции вынудила уже первых генетиков-экспериментаторов, не склонных к его дроблению на какие-либо части, "перешагнуть" через "порог" видообразования и высказать ряд соображений о природе эволюции на надвидовом уровне. Сказанное получило четкое отражение в эволюционных концепциях таких генетиков, как Г. Де Фриза и Л. Кено.

Проблемы надвидовой эволюции в трудах Г. де Фриза

Мутационная теория эволюции Гуго де Фриза, созданная в 1901-1903 гг., широко известна. Исследуя длительное время изменчивость в роде энотера и у других растений, де Фриза обнаружил явление спорадического возникновения среди линнеевских видов особей с необычным новым признаком,

стойко передающимся потомству в неограниченном числе поколений. Для обозначения этого явления он предложил термин мутация, ставший азбучным понятием в генетике.

Излишне пояснять, что генетический термин "мутация" не имеет ничего общего с мутацией Ваагена - понятием, ранее введенным в палеонтологию.

Зарегистрировав появление константных мутантных форм, де Фриз получил основание рассматривать обычные линнеевские виды, или виды систематиков, как смеси монотипичных, генетически далее неразложимых элементарных видов (жорданонов). отличающихся друг от друга одним наследственным признаком. На превращениях именно таких элементарных видов де Фриз и построил свою мутационную теорию эволюции.

По этой теории, эволюционные преобразования совершаются скачкообразно. Время от времени под действием пробудившейся "созидательной силы" природы тот или иной вид, дотоле длительное время пребывавший в неизменном состоянии, испытывает мутацию и практически внезапно превращается в новый вид. который теперь сразу и на столь же долгое время, как и его предшественник, становится постоянным. Периоды покоя, длящиеся тысячелетиями, чередуются с мутационными периодами, кажущимися по сравнению с первыми всего лишь мгновениями.

Де Фриз отмечает, что мутации, а следовательно, и образование новых видов "не зависят от жизненных условий" [Фриз де, 1904. С. 199]. Видообразование совершается также независимо от естественного отбора. "Для этого,- по его словам,- не нужно ни ряда поколений, ни борьбы за существование, ни удаления негодных особей, ни подбора" [Там же. С. 196].

Борьба за существование в природе имеет место, но она идет не между особями одного вида, как полагал Дарвин, а между разными видами. При этом борьба за существование, в отличие от точки зрения Дарвина, не увеличивает видовое разнообразие, а сокращает его за счет браковки нежизнеспособных форм. По оценке К. М. Завадского, де Фриз свел сложный процесс видообразования и эволюции к одному фактору - "видообразовательной изменчивости" [Завадский, 1973. С. 274] - и тем самым избавил своих оппонентов от необходимости пространной критики своей концепции.

Де Фриз наглядно отобразил свою концепцию взрывного видообразования в виде схематичного родословного древа, внешне очень напоминающего хорошо знакомую аквариумистам водоросль кабомбу. Это длинная, местами ветвящаяся нить, образующая массу мутовок, находящихся на одинаковых расстояниях друг от друга. Каждая ветвь мутовки представляет собой вид или подвид, имеющий начало и конец, а каждое звено нити между соседними мутовками - неизменное состояние родоначального вида. Каждая мутовка соответствует мутационному периоду, все же древо в целом отображает род.

Этим де Фриз не ограничивается. Он добавляет, что рисунок можно было бы подобным же образом продолжить вниз, "вплоть до самых древних живых существ", и далее пишет: "На рисунке... мы

восходим от видов к сборным видам (*Oenothera lamarckiana*), от сборных видов - к под родам (*Opagra* и *Euoenothera*), а отсюда - к родам (*Oenothera*). Более древним взрывам соответствовали бы подсемейства, семейства и все высшие системы. Если бы вся система была известна нам без пробелов и генеалогическое древо имело бы форму обыкновенной дихотомической таблицы для определения, то каждая точка разветвления означала бы для нас место взрыва ..." [Там же. С. 192].

Сопоставив схему видообразования де Фриза с диаграммой дивергенции Дарвина, мы увидим, что они, равно как и трактовка обоими учеными способов осуществления надвидовой эволюции, принципиально сходны. В обоих случаях новые формы образуются путем ответвления от прежде единой родоначальницы. Правда, по диаграмме Дарвина, ветвление дихотомично, так как промежуточные формы вымирают; у де Фриза оно веерообразно (мутовчато), поскольку промежуточные формы, как и исходная, при отсутствии внутривидовой борьбы сохраняются. Но эти различия не столь принципиальны. Гораздо важнее иное различие. У Дарвина рождение новых видов - плавный процесс, совершающийся медленно и постепенно, у де Фриза - резкий и скачкообразный.

Рис. 6. Схематическое родословное древо для прогрессивного развития видов, исходя из примера *Oenothera* Lam. [Фриз де 1904]

Однако в понимании способов надвидовой эволюции де Фриза и Дарвина едины. Для обоих образование высших таксонов - результат постепенного накопления изменений и, стало быть, дело времени. По де Фризу, каждый крупный эволюционный шаг складывается из серии мутаций. Никакого качественного различия между процессами видообразования и крупномасштабной эволюцией де Фриза, как и Дарвина, не проводит.

Подходя к оценке прогрессивного развития, связанного с "усовершенствованием организации", крайне упрощенно, де Фриз считал, что для осуществления эволюции от начала жизни до ее современных высших форм требовалось возникновение всего нескольких тысяч наследственных единиц, или эволюционных "шагов". "Обыкновенно в каждый мутационный период, - писал де Фриз, - организация подвигается на один шаг. Следовательно, сколько таких шагов сделала организация с самого начала, столько было и мутационных периодов" [Фриз де, С. 201-202].

Приняв продолжительность жизни на Земле равной 24 млн. лет, а число мутационных периодов равным 6000, де Фриз нашел, что средняя продолжительность фазы покоя между мутационными периодами должна составлять 4000 лет (по замечанию самого де Фриза, это "очень грубое приближение"). Приведенные цифры характеризуют наиболее быстрый прогресс, который осуществили высшие растения и животные. Что касается низших, то у них число мутационных периодов было невелико, а фазы покоя весьма продолжительны. Де Фриз добавляет при этом, что

если вслед за Дарвином объяснять прогрессивную эволюцию отбором и накоплением мелких изменений, то "не хватит... и миллиардов веков" [Фриз де, 1932. С. 70].

В "первой половине" геологической истории развитие мир" живых существ должно было идти в несколько раз быстрее, чем в более позднее время. Мало-помалу прогресс ослабевал. "С появлением человека цель, кажется, была достигнута, и теперь все идет так лениво, что прогресс как будто закончен: нам кажется, что мы совершаем лишь вместе с ним его последние шаги" [Фриз де, 1904. С. 209]. Этим соображением чисто финалистического характера де Фриз предвосхитил популярную среди финалистов 30-40-х годов концепцию цикличности и затухания эволюции.

Сколь не очевиден общий прогресс живого, связанный с "постепенным умножением числа свойств и признаков", прогрессивные мутации возникают, по мнению де Фриза, очень редко. В природе гораздо чаще встречаются мутации регрессивные ("ретрогрессивные"), связанные, например, с выпадением признака, и "...происхождение видов в природе идет по большей части ретрогрессивным путем" [Фриз де, 1932. С. 124].

В теории де Фриза четко представлены два пути видообразования: 1) "групповой способ видообразования", при котором новые формы появляются сбоку главного ствола в виде веточек, образующих мутовку, и 2) "филогенетический", осуществляющийся на линиях, связывающих мутовки. По мнению де Фриза, первый способ видообразования обеспечивает богатство и разнообразие природы, а второй - "свойственное системе расчленение", но они не отделены друг от друга резкой гранью [Vries de, 1918; Фриз де, 1932. С. 118-119].

В указанных способах видообразования легко угадывается близость к современным представлениям о кладистическом и филетическом видообразовании.

Завершая анализ теории де Фриза, необходимо сказать, что, несмотря на отдельные высказывания в поддержку эволюционной роли естественного отбора [Vries de, 1910], де Фриз явился автором в целом антидарвиновской, достаточно механистической и упрощенческой концепции, которую К. М. Завадский [1973] отнес к одной из основных разновидностей генетического антидарвинизма. В то же время нельзя не отметить, что, будучи беспристрастным и блестящим исследователем, наделенным большой научной интуицией, де Фриз высказал три кардинальных положения, составивших ядро современной теории прерывистого равновесия и находящихся сейчас в фокусе острых дискуссий. К ним относятся: идея периодичности мутирования и эксплозивности видообразования, отрицание внутривидовой борьбы и признание макроэволюционной роли межвидовой борьбы, положение об образовании большинства новых видов за счет боковых ответвлений.

Финалистическая концепция Л. Кено

Совершенно иного взгляда на соотношение внутривидовой и надвидовой эволюции придерживался другой генетик - Л. Кено, бывший одновременно крупным зоологом.

Люсьен Кено известен в истории эволюционизма как автор теории преадаптации. Основная идея этой теории была высказана Кено уже в 1901 г. [Cuenot, 1901], а затем оформлена в виде законченной доктрины в ряде публикаций [Cuenot, 1909, 1911, 1914]. Согласно теории преадаптации, приспособительные особенности видовой организации возникают не на основе ламаркистских факторов и не под действием естественного отбора, а в результате того, что особи с развившимися еще в прежней среде безразличными или даже вредными признаками вдруг попадают в новую среду, в которой эти признаки получают решающее положительное значение. Проникновение в новую среду может быть как случайным (пассивным), так и активным, оно может быть следствием изменения самой среды. В любом случае структура оказывается первичной, она существует раньше функции и, следовательно, между условиями новой среды и адаптацией к ней нет никакой причинной связи. Фактором, особенно благоприятным для осуществления прогрессивной эволюции (а следовательно, и макроэволюции) на основе преадаптации, Кено [Cuenot, 1911] считал занятие новых свободных пространств. По его мнению, именно это способствовало формированию классов позвоночных животных, а в их пределах - развитию в географически удаленных точках земного шара замещающих фаун.

Идея преадаптации возникла у Кено до опубликования де Фризом мутационной теории, но Кено сразу принял мутационизм с готовностью, считая, что обе концепции только дополняют друг друга, ибо, по его мнению, путем мутаций возникают не только элементарные виды, но и новые структуры, становящиеся потенциальными адаптациями. Не без гордости Кено причислял себя к самой молодой школе эволюционистов, которую назвал "менделевской, или мутационной, или еще преадаптационной" [Cuenot, 1921, P. 467].

Однако со временем для Кено становилось все более ясным, что при всем значении мутационного процесса как материальной базы эволюции его возможности ограничены рамками видообразования. Постепенно он приходит к выводу, что мутационная теория, дополненная фактором изоляции, способна удовлетворительно объяснить возникновение жорданонов (элементарных видов), географических рас и разновидностей, со временем достигающих видового уровня, но она ничего не может дать для понимания истинной (т. е. макро-) эволюции, характеризующейся появлением новых органов и морфологических структур [Cuenot. 1925, 1929, 1936]. Отвергнув созидательную роль отбора, Кено настойчиво искал для объяснения этой эволюции крупного масштаба иные причины. В их поиске он все более склонялся к финализму [подробнее см.: Назаров, 1984].

Решающее значение в переходе Кено на позиции финализма имело, по-видимому, экспериментальное исследование образования мозолистых затвердений на запястье передних конечностей африканской

свиньи-бородавочника (*Phacochoerus africanus*), выполненное совместно с Р. Антони [Anthony, Cuenot, 1939].

Кено интересовало, каким образом возникло у этого вида соответствие между указанной особенностью морфологии и инстинктивной привычкой вставать при рытье земли (в поисках корней) на "колени". Исследование эмбрионального развития показало, что мозоль имеется на передних конечностях уже у зародыша, т. е. до ее употребления и, следовательно, ламаркистское объяснение совершенно неприемлемо.

После долгих исканий Кено был вынужден сделать вывод, что "одно-единственное изменение зародышевой клетки приводит к двоякому результату: 1) созданию особого инстинкта, согласующегося с мощной мордой свиньи-бородавочника и строением передних конечностей; 2) изобретению одновременно и сразу необходимого органа для удовлетворения этого инстинкта в месте, пригодном к тому, чтобы стать мозолистым, когда возникнет трение" [Anthony, Cuenot, 1939. P. 319]. Таким образом, Кено уверовал в чудодейственный системный эффект одной мутации большой амплитуды. Впрочем, роль таких мутаций в осуществлении надвидовой эволюции он не исключал и ранее [Cuenot, 1925].

С этого момента Кено овладевает финалистическая идея о том, что сложные органы, подобные глазу позвоночных животных, крылу птицы, электрическим органам рыб, образуются не путем постепенных мелких и случайных изменений, аккумулируемых отбором, а только сразу, в результате одного неделимого акта под действием имманентной живому "зародышевой изобретательности". При этом новые органы должны с самого момента своего возникновения обладать полным совершенством. Прибегать к дарвиновскому способу объяснения с помощью мелких усовершенствований, по мнению Кено, в данном случае бессмысленно, поскольку до полного формирования новые органы не способны функционировать и совершенно бесполезны. Стремясь противопоставить демоническую "зародышевую изобретательность" бессилию случайности, лежащей в основе дарвинизма, и избежать слова "финальность", слишком отягощенного "провиденциальным смыслом", Кено предлагает временно назвать это неизвестное начало "антислучайностью" [Cuenot, 1941]17. Согласно его представлениям, антислучайность и изобретательность, лежащие в основе финальности,- это нематериальный фактор психической природы, "эквивалентный сознанию и разуму". Он и оказывается направляющим (ортогенетическим) агентом крупномасштабной эволюции.

Другой генетик и близкий единомышленник Кено - Э. Гийено [Guyenot, 1938] в виталистической трактовке названного фактора пошел еще дальше. Он был склонен считать, что психическое начало (в форме "смутного чувства существования", подсознания, "элементарного инстинкта" или памяти) разлито во всей живой природе вплоть до одноклеточного организма и отдельной клетки многоклеточных (например, лейкоцита).

В психической трактовке антислучайности и изобретательности Кено и Гийено вовсе не были оригинальны. Они сами указывали на изрядное число своих предшественников, начиная с Шопенгауэра и Курно и кончая Осборном и Тейаром де Шардэном. Позднее Кено отмечал особую связь предполагаемого "метафизического агента, руководящего ортогенезом, с энтелехией Дриша и жизненным порывом Бергсона" [Guenot, 1946]. При этом, относя данный агент к области высокой метафизики, он считал его недоступным научному познанию.

Коль скоро Кено и Гийено твердо придерживались взгляда, что носителями творческого психического начала являются сами организмы, они стояли на позициях органицизма и отрицали какое бы то ни было участие в эволюции условий внешней среды и естественного отбора. За последним они признавали только две функции - консервативную, устраняющую особи, уклоняющиеся от "среднего типа" вида, и распределительную, ответственную за размещение видов и групп по соответствующим географическим зонам и биотопам.

Излюбленными доводами против эволюционной роли селективных факторов и одновременно в пользу финальности надвидовой эволюции стали для Кено тонкие коаптации - взаимосогласованные структуры животных и растений, напоминающие своим назначением соответствующие орудия человека.

К концу 40-х годов Кено окончательно разочаровывается в мутационной теории, ограничивая область ее приложения расо- и видообразованием (микроэволюция). Отказывается он также и от теории преадаптации. Аналогичную эволюцию во взглядах испытал также Гийено. Они теперь оба полностью и бесповоротно перешли на позиции финализма, полагая, что крупномасштабная эволюция, связанная со становлением типов организации, управляется неизвестным нематериальным агентом психической природы и не имеет ничего общего с эволюцией в пределах вида.

Генетики о специфичности движущих сил надвидовой эволюции. Взгляды Ю. А. Филипченко

Как мы только что могли убедиться, по вопросу о движущих силах внутривидовой и надвидовой эволюции единства среди генетиков не было.

Знакомство с позицией других генетиков обнаруживает, что точку зрения де Фриза разделяли также Морган и Гольдшмидт (до 1933 г.). Оба они [Morgan, 1919; Goldschmidt, 1927] считали, что все свойства организмов формируются под совокупным действием генов и что биологические виды для генетика представляют собой лишь группы генов. На гены сводимы без остатка все наследственные особенности организмов.

Признавая, что, например, у мыши с помощью обычного генетического анализа никак нельзя установить наличие генов дробления, зародышевых листков, сегментации и прочих процессов развития, делающих мышь позвоночным, затем млекопитающим, грызуном и представителем рода

Mus, Гольдшмидт тем не менее утверждал, что "каждый мыслимый тип процессов дифференцировки может быть обусловлен менделистическими генами, и потому "нельзя возражать против того, чтобы принять существование определенного количества генов для всех этих процессов дифференцировки, которых менделистически нельзя анализировать" [Goldschmidt, 1927. S. 7-8].

С другой стороны, такие генетики, как Иоганнсен [Johannsen, 1915] и Баур [Baur, 1919], считали невозможным сведение всего процесса эволюции к известным факторам изменчивости.

Взгляды Иоганнсена по интересующему нас вопросу претерпели изменения. Так, в первом издании "Элементов" [Johannsen, 1909] он писал, что гены определяют "различия между взрослыми особями разных видов и родов, например между собакой и кошкой, розой и лилией - или между кошкой и лилией, собакой и розой..." [Ibid. S. 126], т. е. охватывают собой решительно все наследственные особенности организмов, в том числе даже организационные признаки разных царств природы (!).

Однако в последнем прижизненном издании того же труда [Johannsen, 1926] он высказывался по данному вопросу гораздо осторожнее и, имея в виду понятие гена, отмечал, что "более крупные различия между сильно отдаленными видами и родами интересуют учение о наследственности очень мало; напротив, бесчисленные мелкие различия между особями одного вида - вот, собственно, что составляет главный предмет учения о наследственности" [Ibid. S. 129]. В другой работе Иоганнсен с уверенностью заявлял, что известные нам генетические явления, такие, как мутации и комбинации, "едва ли могут представлять непосредственный интерес для понимания более общего хода эволюции" [цит. по: Philiptschenko, 1927. S. 93].

Особый интерес представляют взгляды на природу макроэволюции советского генетика Ю. А. Филипченко, впервые предложившего для разграниченных им уровней эволюционного процесса сами термины микро- и макроэволюция [Philiptschenko, 1927].

Ю. А. Филипченко был крупным генетиком, известным зоологом круга Заварзина, Догеля, Беклемишева, Любищева, а также историком эволюционного учения. Но он стоял несколько в стороне от магистрального направления развития генетики, так как не принял редуccionистской программы исследований школы Моргана. Основной предмет его интересов составляли количественные генетические признаки сельскохозяйственных животных и мягких пшениц, которыми в первую очередь определяются урожайность и громадное большинство хозяйственно важных признаков соответствующих пород и сортов. К тому же изучение количественных признаков импонировало Филипченко как последователю Бэра и близкому единомышленнику Берга тем, что в отличие от лабораторных мутаций эти признаки не позволяли упускать из виду организм как целое. К этой краткой характеристике стоит добавить, что Филипченко был антидарвинистом в стоял на позициях автогенеза.

Еще до публикации работ об изменчивости [Philiptschenko, 1927; Филипченко, 1927] в книге "Эволюционная идея в биологии" [1923; 2-е изд. 1926] Филипченко критиковал Дарвина за то, что тот

пытался распространить свою теорию на происхождение всех высших систематических единиц, и одновременно одобрительно отзывался о взглядах Виганда и Копа, которые настаивали на различном происхождении видовых и родовых (в широком смысле этого слова) признаков. Сам он считал, что известных в то время факторов эволюции для объяснения ее общего хода недостаточно. "Каким образом произошли характерные признаки родов, семейств, отрядов, классов и типов,- с уверенностью писал Филипченко,- этого мы совершенно не знаем, и вообще вся эта и притом наиболее важная сторона эволюционного процесса является для нас совершенно открытым вопросом, разрешение которого есть дело будущего" [Филипченко, 1977, С. 193]. О большом значении, которое придавал Филипченко этому вопросу, видно из следующего его соображения: если происхождение высших систематических единиц иное и мы могли бы ответить на вопрос, как же произошли в отличие от "видов" наши "роды", "то перед нами была бы новая теория эволюции" [Там же. С. 192]. Что касается такого "известного фактора эволюции", как мутационная изменчивость, то она, по убеждению Филипченко, способна порождать только формы не выше видового ранга. В работе "Изменчивость и изменение", изданной на немецком языке в Берлине [Philipschenko, 1927], и в третьем издании книги "Изменчивость и методы ее изучения" [1927] на русском языке, содержание заключительных разделов которых, посвященных проблеме макроэволюции, в значительной мере совпадает. Филипченко высказывается более определенно. Он резко разграничивает микро- и макроэволюцию, заявляя: "Мне кажется гораздо более правильным принять, что эволюция особенностей низших систематических единиц - одно, а эволюция родовых признаков - совсем другое. Первая может считаться в настоящее время более или менее разрешенной, и для ее объяснения процессы подбора, мутаций и комбинаций имеют очень большое значение. О второй мы пока ничего не знаем... скорее можно думать, что он (процесс эволюции.- В. Н.) протекал совершенно своеобразно, а потому считать, что мутациями, комбинациями и подбором можно объяснить всю эволюцию животного и растительного царств, нет решительно никаких оснований" [Филипченко, 1927. С. 283]. Филипченко поясняет, что все известное нам о причинах эволюционного процесса относится лишь к низшим систематическим единицам - линнеевским видам, жорданонам и биотипам. Что касается высших "родовых особенностей", то они не могли произойти путем простого суммирования видовых; иными словами, новый вид никак не смог бы стать в дальнейшем представителем нового рода, семейства и т. д. под влиянием тех же факторов, которые его породили.

Юрий Александрович Филипченко (1882-1930)

Лев Семенович Берг (1876-1950)

Как это ни странно, Филипченко считал, что макроэволюция находится вообще вне компетенции генетики, и ему даже представлялось, будто между "генетикой и теорией эволюции, которая

преимущественно рассматривает макроэволюцию", отсутствует "внутренняя взаимосвязь". При этом он со всей категоричностью заявлял, что "решение вопроса о факторах эволюции более высокого порядка, т. е. именуемых нами макроэволюцией, должно быть достигнуто независимо от достижений современной генетики. Было бы соблазнительно и в этом вопросе основываться на точных результатах генетики, но они, по нашему мнению, совершенно непригодны для достижения этой цели, поскольку вопрос о возникновении систематических единиц более высокого ранга находится целиком вне области, исследуемой генетикой" [Philipschenko, 1927. S. 94].

Основной аргумент в пользу самостоятельности факторов микро- и макроэволюции Филипченко видел в различиях видовых и родовых признаков, которых по крайней мере три. Родовые признаки по сравнению с видовыми в гораздо меньшей степени подвержены изменчивости, и вообще, чем выше ранг систематической единицы, тем слабее ее изменчивость. Рассматриваемые категории признаков различаются временем появления в индивидуальном развитии: все родовые особенности закладываются значительно раньше видовых. Носителями признаков линнеонов, жорданонов и биотипов являются гены, локализованные в хромосомах половых клеток. Что это справедливо и для особенностей родового характера, пока никем не доказано. Скорее всего, носителями родовых свойств являются "совсем особые зачатки". Все это побуждало Филипченко сделать заключение, что "роды" произошли иным путем, чем "виды".

Отсюда видно, что представления Филипченко о совершенно особой природе родовых признаков сродни соответствующим идеям Копа. Их можно соотнести также с учением Вавилова (1920) о постоянных признаках - "радикалах", не подверженных изменчивости по закону гомологических рядов. К числу таких радикалов Вавилов относил, например, число хромосом - признак, не способный изменяться постепенно.

Указанием на существование будто бы особых зачатков родовых признаков Филипченко не ограничился. Опираясь на некоторые данные механики развития, он пришел к выводу, что носители признаков систематических категорий выше видового уровня, подобно факторам, определяющим первые стадии развития яйца, заключены не в ядре, а в плазме половых клеток. При этом, по свидетельству самого Филипченко, он следовал за аналогичными взглядами, высказанными в свое время Бовери [1904], Конклином [1915], Лебом [1916], а ныне разделяемыми Веттштейном [1928] и Корренсом [1928].

Дмитрий Николаевич Соболев (1872-1949)

Рихард Гольдшмидт (1878-1958)

Ж. Леб [Loeb, 1915, Леб, 1926] считал, что развитие организма зависит вовсе не от менделевских факторов (генов). Исследования реакций иммунитета привели его к предположению что

наследственные родовые свойства детерминируются определенным составом белков, якобы отличным от их состава у других родов. Он писал: "Мы в праве усомниться в том, принимают ли участие в определении вида какие-нибудь составные части ядра. В таком случае менделирующие признаки... определяли бы индивидуальную расовую наследственность, но вовсе не наследственность рода или вида" [Леб, 1926. С. 54]. Леб добавляет, что хромосомы обуславливают образование только индивидуальных признаков.

В начале XX в. получило распространение представление, что наряду с генами ядерного аппарата существуют особые конституционные элементы и в плазме, которые также участвуют в хранении и передаче наследственности, но только по материнской линии. Впервые они были описаны в 1908 г. у растений К. Корренсом, назвавшим их совокупность плазмоном. По мнению Корренса, плазмон не следует представлять себе в виде мозаики каких-то отдельных единиц. Это нечто единое целое, часть идиоплазмы, лежащей вне ядра. Именно плазмоном обуславливаются основные процессы развития, на которые ядерные гены могут воздействовать лишь количественно.

В отличие от Корренса, Винклер [Winkler, 1924] и Веттштейн [Wettstein, 1928] представляли себе наследственную субстанцию плазмы в форме дискретных единиц, подобных ядерным генам, и называли их плазмонами или плазмогенами¹⁸.

Развивая идею о зависимости родовых признаков от плазмы, Филипченко всецело воспринял трактовку плазмона, данную Корренсом. По мнению Филипченко [1934], плазмон представляет собой единое целое, неразложимое на отдельные элементы. Это некая совокупность белков, характеризующая половые клетки организмов разной систематической принадлежности. Плазменные различия сводятся к различиям в наборе белков.

Изложенные соображения не были у Филипченко исключительно плодом его фантазии. В своих суждениях он опирался на собственные исследования по генетике мягких пшениц [Филипченко, 1934]. На примере развития представителей родов *Triticum*, *Monococcum*, *Aegilops*, *Secale*, *Hordeum* и ряда других он видел, что их родовые признаки, характеризующие форму колоса, выявляются с самого начала процесса развития и не менделируют, тогда как различия между видами одного рода обнаруживаются в самом конце развития колоса и менделируют.

Факт раннего появления в онтогенезе признаков высших таксонов не мог не навести Филипченко на мысль, что источник крупных эволюционных преобразований нужно искать в изменениях ранних стадий эмбрионального развития. Он, в частности, отмечал, что для того, чтобы могли возникнуть особенности нового класса, эмбриональные изменения должны были охватывать гораздо более ранние стадии индивидуального развития, чем в случае появления особенностей нового семейства. В этой связи Филипченко указывал, что идея Э. Жоффруа, Сент-Илера, Келликера и Седжвика об эволюции через изменение эмбриональных стадий принадлежит большое будущее. Она подходит главным образом для объяснения происхождения высших систематических единиц.

Особенно убедительным свидетельством в пользу такого взгляда Филипченко считал учение Северцова о филэмбриогенезах. Ему представлялось, что в основе модусов филэмбриогенезов, которые затрагивают ранние стадии развития, могут лежать изменения плазмонов. В будущем он не исключал возможности и прямого доказательства данного предположения. По этому поводу он писал, что если бы удалось опытным путем вызвать резкие изменения какой-либо основной стадии развития, то, быть может, мы получили бы неопровержимое подтверждение идеи, последовательно защищавшейся Жоффруа, Келликером и Северцовым [Филипченко, 1977. С. 199].

Мы уделили столь большое внимание взглядам Филипченко не столько потому, что ему принадлежит заслуга в понятийном разграничении эволюционного процесса на два уровня, сколько ради того, чтобы показать, насколько даже в 30-е годы XX в. многие генетики были склонны отгораживать глухой стеной свою науку как от макр.жз0-хэозволюции, так и от дарвинизма. А между тем годом раньше выхода книг Филипченко об изменчивости была опубликована знаменитая статья Четверикова [1926], положившая начало принципиально иному отношению генетики к дарвинизму - переходу от конфронтации к плодотворному с ним союзу. Филипченко, подобно Иоганнсену, Кено и Гийено, оказался в стороне от этого движения.

Вряд ли можно винить его в том, что он столь резко разграничивал эволюционные последствия деятельности ядерных генов и плазмы. В его время и еще многие годы спустя было распространено представление, будто ядро и плазма в своем влиянии на развитие совершенно не зависимы друг от друга. Считалось, что геном определяет мозаичность наследственной конституции организма, а плазма - его регуляционные свойства. Однако утверждение Филипченко о том, что генов, которые бы заведовали организационными особенностями на самых ранних стадиях индивидуального развития, не существует, так как эти особенности не менделируют, сразу оказалось устаревшим. В 1927-1929 гг. Девенпортом с соавторами были открыты гены дробления и в экспериментах на улитках с лево- и правозакрученными раковинами было показано, что они менделируют.

Само собой разумеется, что в 20-30-х годах, когда молекулярной генетики еще не существовало, не был сформулирован и основной догмат генетики о передаче наследственной информации только от ДНК к белку, но не наоборот. Биохимия также не располагала в то время надежными методами анализа состава белков. Лишь в сравнительно недавнее время было установлено что, за исключением немногих специфических белков, определяемых другими аллелями, тела всех организмов построены из структурно сходных белков. Поэтому до тех пор, пока не были сделаны эти открытия, представления, подобные гипотезе Филипченко о зависимости родовых признаков от различного набора белков в плазмонах разных организмов, еще могли какое-то время сохраняться в науке, оставаясь предметом умозрения.

Что касается начальных этапов онтогенеза, то, как свидетельствуют данные современной науки, развитие первых фаз дробления до прегастрюляционного периода у вторичноротых непосредственно

не зависит от генома клеток зародыша (оно может идти и в отсутствие ядра), а почти исключительно контролируется материнскими цитоплазматическими факторами и осуществляется в соответствии с материнской программой развития. Но с начала гастрюляции контроль онтогенеза переходит к геному зародыша. Следовательно, ни о какой автономии "родовых" признаков от генетических факторов и речи быть не может.

Другое дело - влияние цитоплазмы на морфологическую активность ядер зародыша и дифференциальную активность его генов, возможно и осуществляемое с помощью белков.

Исследования Гердона и других авторов конца 60 - начала 70-х годов полностью подтвердили справедливость давней гипотезы Моргана [Morgan, 1934; Морган, 1937] о взаимодействии ядра и протоплазмы в развитии.

Наконец, независимость дробления яйца от генетических факторов - только кажущееся явление. На самом деле биосинтез белков, обеспечивающих дробление, осуществляется за счет и-РНК, наработанной геномом ооцита в период его созревания и локализованной в цитоплазме [см., например: Дэвидсон, 1972; Корочкин, 1977]. Единственное ограничение состоит в том, что начальную программу развития обеспечивает один геном матери.

Из всего изложенного должно быть ясно, что представления Филипченко об особом источнике развития "родовых" признаков и их независимости от генетических факторов не выдерживают критики¹⁹.

Взгляды палеонтологов

Как было сказано в начале главы, в течение первых четырех десятилетий XX в. наибольшее распространение в палеонтологии получили ламаркистские, ортогенетические и филогеронтические (цикличность надвидовой эволюции) идеи, зачастую носившие финалистический характер. Особую популярность приобрели также сальтационистские представления.

Палеонтологам-идеалистам казалось, что весь обширный палеонтологический материал, включая филогенетические ряды ископаемых форм, описанные в XIX в., не могут найти объяснения на основе принципа отбора, а таких факторов, как мутации и изоляция, для осуществления крупных эволюционных шагов совершенно недостаточно. В противовес дарвиновским причинам эволюции они выдвигали по крайней мере три положения: об особых автономных силах прогрессивной эволюции, об их имманентности всему живому и о скачкообразном (эксплозивном) характере крупномасштабной эволюции, которые мы и рассмотрим на примере эволюционных представлений отдельных палеонтологов.

Ламаркистский "принцип совершенствования", якобы лежащий в основе прогрессивной эволюции, можно встретить в трудах таких исследователей, как Иекель, Кокен, Дакке, Бойрлен, Хюне, Дюбуа и

многих других. По сравнению с Нэгли они не внесли в его понимание ничего нового. Разве что Бойрлен стремился придать ему субъективно-волюнтаристское содержание. По его мнению, "усовершенствование типов" является результатом главным образом большей широты реакций на окружающие стимулы и "усиливающейся автономии, т. е. усиления автономного органического структурного принципа, вызванного "волей к самообразованию" ("Wille zur Eigengestaltung") "[Beurlen, 1937. S. 221-222]. Дюбуа [Dubois, 1930] видел проявление принципа автономного усовершенствования, независимого от селективных процессов, в явлении цефализации - увеличения размеров мозга в ряду позвоночных животных.

В теоретических рассуждениях палеонтологов-антидарвинистов доминирует представление о преимущественно внутренних и совершенно особых причинах надвидовой эволюции [Jaekel, 1902; Депере, 1915; Wedekind, 1927; Hennig, 1932; Broom, 1932, 1933; Dacque, 1935; Boule, Piveteau, 1935; Schindewolf, 1936; Beurlen, 1937; Huene, 1940]. Укреплению такого представления способствовали и некоторые эволюционные построения, создававшиеся морфологами-неонтологами и затем получившие распространение среди палеонтологов. В числе таких построений следует в первую очередь назвать номогенез Берга [1922], о котором речь пойдет ниже, и теорию ологенеза Роза [Rosa, 1931]. Согласно второй, эволюция как на уровне видообразования, так и выше этого уровня абсолютно не зависит от факторов внешней среды и в силу неравноценных делений зародышевой плазмы идет по дихотомически ветвящимся линиям. Благодаря этому самопроизвольному автономному процессу каждый вид время от времени расщепляется на два новых. В ходе дихотомических ветвлений одна из филогенетических ветвей, развивающаяся в более медленном темпе, дает более совершенные формы, соответствующие линии прогрессивной эволюции. Большинство палеонтологов, веривших в особые имманентные причины макроэволюции, видели главный аргумент в направленности развития филогенетических стволов. Так, выражая их общее мнение, Хенниг писал: "Никакие новые палеонтологические свидетельства не опровергнут твердого убеждения, что эти трансформации (крупномасштабные эволюционные преобразования.- В. Н.) совершаются в постоянном направлении, которое совершенно отлично, например, от преобразования земной поверхности... Следовательно, направленность эволюции определяют вовсе не наземные условия среды, а имманентные закономерности самой жизни" [Henning, 1932. S. 24].

Проследив эволюционное развитие наутилоидей от прямой раковины до спирально закрученной, Э. Дакке [Dake, 1915. С. 68] пришел к ошибочному заключению, что подобный ортогенез не мог совершиться путем отбора. Без отбора и точно таким же ортогенетическим путем шло, по мнению Дакке, развитие всех ископаемых групп. При этом Дакке добавляет, что может быть поэтому дарвинизм никогда (!) не имел действительно убежденных представителей в палеонтологии. Уже на исходе периода безраздельного господства дарвинофобии Шиндевольф категорично заявлял, что "ортогенез, неуклонно влекущий линии, однажды начавшись, есть установленный факт, но ни в коем

случае не какая-нибудь бездоказательная выдумка, которую легко отбросить" [Schindewolf, 1942. S. 379].

Представление о внутренних причинах макроэволюции получило яркое отражение в учении о цикличности развития филогенетических линий, или о филогеронтии. Суть этого учения состоит в утверждении, что любая систематическая группа, когда-либо существовавшая на Земле, проходит в своей жизни, подобно индивиду, стадии юности, зрелости, старости и в конце концов умирает, исчерпав свои внутренние силы [см. подробнее: Назаров, 1984]. Соответственно судьба каждой филогенетической ветви представляется как трехфазный филогенетический процесс исчерпания первоначальных потенций. Методологической основой учения служит полная аналогизация закономерностей онто- и филогенеза.

Доктрина цикличности зародилась еще задолго до Дарвина [Broschi, 1814], была возрождена на рубеже XX в., но широкое признание получила только с начала 30-х годов XX в. Она была принята во всех странах²⁰. В СССР ее энергично поддерживали и развивали Берг и Соболев.

По взглядам сторонников цикличности макроэволюции, старению и вымиранию групп предшествует прогрессирующая специализация, сопровождающаяся, в частности, увеличением общих размеров тела ("закон Депере") и переразвитием отдельных структур и органов (гипертелия, или гипергенез). Примеры подобной гипертелии, вроде соответствующих структур саблезубого тигра, торфяного оленя *Megaloceros* или стегозавра, широкоизвестны. По мнению ортогенетиков, они свидетельствуют против дарвинизма. Если бы теория Дарвина была верна, то структуры, ставшие вредными из-за чрезмерных размеров, должны были бы на основе отбора мутантов с более слабым их развитием постепенно редуцироваться. Но ничего подобного в действительности не происходило, и уродливые виды вымирали. Кроме того, якобы не известно ни одного потомка меньших размеров, которые происходили бы от гигантских предков.

На наш взгляд, подобная постановка вопроса неправомерна. Различные эксцессивные структуры и органы, отмеченные в филогенетической истории у некоторых животных, относятся как раз к разряду признаков макроэволюции, которая в отличие от микроэволюции необратима. Несмотря на могущество селективных процессов и достаточность материала, поставляемого мутационной изменчивостью, они зачастую не в состоянии изменить внутренние закономерности онтогенеза, поломать сложившуюся систему морфогенетических корреляций, которая в силу автономности развития может автоматически приводить и к формированию из поколения в поколение эксцессивных образований. Именно на эту сторону процесса индивидуального и исторического развития обратил внимание Шмальгаузен [1938], разработавший концепцию организма как целого. Иными словами, эволюцию морфологических структур трудно повернуть вспять. Следует принять во внимание и то обстоятельство, что в случаях гипертелии речь идет чаще всего о структурах, несущих пассивную функцию (рога, спинные роговые пластины и т. п.).

Но самое простое и убедительное объяснение дал этому явлению, по-видимому, Симпсон [1948]. В "переразвитии" структур (по Симпсону, в эффектах "эволюционного момента") естественный отбор, скорее всего, не принимает участия, поскольку такое переразвитие совершается у взрослых особей уже после того, как они перестают размножаться. В этом случае, как бы соответствующие структуры ни были вредны, элиминирующий механизм на эволюционной судьбе группы сказаться не может. В то же время Симпсон считал теоретически возможным, что в некоторых случаях отбор мог и поддерживать наследственные факторы, вредные для старых особей и ограничивающие продолжительность их жизни, поскольку тем самым достигалось полезное для вида ослабление внутривидовой борьбы. Добавим к этому, что если отбор и не был в состоянии "сломать" корреляции, ответственные за гипертелию, то он вполне мог сдвинуть соответствующую морфогенетическую реакцию на более поздние стадии онтогенеза.

Сказанное в равной мере может быть отнесено и к "закону" увеличения размеров тела в филогенезе, в поддержку которого накопилось достаточное количество фактов [см.: Diener, 1917; Dacque, 1935; Newell, 1949]. Однако в данном случае крупные размеры приносят животным гораздо больше пользы, чем вреда, и следовательно, им не может не благоприятствовать отбор. Б. Ренш [Rensch, 1960], например, в числе преимуществ, получаемых более крупными формами по сравнению с мелкими, указывает, что первые сильнее физически и потому более устойчивы в борьбе за существование, у них более экономичным становится обмен веществ, что связано с относительно меньшими потерями тепла, оказывается осуществимой и большая гистологическая дифференциация. Во всяком случае, как справедливо подчеркивает Ренш, нет никакой необходимости предполагать, что это правило "свидетельствует о существовании неизвестных автономных сил эволюции" [Rensch, 1960. P. 218]. Не лишне заметить к тому же, что увеличение размеров тела наблюдается далеко не во всех известных филогенетических рядах. Кроме того, надо иметь в виду, что многочисленные вымершие гигантские формы в большинстве случаев принадлежали к боковым эволюционным ветвям. С другой стороны, фактам вымирания узкоспециализированных форм можно противопоставить многочисленные случаи очень длительного существования достаточно специализированных групп животных. Такие простейшие, как радиолярии, фораминиферы, панцирные амебы, а из беспозвоночных кораллы, плеченогое *Lingula*, некоторые губки и брюхоногие моллюски дают пример персистентных форм, существующих с начала палеозоя.

Наконец, представления о неотвратимой гибели узкоспециализированных форм и в целом концепция цикличности макрофилогенеза вступают в противоречие с достоверно установленными фактами выхода из тупика специализации на магистральный путь прогрессивного развития.

Один из способов "омоложения" филогенетической ветви был открыт английскими эмбриологами У. Гарстангом [Garstang, 1922] и Р. де Биром [Beer, 1930] и описан под названием педоморфоза (это явление состоит в выпадении конечных стадий развития). В это же время Л. Болк [Bolk, 1926]

выступил с оригинальной теорией фетализации (или недоразвития), согласно которой "омоложение" осуществляется благодаря "всплыванию" в филогении ювенильных признаков предков. Широкую известность приобрела разработанная им на этой основе гипотеза происхождения черепа человека. Теория педоморфоза нашла в дальнейшем широкую поддержку среди биологов разных специальностей и получила обоснование на различном материале [Cloud, 1948; Hardy, 1954; de Beer, Swinton, 1958; Руженцев, 1940; Тахтаджян, 1959, 1970; Красилов, 1977; Северцов, 1981; и др.]. Иные пути преодоления специализации были позднее описаны многочисленными зарубежными [Amadon, 1943; Remane, 1952, 1956; Rensch, 1954, 1960; Майр, 1968] и советскими авторами. Исследуя пути эволюции олигомерных червей к иглокожим, Н. А. Ливанов [1955] показал, что к ароморфозу способны возвращаться даже формы, вступившие на путь дегенерации. Положение о смене узкой специализации (теломорфоза) алломорфозом, а затем и ароморфозом при выходе на сушу предков первых наземных позвоночных (рипидистий) убедительно обосновали И. И. Шмальгаузен [1964] и Э. И. Воробьева [1977]. Из всего сказанного можно сделать заключение, что доводы защитников идеи об особых внутренних причинах надвидовой эволюции по меньшей мере неубедительны.

Переходя к обзору взглядов о скачкообразном характере макроэволюции, следует прежде всего отметить, что они присущи очень многим палеонтологам, представляющим разные направления. Большинство из них в той или иной мере противопоставляют их дарвиновскому положению о непрерывности и постепенности эволюции.

Один из последователей Копа - А. Вудвард [Woodward, 1906], считая "силу батмизма" главным фактором эволюции, был убежден, что она действует прерывисто. Отсюда чередование быстрых прогрессивных шагов эволюции, отмеченных приобретением новых признаков радикального характера, с длительными периодами постоянства форм. Эта периодическая последовательность "импульсов", или "взрывов" энергии, дававших начало более высокой организации, свойственна, по Вудварду, не только классу рыб, ископаемые формы которых им были досконально изучены, но и всему органическому миру.

Уже упоминавшийся нами О. Иекель [Jaekel, 1902] также полагал, что крупные эволюционные преобразования совершаются исключительно благодаря внезапным скачкам большого масштаба, приходящимся на ранние стадии зародышевого развития, когда организм еще сохраняет большую долю пластичности. Подобный скачок, приводящий к глубоким морфологическим преобразованиям, Иекель назвал метакинезом [Ibid. S. 35].

Этот термин, однако, не прижился. Гораздо более долговечным оказалось понятие "анастрофы", предложенное И. Вальтером [Walter, 1908] для обозначения фазы быстрой трансформации органического типа. Вальтер отмечал, что анастрофы наблюдаются во всех систематических группах животных - от рода до класса - и появляются только по прошествии длительного времени, в течение

которого группы животных "живут в форме безразличных, с трудом характеризующихся прототипов, не обнаруживающих существенных изменений..." [Ibid. S. 551]. Аналогичные соображения развивал Р. Ведекинд [Wedekind, 1920].

В известной мере предвосхищая идеи Гарстанга и де Бира Иекель считал, что в основе образования крупных систематических подразделений лежит явление останковки развития (эпистаз) прерывающей нормальный онтогенез до достижения организмом дефинитивного состояния. С эпистазом он связывал отсутствие переходных форм между большими группами. В соответствии с этой гипотезой, новые таксоны возникают благодаря омоложению старых, причем последние обычно представляют собой единицы более высокого систематического ранга. Таким образом, эволюция идет как бы "сверху вниз".

В подобной трактовке макрофилогенеза нет ничего удивительного, если принять во внимание, что Иекель также был последователем Копа. Подобно Копу, он резко отделял видообразование, якобы характеризующееся исключительно внешними признаками, от процессов образования высших (от рода) таксонов, носящих, по Иекелю, строго ортогенетический характер.

В пользу взрывного характера возникновения новых филогенетических ветвей в той или иной форме высказались также Депере [1915], Хенниг [Henning, 1932], Дакке [Dacque, 1935], Бойрлен [Beurlen, 1937] и многие другие.

В 30-е годы на Западе получило известность учение А. Н. Северцова о главных направлениях эволюционного развития. Чтобы оттенить специфику ароморфоза как филогенетического преобразования, связанного с приобретением адаптации универсального значения и повышением общего уровня энергии жизнедеятельности, Северцов в ряде случаев довольно резко противопоставлял ароморфоз и идиоадаптацию, чем вызвал одобрительное отношение к своей теории со стороны Дакке, Бойрлена, а позднее и Шиндевольфа.

Учение об ароморфозе Дакке [Dacque, 1935] воспринял как конкретизацию своих представлений о возникновении новых организационных признаков путем "взрыва". Воспользовавшись терминологией Северцова, он писал, что после такого взрыва ароморфные признаки остаются долгое время почти неизменными. Утверждение Дакке о возникновении ароморфоза внезапно, подобно взрыву, нельзя рассматривать иначе как его собственный домысел, ибо ничего подобного Северцов нигде и никогда не писал.

Предметом домыслов со стороны указанных авторов явилось и происхождение ароморфных изменений. К сожалению, Северцов не уделил достаточного внимания каузальной стороне этого явления, ограничившись общими соображениями о детерминирующей роли естественного отбора. В этом пункте Дакке и Бойрлен, однако, разошлись с Северцовым кардинально. Ратуя за особые таинственные причины ароморфоза, Дакке заявлял, что они возникают "сами из себя" [Dacque, 1935,

S. 194]. Впрочем, здесь уместно заметить, что вообще этот палеонтолог допускал эволюцию только в пределах типа организации.

Позднее Шиндевольф [Schindewolf, 1950], приветствуя учение Северцова об ароморфозе и проводя параллель с собственным представлением о "перечеканках" типовой организации, сравнивал его с сальтационистскими идеями Геера и Келликера.

Косвенный довод в пользу скачкообразного характера макроэволюции палеонтологи-антидарвинисты видели в отсутствии переходных форм между типами и классами, о чем будет специально сказано в гл. 6 и 8.

Особняком среди рассматриваемых концепций стоит макроэволюционная доктрина немецкого палеонтолога Г. Штейнмана, ревностного последователя Ламарка. Защитой давно опровергнутых наукой положений она являет собой пример курьезного анахронизма.

В основу своего учения Штейнман [Steinmann, 1908] положил идею "персистентности рас". Подобно Ламарку, он считал, что виды не вымирают: все ветви животного и растительного мира, возникшие на заре развития жизни, сохранились и поныне. В ходе их параллельного развития организмы одного отряда или класса переходят в другой отряд или класс. Переход осуществляется не скачками, а мелкими незаметными шагами и растягивается на длительное геологическое время. Постулируя такой тип эволюции Штейнман сам указывает, что провозглашает "ортогенез в высшей степени, далеко превосходящий то, что под этим понимала Эймер и американские ламаркисты... Это ортогенез самого Ламарка" [Ibid. S. 256]. Таким образом, Штейнман признает только один путь эволюции - через Ваагеновы мутации, охватывающие огромное число особей и совершающиеся во всех филогенетических линиях в одном и том же направлении (параллелизм).

Штейнман отмечал, что его доктрина не совместима с учением Дарвина о естественном отборе, равно как и с его принципами дивергенции и монофилии. Основными движущими силами эволюционного развития он признает совокупность геологических и климатических факторов, а также взаимовлияние организмов.

Большинство палеонтологов, стоявших на позициях ортогенеза или трактовавших надвидовую эволюцию финалистически мало интересовались ее формами. Многие, видимо, молчаливо признавали главным способом макрогенеза Ваагеновы мутации - то, что примерно теперь называют филетической эволюцией или филетическим видообразованием. Депере был в числе немногих кто занялся разработкой этого вопроса специально.

Депере [1915] исходил из представлений об образовании новых видов путем как медленных и постепенных изменений, так и изменений внезапных, скачкообразных. Первый тип объясняет возникновение Ваагеновых мутаций. Если сравнивать эти мутации, принадлежащие соседним или близким друг к другу ярусам то окажется, что они связаны между собой почти нечувствительными переходами. Но если сравнивать крайние типы одной и той же ветви, то выявятся различия,

достаточные иногда для топ чтобы разделить не только виды, но даже вполне сформировавшиеся роды. Но тут же в качестве очень важного момента Депере отмечает, что путем такой медленной "прямой эволюции кажущейся "самым нормальным и наиболее обычным процессом палеонтологического развития", никогда не возникают столь значительные отклонения, которые можно было бы отнести к различным семействам [Там же. С. 213, 214]. Все развитие совершается в силу внутренних причин, независимо от среды.

Путь образования высших подразделений системы, начиная с семейств, по Депере, иной. Он связан с более быстрыми превращениями, возникающими на основе "боковой изменчивости", которая имеет "коренное различие" с "прямым... нормальным развитием" [Там же. С. 212]. В другом месте Депере связывает дифференциацию на отряды, классы и типы с бифуркацией ветвей одного и того же семейства [Там же. С. 214]. Из этих высказываний становится совершенно ясным, что под вторым способом формообразования Депере понимал тот, что теперь именуется видообразовательной, или кладистической, эволюцией и которому придается такое значение в современных моделях макроэволюции.

Новые ветви, отделяющиеся от более древних при втором способе эволюции, могут возникать либо путем географической изоляции (процесс довольно медленный), либо путем взрыва, пример которого дает по де Фризу, внезапное образование видов, (путь более быстрый, но, по замечанию Депере, менее доказательный).

Любопытно, что, подобно современным "пунктуалистам", Депере считал, что периоды кризиса, связанного с быстрым видообразованием, чередуются с периодами относительного покоя (или более слабой изменчивости). Правда, во время "покоя" филогенетическая ветвь "медленно и правильно" проходит нормальные стадии своего развития. Иными словами, она развивается по первому способу эволюции - самопроизвольно, независимо от воздействий внешней среды.

Макроэволюционные идеи Л. С. Берга и Д. Н. Соболева

Представления Л. С. Берга о прогрессивной эволюции и возникновении таксонов надвидового ранга составляют неотъемлемую, а возможно даже правильнее будет сказать, важнейшую часть его трудов по теории эволюции, опубликованных в первой половине 20-х годов. Главный из этих трудов - "Номогенез, или эволюция на основе закономерностей" [1922] - был издан в 1926 г. в Лондоне и в целом благожелательно встречен западными палеонтологами [Osborn, 1929; Schindewolf, 1936]. Это и неудивительно: ведь она подводила под их взгляды фундамент "закона". Это с одной стороны, а с другой - она импонировала им тем, что оказалась логично и мастерски поданным собранием возражений против дарвинизма. Именно в этих двух моментах источник того влияния, которое имела на Западе эта в целом совершенно не оригинальная и не очень новая концепция.

В СССР книга Берга натолкнулась почти на единодушную оппозицию. В части, касающейся факторов макроэволюции, обрушившаяся на нее критика была в значительной мере заслуженной²¹. К. М. Завадский справедливо назвал работы Берга "запоздалым проявлением кризиса эволюционной теории" [Завадский, 1973. С. 348].

В центре внимания Берга находится прогрессивная эволюция, связанная, по его определению, лишь со случаями "истинного новообразования". Что касается явлений эволюционного регресса и специализации, то их он практически не касается.

Основным законом прогрессивной эволюции выступает у Берга "автономический ортогенез" - имманентное свойство живой природы производить независимо от внешней среды "все более и более совершенные формы" [Берг, 1977. С. 48, 160]. Постулируя наличие у организмов такого целенаправленного внутреннего свойства, Берг, однако, умалчивает, что нечто совершенно аналогичное, только названное иными словами, было в свое время провозглашено Ламарком, Бэром и Негели и стало источником телеологичности их эволюционных концепций.

Берг честно признает, что о причинах прогресса нам ничего не известно. Зато о способах его осуществления он пишет с полной определенностью, опираясь на ряд известных априорных постулатов. "Есть признаки,- утверждает Берг и выделяет этот вывод курсивом,- 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" [Там же. С. 182]. В другом месте Берг отмечает, что такие признаки часто "образуются в определенном направлении, в силу внутренних конституционных причин, независимо от пользы..., а иногда - даже во вред организму" [Там же. С. 179]. Соответственно он принимал теорию преадаптации, включая это явление в характеристику запрограммированности эволюционного развития целых филогенетических линий. Положение об автономическом ортогенезе и преадаптивном возникновении признаков Берг обосновывает ссылками на преобладание в эволюции явлений параллелизмов и конвергенции и иллюстрирует их искусно подобранными примерами, относящимися как к животному, так и к растительному миру.

Не ограничиваясь рассмотрением механизма преобразования морфологических признаков, Берг ищет источник этих преобразований на более глубоком уровне и находит его в изменении пространственной структуры белков, их "стереохимических свойствах", "понуждающих формы изменяться в определенном направлении" [Там же. С. 92]. Стало быть, в химическом строении протоплазмы заложен, по Бергу, весь прогресс органического мира.

Как же представлял себе Берг механизм возникновения новых признаков, а вместе с ними - новых видов и более высоких таксонов?

Во всех случаях это процесс, одновременно охватывающий всех особей данного вида и сразу на громадной территории (на всем ареале). При его описании Берг пользуется такими эпитетами, как "эпидемический", "массовый", "стихийный", и многократно возвращается к этому вопросу.

Тезис о массовом характере преобразования вида Берг настойчиво противопоставляет положению Дарвина о действии естественного отбора на индивидуальную изменчивость и преимущественное сохранение первоначально небольшого числа изменившихся индивидов. Согласно одному из постулатов Берга, изменчивость, лежащая в основе образования новых признаков, никогда не бывает случайной. Она всегда возникает закономерно, т. е. в нужное время, и направлена в сторону, полезную для ее обладателей. В этом, по Бергу, "и заключается вся соль вопроса об эволюции: получается ли полезное случайно или закономерно" [Там же. С. 180]. К этому мы можем добавить, что в полном отрицании случайности и, напротив, утверждении строгой закономерности в эволюции как раз и состоит идейное ядро теории номогенеза Берга, не отличающееся, следовательно, особой диалектичностью. Но коль скоро изменчивость закономерна и направлена, эволюционная роль естественного отбора полностью отпадает.

Массовое преобразование форм, связанное с возникновением новых признаков, осуществляется двумя путями: под влиянием географического ландшафта (хорономические причины) и под действием автономических процессов. В первом случае новые формы возникают в результате географической изоляции части популяции, испытывающей "принудительное" превращение, во втором - в силу изменений в химических свойствах организменных белков, не зависящих от внешней среды. "Результат эволюции,- писал Берг,- и есть некая средняя равнодействующая от влияний, с одной стороны, автономических, с другой - географических..." [Там же. С. 134].

Влияние географического ландшафта по сравнению с действием автономических причин намного скромнее по результатам. С ним связано образование подвидов ("географических вариантов"), наций и викарирующих видов. О возникновении таким путем самостоятельных видов Берг говорит гораздо реже. Его внимание сосредоточено главным образом на процессах автономических, приводящих к образованию настоящих видов и более высоких систематических категорий.

По мнению Берга, действие этих процессов проявляется в мутациях Ваагена, т. е. тех изменениях во времени, которые выявляются при переходе от одного геологического горизонта к другому. При этом новые виды образуются путем замещения (субституции) старых, материнских, на основе "массового преобразования" громадного количества особей. Берг отмечает, что "массовое преобразование есть явление геологического порядка: оно связано с изменением фауны данного горизонта и происходит в известные промежутки времени, чтобы затем опять на долгое время прекратиться.

Это и есть путь прогрессивной эволюции (курсив наш.- В. Н.). Как видим, процесс этот совершается вовсе не путем дивергенции, как рисовал себе Дарвин, а путем массового преобразования" [Там же. С. 317].

Благодаря охвату массы индивидов новыми признаками или комплексом признаков только и может происходить наследственное закрепление новообразования (мутации Ваагена), ибо отдельные носители новых признаков отсекаются естественным отбором, охраняющим норму. Каков же масштаб этого новообразования? По мнению Берга, оно представляет собой "резкий и заметный шаг вперед в морфологическом отношении: это может быть образование плаценты, конечности типа пятипалой, конечности типа летающей, появление гетеростилии, семени, двуполого цветка и т. п." [Там же. С. 329].

Прогрессивные изменения начинаются впервые в молодом возрасте или в эмбриональном состоянии. Отметим и еще одну характеристику временных морфологических преобразований: "То, что Вааген называет мутацией, есть результат, по-видимому, одних внутренних (автономических причин)" [Там же. С. 300].

Таким путем возникают, по Бергу, новые роды, отряды и даже классы. Резюмируя свои соображения на этот счет, он констатирует, что "способ образования высших таксономических единиц совершенно таков же, что и низших. И те, и другие получаются мутационным путем (в смысле Ваагена), сразу, путем массового преобразования особей" [Там же. С. 330].

В свете всего сказанного эту мысль Берга следует понимать так: через мутации Ваагена (т. е. филетическим путем) могут возникать формы всех рангов - от подвидов до классов; с помощью географической изоляции (т. е. путем расщепления) образуются как максимум викарирующие виды. В соответствии с исключительной ролью мутаций Ваагена в осуществлении эволюции Берг считает, что "решающее слово в вопросе о ходе и причинах эволюции принадлежит палеонтологии" [Там же. С. 135].

В противоположность мутациям Ваагена мутации де Фриза не имеют, по мнению Берга, никакого видообразовательного и вообще эволюционного значения, ибо они очень редки (появляются у единичного числа экземпляров)²² и мутанты обычно образуются путем утраты генов. На подобных мутациях основывать прогрессивную эволюцию невозможно.

Что касается характера преобразования одних форм в другие то оно идет "периодически, скачками". Есть эпохи, пишет Берг, когда творческая сила природы дает калейдоскоп органических форм, а есть времена, когда эта сила как бы дремлет. Внешнее выражение этого мы видим в самом делении геологической истории на эры, периоды, эпохи и т. д. Внезапное появление видов предполагает отсутствие переходов между ними, которое "и есть следствие образования видов путем мутации" (Ваагена). Если проследить последовательность родственных родов и видов, замещающих друг друга исторически, то, как бы ни были полны палеонтологические данные, история всегда оказывается прерванной. Берг склонен считать скачкообразность законом прогрессивного эволюционного развития и придать известному афоризму Лейбница противоположное значение: "природа делает скачки" [Там же. 301].

Не были большой неожиданностью и представления Берга о судьбе внутривидовых подразделений. В противоположность Дарвину и предворяя современные представления, он полагал, что низшие внутривидовые единицы никогда не могут дорасти до вида (и более высоких таксонов) в результате дивергенции, а наоборот, виды, возникнув сразу, скачком, разлагаются ("диспергируют") на подвиды и более мелкие подразделения. В этом вопросе Берг целиком солидаризируется с английским ботаником Дж. Уиллисом [Willis, 1922], который утверждал, что вид только после своего образования расщепляется на "микровиды", но сам отнюдь не является продуктом накопления микроразличий. В современную нам эпоху, отмечал Берг, вполне можно наблюдать разложение сборного (линнеевского) вида на его составные элементы. "Но никто еще не видел обратного процесса - превращение расы в вид путем подбора", и никак нельзя думать, чтобы такой процесс, хотя бы путем медленного накопления мелких и незаметных случайных отличий, мог происходить [Там же. С. 315]. Следовательно, по Бергу, сначала образуется вид, а уж потом происходит его расщепление на соответствующие внутренние составные части. В обратную сторону процесс не идет. Наконец, главным путем прогрессивной эволюции Берг провозгласил конвергенцию и соответственно изначальную полифилию, в которых видел одно из лучших опровержений селекционизма. Он многократно противопоставлял их дарвиновской дивергенции и принципу монофилии.

Без особой натяжки можно сказать, что номогенез Берга - концепция по преимуществу макроэволюционная и сальтационистская. Разделяя общую оценку этой концепции как телеологической, как "сводки многих положений недарвиновских учений прошлого века", данную К. М. Завадским и А. Б. Георгиевским [1977. С. 30], мы в то же время хотели бы отметить, что отдельные стороны номогенеза Берга нуждаются в переоценке. Берг подметил прерывистость и скачкообразность видообразования и макроэволюции, которые в наши дни получают все более широкое обоснование, но в соответствии с основными идеями своей концепции слишком преувеличивал фактор массовых однонаправленных изменений. Приходится признать, что, вопреки стремлению Берга к широкой фактической доказательности выдвигаемых положений, описанный им способ видообразования посредством массовой трансформации форм в ходе геологических (Ваагеновых) мутаций и преобразующего влияния ландшафта им не столько изучался, сколько постулировался.

Эволюционной концепции Берга близки взгляды Д. Н. Соболева. Подобно Бергу, он признавал существование закона "автономического ортогенеза" как выражение автономного и имманентного живым организмом свойства изменяться во времени. Этот закон, как и у Берга, не зависит ни от отбора, ни от прямого действия среды [Соболев, 1924. С. 176]. Более глубокой основой данного закона является, по мнению Соболева, "органический рост" Копа - "стремление к большему

усложнению организации, к более совершенному образованию формы" [Там же]. В подобных взглядах Соболев опирается также на учение Ламарка о градациях.

Филогенетические превращения, ведущие к возникновению высших таксонов, осуществляются, по Соболеву, преимущественно сальтационным путем. Порождаемую сальтациями прерывность эволюции Соболев даже провозглашает законом биогенеза. В развитии ветви всегда бывают критические моменты, когда сальтации появляются не единично, а приобретают характер эпидемии, сразу захватывая более или менее значительные группы организмов. Это положение Соболев стремится подробно обосновать на верхнедевонских гониатитах и климениях.

Опираясь на данные де Фриза и других генетиков, Соболев указывает, будто возникновение сальтации обычно сводят к утрате наследственного фактора, а потому полагает, что они, по-видимому, чаще носят регрессивный характер.

Соболев не игнорировал адаптивных аспектов эволюции и не отрывал прогресс и регресс от приспособления в столь явной форме, как, скажем, Нэгели. Однако он утверждал, что закон автономического ортогенеза осуществляет не приспособление к среде, а усложнение (прогресс) или упрощение (регресс) организации - независимо от внешних воздействий.

Существенным моментом теории "биогенеза" Соболева, как и концепции номогенеза Берга, было представление о том, что макроэволюционные превращения испытывают не взрослые, а молодые формы. Точнее сказать, последние уже при своем рождении оказываются наделенными всеми теми отличиями (или их зачатками), которыми они будут различаться от родителей. К этому Соболев добавлял, что, "подобно индивидуумам, и высшие органические единицы, очевидно, также рождаются, они возникают благодаря более или менее глубокому превращению или филогенетическому метаморфозу" [Там же, С. 171]. Любопытна и вскользь оброненная фраза, что почву для сальтационистских филогенетических превращений, "по-видимому, всегда подготовляло обратное развитие или моложение"²³ [Там же. С. 164].

* * *

Подводя итог сказанному, остановимся на наиболее существенных моментах, характерных для рассматриваемого периода.

На фоне общей разобщенности новых экспериментальных направлений исследований и старых описательных эволюционно-морфологических дисциплин особенно разительным представлялся разрыв, существовавший между столь далекими друг от друга науками, как палеонтология и генетика. А между тем каждая из них претендовала на решение проблемы движущих сил макрофилогенеза и эволюции в целом своими собственными методами.

Начиная с 1900-х годов палеонтология (особенно на Западе), до недавнего времени в известной мере служившая опорой теории Дарвина, на четыре с лишним десятилетия становится оплотом антидарвинизма. Господствующее место занимают в ней идеи о внутренних автономных силах крупномасштабной (и особенно прогрессивной) эволюции, имманентных всему живому, и независимости последней от факторов среды и естественного отбора. Широкое распространение получает представление о скачкообразном (эксплозивном) характере эволюционных превращений и возникновения новых таксонов. Укрепляющийся в палеонтологии (а также в значительной мере и в генетике) сальтационизм провозглашает своим идейным лозунгом "перевернутый" афоризм Лейбница, который имеет теперь противоположный смысл: "природа делает скачки".

В рамках сальтационистской трактовки внутривидовой и надвидовой эволюции особенно популярным становится представление о чередовании периодов относительного эволюционного покоя и быстрого формообразования. Оно получает признание в генетике (де Фриз), а в палеонтологии становится даже доминирующим.

Положение о внутренних, имманентных живому силах макрофилогенеза обретает к концу периода законченное выражение в доктрине цикличности развития филогенетических линий.

Преобладающим, а в некоторых концепциях даже единственным (Штейнман, Берг) путем крупномасштабной эволюции признаются геологические (Ваагеновы) мутации, которые согласно современным представлениям могут рассматриваться как проявление филетической эволюции. Одновременно в работах отдельных исследователей (Депере, де Фриз) формируется понятие о сальтационном возникновении новых таксонов на основе "боковой изменчивости", приводящей к расщеплению главного ствола.

Этот второй путь формообразования предвосхищает нынешнюю концепцию видообразовательной, или кладистической эволюции.

С палеонтологами-автогенетиками солидаризовался Берг, принимающий, что совершенствование организации и образование новых таксонов от вида до класса осуществляются на основе автономического ортогенеза. Берг постулирует непосредственное превращение одного вида в другой и их выход на уровень более высоких систематических категорий на основе массового и одновременного преобразования особей на всей территории ареала. В то же время он категорически отвергает возможность видообразования "снизу" -через "доращение" внутривидовых подразделений путем прогрессирующей дивергенции и изоляции.

В пользу существования особых причин и механизмов надвидовой эволюции высказался ряд генетиков. Филипченко резко разграничил не только сами понятия микро- и макроэволюции, но и определяющие их факторы. Согласно его убеждениям, мутации и отбор позволяют объяснить эволюцию лишь в пределах вида; причины же макроэволюции науке абсолютно неизвестны, но они навсегда останутся вне компетенции генетики. Вслед за Лебом и Корренсом он полагал, что носители

родовых признаков заключены в плазме половых клеток и имеют своим источником различия в составе плазменных белков. В условиях, когда надежных методов анализа белков еще не существовало, подобное представление оставалось чисто умозрительным. Его было невозможно ни подтвердить, ни опровергнуть. Точно так же, до решающих открытий молекулярной генетики и установления закономерностей взаимодействия ядра и цитоплазмы в развитии невозможно было доказать ошибочность тезиса об автономии "родовых" признаков от генетических факторов. Некоторые генетики (Кено, Гийено), резко разобщая внутривидовую и надвидовую эволюцию, изображали последнюю как финалистический процесс, эквивалентный сознанию и психике. Пытаясь представить себе возможный механизм его осуществления, Кено вводит гипотетическое понятие о чудодейственном системном эффекте одной мутации большой амплитуды, которому будет суждена большая жизнь.

4

Глава

ЭКТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ ЭТАПНОСТИ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ XX в.

Среди разнообразных эктогенетических концепций эволюции выделяется довольно четко очерченная группа гипотез, в которых утверждается, что все основные революционные события в эволюции жизни, вплоть до смен фаун и флор, вызывались геологическими переворотами, крупными изменениями физико-географических условий или космическими причинами. Обе категории явлений хронологически сопряжены и, коль скоро изменение условий на поверхности Земли подчинены определенному ритму, преобразования биоты также носят периодический (циклический) характер. Гипотезы, которые будут рассмотрены ниже, касаются исключительно мегаэволюции (в понимании Симпсона), или арогенной эволюции, выражающейся в появлении новых типов организации и сопутствующего ей вымирания прежних групп. Речь пойдет о наиболее крупных биологических революциях, отделенных друг от друга десятками и сотнями миллионов лет.

Отличительной чертой всех эктогенетических гипотез сопряженной эволюции служит представление, будто в истории Земли длительные периоды (их именуют эпейрогеническими), в течение которых изменения земной коры и физических условий на поверхности земного шара происходили медленно и постепенно, чередовались с краткими периодами резких геологических преобразований (их называют орогенными фазами). В эти краткие периоды только и должно было происходить формирование арогенных групп организмов.

Отметим сразу, что идея сопряженности тектонических фаз и эволюционных преобразований крупного масштаба была абсолютно чужда системе взглядов как Лайеля, так и Дарвина,

выдвинувших и всесторонне обосновавших представление о плавности и медленности геологических и биологических преобразований на основе обычных причин, действующих и поныне (принцип актуализма). Идея сопряженности родилась в геологии и отчасти в той области знания, которая входит теперь в компетенцию геофизики. Произошло это в самом конце XIX в. и имело своей отправной точкой учение Кювье. В крайних вариантах концепция "сопряженной эволюции" представляет собой одно из течений неокатастрофизма, и здесь уместно добавить, что она питалась в значительной мере теми же источниками. Последние же были связаны с разработкой таких проблем, как причины неполноты палеонтологической летописи, неравномерность темпов эволюции, внезапное появление и исчезновение обширных групп животных и растений на рубежах геологических эр и периодов. Следует также иметь в виду, что все эти проблемы обсуждались в условиях острого кризиса дарвинизма.

Если в наши дни идея катастроф не только не отброшена, но, кажется, завоевывает все большее признание, то в первой половине XX в. она занимала в палеонтологии и биостратиграфии господствующее положение. Теория Дарвина, напротив, утратила в этих науках всякое влияние. Одной из специальных причин появления "сопряженных" гипотез послужило, как нам представляется, то обстоятельство, что идея этапности или периодичности в развитии органического мира получила опору в разработанной геологами геохронологической шкале времени, принятой для периодизации геологической истории фанерозоя. А эта шкала, как известно, сама основана, в частности (или даже по преимуществу), на палеонтологическом методе. Получилась любопытная ситуация. Факты, добытые в одной области знания (в палеонтологии), послужили для разработки основополагающего принципа периодизации в другой (исторической геологии), а сложившись в ней в целостную концепцию, стали навязывать ее первой независимо или вопреки эмпирическим данным. При этом изрядная часть специалистов молчаливо воспользовалась неправомочным приемом. Развивая гипотезу этапности жизни и ее сопряженности с крупными геологическими переворотами, многие палеонтологи стали ошибочно полагать, что в основе исторического преобразования основных подразделений органического мира (а то и биоты в целом) лежат те же хронологические закономерности, которые определяют смену форм, служащих руководящими ископаемыми в биостратиграфии. А между тем очевидно, что надежность биостратиграфических границ, установленных по немногим ископаемым видам, ни в коей мере не умаляется тем, что их смена не будет синхронизирована с развитием каких бы то ни было других групп. Но палеонтологи думали иначе, видимо, считая, что биостратиграфические границы должны быть чуть ли не универсальными.

Первые гипотезы сопряженной эволюции

Одна из первых гипотез сопряженной эволюции принадлежит профессору Варшавского университета В. П. Амалицкому [1896]. Он с полной определенностью утверждал, что в течение большей части геологических периодов эволюция организмов протекала сравнительно спокойно, на границах же периодов и особенно эр в течение относительно коротких промежутков времени происходила коренная смена населения Земли: Первопричиной такой смены являлись громадные колебания земной коры, порождавшие интенсивные горообразовательные процессы. Самые грандиозные геологические события происходили в конце палеозоя и на рубеже мезозоя и третичного периода, когда на Земле поднимались высочайшие горные цепи, соединялись и разъединялись первичные материки, изменялись размеры и очертания океанов. В эти переломные моменты истории Земли темпы биологической эволюции резко возрастали.

Проанализировав самые общие факты геологической истории, которыми располагала тогда наука, Амалицкий пришел к выводу, что "главные моменты в развитии органического мира, на основании которых земную кору делят на группы и системы, а соответственно сему историю земли - на эры и периоды, совпадают с главными моментами в развитии лика Земли" [Амалицкий, 1896. С. 26]. И далее, конкретизируя эту мысль, Амалицкий добавляет, что энергичные горообразовательные процессы, приходящиеся на конец палеозоя и в особенности на начало кайнозоя, "находят себе аналогию в разграничении и последовательном увеличении по степени интенсивности эволюции - палеозойской, мезозойской и кайнозойской" [Там же. С. 27]. Смена "организованных миров" имела место и на протяжении самих эр. Так, в палеозое их было пять, в мезозое - три.

Гипотеза Амалицкого была по своему содержанию достаточно умеренной. Так, он считал, что вымирание больших групп организмов происходило вовсе не всегда под действием катастрофических изменений в окружающих условиях: оно никогда не достигало общепланетарных масштабов, поскольку никогда не было универсальных катастроф. Более того, вымирание даже чаще носило последовательный и постепенный характер. Амалицкий придерживался также взгляда, что периоды, не находящиеся на границах эр, связаны "переходами", а неизвестные пока переходы будут со временем найдены. Не порывая с принципом униформизма, Амалицкий считал, что прежние и ныне действующие факторы различаются только по степени напряженности.

С аналогичной идеей стадийности (периодичности) в развитии разных групп животных, соответствующей определенным эпохам истории Земли, одновременно с Амалицким выступил А. Годри [1896].

В первой четверти XX в. гипотеза периодичности эволюции окончательно окрепла, можно сказать, приобрела даже хрестоматийный характер и завоевала признание в Европе, США и СССР. В разных ее вариантах первопричиной преобразований органического мира признаются то непосредственно сами тектонические процессы, то вызываемые ими перемещения материков и океанов, то изменения климата, сказывающиеся на комплексе эколого-географических условий.

Так, У. Мэттью [Matthew, 1915] развивал представление, согласно которому в истории Земли происходило правильное чередование эпох нивелировки рельефа, обширных трансгрессий, теплого и влажного климата с эпохами горообразования и общего поднятия континентов, регрессий, холодного и засушливого климата. В условиях первых возникают новые типы организмов, возрастает общее систематическое разнообразие, осваиваются новые местообитания с новыми источниками пищи. В условиях вторых одни органические формы продолжают расширять зону жизни, повышая свою активность, другие клонятся к упадку и сходят со сцены.

Идею периодической активизации и ослабления тектонических движений земной коры как непосредственную причину пульсационного характера биологической эволюции развивали А. Грабау (1913, 1924), Дж. Баррел (1917), Э. Ог (1921), Зондер (1922), Ч. Шухерт (1924), Г. Штилле (1924), Дж. Джоли (1929). Особой популярностью пользовались теория "геологических революций" Г. Штилле и пульсационная гипотеза А. Грабау.

Согласно первой [Stille, 1924], в период интенсивного горообразования происходит гибель зачастую огромных групп животных, а вслед за бурной эпохой орогенеза всегда наблюдалось появление новых, более высоко организованных форм, словно бури и катастрофы, сокрушая все живое, разбрасывали по земле зародышей и возбуждали новые силы для появления и расцвета более сложной жизни. Согласно гипотезе Грабау [Grabau, 1913, 1924], смена флор и фаун обусловлена периодическими трансгрессиями и регрессиями, вызывавшимися подъемами и опусканиями морского дна и охватывавшими весь земной шар, а также изменениями климата, происходившими в результате дрейфа континентов.

По мнению Ога [Haug, 1921] и Зондера [Bonder, 1922], в истории Земли было четыре глобальных революции и каждый геологический цикл имел продолжительность от 200 до 300 млн. лет; по Баррелу и Шухерту, таких революций было пять, а по Джоли - шесть или семь. Соответственно Джоли считает, что продолжительность одного цикла составляла порядка 160-240 млн. лет [Джоли, 1929. С. 144].

Сущность гипотез циклической эволюции и одновременно всю глубину непонимания специфически биологической природы ее движущих сил ясно выразил один из советских исследователей теории катастроф, который писал, что "история Земли и жизни на ней связывается в одно неразрывное целое, подчиненное работе одних и тех же механизмов. За долгие годы покоя в недрах Земли происходит медленное накопление механической и химической энергии. Она, наконец, выражается катастрофическими потрясениями, приводящими за собой резкую смену одних жизненных форм другими" [Кузнецов, 1930. С. 45].

Что можно сказать по поводу всех этих гипотез? Та или иная периодичность геологических событий - закономерность твердо установленная. Бесспорно также, что процессы горообразования, вулканическая деятельность, изменения в ритме вращения Земли, перемещения материков, крупные

трансгрессии и регрессии, вызывавшиеся поднятиями и опусканиями дна океана, изменения рельефа суши и климата не могли не воздействовать на органический мир и характер его эволюции. В каждом конкретном случае они изменяли вектор и интенсивность естественного отбора, открывая перед одними группами организмов перспективы расширения зоны жизни, перед другими - ее сужение и в конечном счете гибели. Но ни в одном случае они не могли быть непосредственной причиной крупномасштабных эволюционных преобразований, как это утверждают авторы "сопряженных" гипотез. Тем более не могут быть такой причиной один или два-три из указанных факторов, в каких бы масштабах и сколь внезапно они бы ни действовали. Допущение ведущей роли абиогенных факторов в арогенной эволюции означает отрицание фундаментального принципа самодвижения живой материи, оно идет вразрез с данными всей современной биологии.

Коренной недостаток "сопряженных" гипотез состоит в том, что их авторы рассматривали действие геологических агентов в отрыве от общебиологических факторов эволюции. Последние в большинстве случаев их просто не интересовали, поскольку по сути своих гипотез они должны были допускать возможность прямого формообразующего действия абиотических условий среды.

Есть еще одно обстоятельство, более частного порядка, позволяющее отвергнуть непосредственную детерминирующую роль геологических событий. По данным современной науки, ни одно из них не захватывало всей поверхности земного шара, и, следовательно, они не могут быть ответственны за истребление больших групп животных и растений, имевших всесветное распространение. В лучшем случае с их помощью можно объяснить гибель органического населения в определенных ограниченных частях земного шара, никак не грозящую полным вымиранием ввиду сохранения тех или иных форм в других частях планеты. В самом деле, можно ли с помощью орогенеза, явлений диастрофизма или изменения положения океанов и материков объяснить вымирание таких обширных групп, имевших общепланетарное распространение и в последствии нацело исчезнувших, как аммониты, белемениты, трилобиты, остракоиды, табуляты, граптолиты, четырехлучевые кораллы или отряды мезозойских ящеров? Подчинение судьбы этих групп животных всецело событиям геологической истории означало бы насилие над фактами.

Если в результате геологических катастроф целиком вымирали самые многочисленные и процветавшие группы, то уместно поставить вопрос, почему прочим группам удавалось избежать этой участи? Где могли они продержаться в неблагоприятные периоды и благодаря чему вообще жизнь не только не прерывалась, но вскоре делала крупные шаги по пути прогресса? Ответа на эти вопросы в трудах сторонников "сопряженной" эволюции мы не находим. Он и не может быть дан помимо анализа биологических факторов эволюции.

В качестве курьезного примера того, каким образом некоторые геологи, далекие от знания законов жизни реального мира животных и растений, представляли себе способы его сохранения: в эпохи катаклизмов, приведем точку зрения уже цитированного нами Дж. Джоли. Этот авторитетный

английский геолог всерьез полагал, что жизнь на Земле не прерывалась исключительно благодаря Луне. Это небесное тело ответственно, как известно, не только за регулярные приливы и отливы морских вод, но и за периодически возникающие приливы земной коры. Вследствие приливов коры накапливающаяся в недрах земли в течение долгих веков радиоактивная теплота получает возможность переходить в воды океанов и якобы спасать таким образом их население от губительной перемены обстановки [Джоли, 1929. С. IX].

Идея сопряженной эволюции в работах советских исследователей

К сторонникам тектонической гипотезы арогенной эволюции обычно относят Д. Н. Соболева, хотя это не вполне правильно. Соболев [1927] разделяет представление о резкой смене фаун и флор на границах биостратиграфических подразделений. Что касается фаун, то, по его мнению, коренные преобразования в их составе происходили на рубежах протерозоя и палеозоя, девона и карбона, перми и триаса, мезозоя и кайнозоя и совпадали с эпохами соответствующих тектонических диастроф. Указанные рубежи служат границами последовательных "волн жизни", или биогенетических циклов, в пределах которых организация меняется медленно и постепенно. Зато каждая новая волна жизни начинается с фазы появления новых органических форм (анабазис), возникающих в результате внезапного преобразования предшествующих типов организации. В короткий промежуток времени на основе дивергенции и дифференциации возникшая прогрессивная группа достигает максимального видового разнообразия. В дальнейшем виды на протяжении целых периодов либо остаются неизменными, либо претерпевают регрессивные изменения, завершающиеся вымиранием.

Вымирания животных, по Соболеву [1928], вызываются вспышками орогенеза не непосредственно, а косвенно; они связаны с дефицитом кислорода и избытком углекислого газа, возникающими вследствие усиления сопровождающей горообразовательные процессы вулканической деятельности. С течением времени растительность выправляла нарушенный газовый баланс, и кислородный голод животных прекращался, но затем, ближе к концу каждой диастрофической эпохи, нехватка углекислоты вызывала кризисное состояние флоры, которая тоже испытывала циклические превращения, правда, совершавшиеся в ином, чем у фауны, ритме.

Соболев считал прогресс основной тенденцией в развитии органического мира. По этому поводу он писал: "Как правило, новый цикл достигает большей эволюционной высоты по сравнению с предыдущим... эволюционные волны поднимаются все выше и общая объемлющая биогенетических циклов, проходящая по их вершинам, представляет собой восходящую кривую, которая изображает прогрессивную эволюцию органического мира, общую филэволюцию или анабазис" [Соболев, 1924. С. 175].

Концепцию Соболева можно относить к числу рассматриваемых гипотез циклической арогенной эволюции лишь условно, исключительно по признаку внешнего сходства, поскольку в отличие от них она была построена на автогенетической основе. Соболев считал, что изменения внешних, как абиотических, так и биотических, условий, какого масштаба они бы ни достигали, способны оказывать на эволюционное развитие только регулирующее воздействие, ускоряя или замедляя его и вызывая вымирание отдельных групп. Повышение же уровня организации, наблюдаемое в истории органического мира, есть результат присущего организмам "внутреннего закона развития", родственного принципу градации Ламарка и закону органического роста Копа.

Рис. 7. Схема развития волн жизни по Д. Н. Соболеву (1924) [Личков, 1965]

Революции: I - восточнославянская, II - каледонская; III - варисцийская; IV - древнекиммерийская; V - новокиммерийская; VI-альпийская; э-эоцен; о- олигоцен; м - миоцен; п - плейстоцен; ч - четвертичный; сплошная линия - иссушение; пунктирная - увеличение влажности

Авторами климатических гипотез смены крупных таксонов выступили в СССР П. П. Сушкин и Н. Н. Яковлев. По мнению Сушкина [1922], появление и расцвет последовательных классов позвоночных, включая человека, стоят в непосредственной связи с глобальными изменениями климата на протяжении геологической истории Земли. Сушкин насчитывал в общей сложности пять таких глобальных изменений. Распространение климатических условий, сопутствующих краснопесчаниковой фации, подготовило в девоне появление наземных позвоночных. Климат каменноугольной эпохи создал обстановку, благоприятную для широкого распространения и расцвета примитивных амфибий. Переход к условиям верхней перми, оттесняющим амфибий на задний план, обусловил начало расцвета рептилий, продолжавшегося в течение всего мезозоя. Охлаждение климата в верхнем мелу оттесняет, в свою очередь, на задний план рептилий и выдвигает на авансцену жизни птиц и млекопитающих. Наконец, постплиоценовый ледниковый период, вызвав местное ослабление фауны млекопитающих, предопределил выход на арену человека. Яковлев [1922] выделял в истории биоты три критических периода, когда происходила смена доминирующих типов: конец силура, конец палеозоя и рубеж между мезозоем и кайнозоем. Отстаивая принцип непосредственной детерминации кардинальных перемен в фауне и флоре изменениями в климате, оба автора отвергали их объяснение на основе теории естественного отбора: "Здесь нет прямого вытеснения низшего типа морфологически высшим; надлом преобладания доминирующего типа происходит прежде всего переменою условий, а не прямою конкуренцией",- утверждал Сушкин [1922. С. 30], а вслед за ним и Соболев [1924. С. 183]. Его поддерживал Яковлев, также отмечавший, что "одна группа не вытесняет другую, вступая с нею в борьбу, но занимает

место, ею освобождаемое, вследствие вымирания от неблагоприятных условий жизни, прежде всего неорганических и прежде всего климатических" (подчеркнуто нами. - В. Н.) [Яковлев, 1922. С. 92]. Сушкин отмечал, что с наступлением новой эпохи одерживает верх "более высокий тип в морфологическом и биологическом отношении". И хотя он отрицал факт конкурентного вытеснения этим новым более высоким типом типа предшествующего, мы ясно видим в его гипотезе признание в данной смене типов решающей роли возникновения нового благоприятного комплекса условий, названного впоследствии Симпсоном адаптивной зоной. Именно благодаря такому комплексу условий на месте, освободившемся после гибели старого типа, осуществляется расцвет нового типа. Раскрытие ведущей роли благоприятной совокупности внешних условий в расцвете новых типов организации - бесспорно, положительная сторона гипотезы Сушкина. Существенно также отметить, что, по Сушкину, новый тип возникает, по-видимому, не внезапно. Его немногочисленные представители существовали уже в предшествующую эпоху, но тогда не имели возможности размножиться.

Идею о детерминирующей роли климата разделяли такие авторитетные исследователи, как Л. С. Берг (1925), М. И. Голенкин (1927), Р. Лалл (1924), В. Циммерман (1930). В деталях их представления отличались друг от друга, по существу же все они могли служить примером одного из вариантов неокатастрофизма. Прошло еще два десятилетия, в течение которых дарвинизм снова окреп и обрел силу в новом, более высоком синтезе знаний об органической эволюции, а "сопряженные" гипотезы неокатастрофического толка продолжали нарождаться. Одна из искусных гипотез такого рода принадлежит советскому палеонтологу Б. Л. Личкову [1945, 1965], настойчиво разрабатывавшему ее на протяжении более 20 лет.

Подобно своим предшественникам, взгляды которых только что были рассмотрены, Личков разделял геологическую историю Земли на ряд циклов, с которыми хронологически совпадало существование тех или иных флор и фаун, или, по принимаемой Личковым терминологии Соболева, "волн жизни". Начало цикла, знаменующееся новой тектонической катастрофой, означает одновременно революцию в органическом мире, рождающую новую "волну жизни". В общей сложности в истории земного шара, начиная с кембрия, было шесть геологических циклов и соответственно шесть волн жизни. Их средняя продолжительность составляла 60-70 млн. лет. Каждый цикл Личков делит на три фазы - ледниковую, умеренную и кееротермическую (ксерофитную). Ледниковая фаза - это время наиболее контрастного рельефа (с высокими горами, покрытыми ледниками) и максимальной денудации, когда текучие воды выносили, большое количество солей. Эти соли создавали как на суше, так и в море благоприятные условия для пышного развития растительности. А обилие разнообразной растительности способствовало расцвету животного мира - в равной мере наземного и морского. За ледниковой следовала фаза умеренная, когда контрастность рельефа и интенсивность денудации падали, а органический мир, не претерпевая

резких перемен в своем составе, обретал состояние равновесия. Для этой фазы характерно постоянство условий, умеренный климат и обилие пищевых ресурсов. Биологическая эволюция отличалась низкими темпами, плавностью и не выходила за пределы видо- и родообразования. В кееротермическую фазу выраженность рельефа и величина денудации падали до минимума, резко сокращались наличные запасы воды и пищи и происходила массовая гибель животных "вследствие невозможности удовлетворить жажду и голод".

Таким образом, ледниковая фаза - это фаза революционная, творческая, созидательная. Она сравнительно коротка. Умеренная фаза может быть охарактеризована как фаза относительного покоя, по времени она наиболее протяженная. Ксерофитные фазы Личков называет "самыми критическими в истории органического мира", поскольку это фазы "вымирания животного мира и сокращения растительности". Вымирания на суше и в морях происходили синхронно. Любопытно, что, по мнению Личкова, жизнь на Земле в ксерофитные фазы спасала от полного уничтожения только их относительная краткость (они длились от нескольких сотен до нескольких тысяч лет) и то, что за ними следовали новые вертикальные движения земной коры с образованием складок, влекшие за собой увеличение пищевых и водных ресурсов. Интересно также, что в эпоху засухи, как считал Личков, вымирали, прежде всего; менее пластичные формы, тогда как более, пластичные, выдвигались вперед, и с этой точки зрения, фазы вымираний являлись фазами усиленного творчества новых порядков и классов в животном мире" [Личков, 1945. С. 179].

Гипотеза Личкова носила комплексный характер. В ней учитывалось влияние на органический мир практически всей совокупности физико-географических условий, причем они были выстроены в цепочку сообразно существующим между ними причинно-следственным отношениям. Тектонические процессы вызывали изменения в интенсивности денудации, в климатическом режиме, они вели к перемещениям природных вод. Следствием указанных событий были изменения в почвах и растительном покрове. Воду, почву и растительность Личков и рассматривал в качестве непосредственных факторов макроэволюции.

На первый взгляд признанию прямого детерминирующего влияния абиотических агентов противоречит утверждение Личкова о том, что крупные периодические изменения в физико-географической обстановке воздействовали на животный и растительный мир посредством изменений в условиях "естественного отбора и борьбы за существование в зависимости от количества пищевых ресурсов" [Там же. С. 176]. Однако эта вскользь оброненная фраза нигде больше никаким конкретным материалом не подкрепляется и, по сути дела, служит формальной, чисто языковой данью дарвинизму. Зато, обсуждая гипотезу М. И. Голенкина [1927] о прямом влиянии увеличения яркости света и сухости климата на внезапную смену прежней растительности (саговниковых) покрытосеменными в середине мелового периода, Личков утверждает, что на рубеже мезозоя и кайнозоя, как и в начале любого геологического цикла, борьбы между новыми и старыми группами

не было: новая растительность "пришла как бы на пустое место... совершенно аналогично тому, что было среди животных" [Личков, 1965. С. 95].

В соответствии с представлением, что тектонические диастрофы действовали на мир животных через мир растений, Личков, следуя за А. Н. Криштофовичем [1941], утверждал, что каждая новая фаза в развитии растительности опережает соответствующую фазу смены животного мира, поскольку растения первыми реагируют на изменения климата.

Через 20 лет после опубликования своей гипотезы Личков [1965] внес в нее существенные дополнения и высказал некоторые дополнительные соображения по поводу развития общей теории эволюции.

Во-первых, весь прогресс органического мира, выражающийся в повышении уровня организации растений и животных, совершается, по мнению Личкова, не на основе случайностей, а в силу строгих закономерностей. Здесь, по его выражению, "царит полный номогенез".

Во-вторых, Личков дополнил причинную цепь геолого-географических событий ледниковой фазы новым звеном и поместил его на первое место. По его мнению, чередование геологических циклов вызывается изменениями в скорости вращения Земли вокруг оси и в форме самой Земли: "Спокойное беспрепятственное вращение Земли... самым непосредственным образом влияет на видообразование и создание новых форм" [Там же. С. 87-88]. Далее он называет "твердой закономерностью" тезис о том, что "прогресс органических форм всецело зависит от вращения нашей планеты и определяется его ходом" [Там же. С. 88]. Периодичность изменения скорости вращения Земли и его иницилирующее воздействие на крупномасштабные геологические события можно считать теперь доказанным фактом. Эту теорию всецело разделяет В. А. Красилов [1985, 1986].

Личков многократно останавливается на заслугах Кювье. Отвергая вслед за Ш. Депере [1915] и А. П. Павловым [1924] правомочность его обвинений в креационизме, Личков утверждает, что Кювье был первым ученым, выявившим существование волн жизни и "очень точно" обозначившим их грани (т. е. "перевороты"). Но поскольку волны жизни - это этапы развития животного мира, Личков, преувеличивая значение этого факта, с восхищением восклицает, что "этого великого ученого следует считать одним из подлинных творцов идеи эволюции в биологии", а если говорить еще точнее, то Кювье "положил начало большой (имеется в виду макроэволюция.- В. Н.) эволюционной теории" [Личков, 1965. С. 90]. Что касается Ламарка, Жоффруа Сент-Илера и Дарвина, то они "волн жизни" вовсе не заметили. Дарвин и его последователи вместо больших волн провозгласили медленную постепенную эволюцию. Можно, конечно, с натяжкой утверждать, продолжает Личков, что вымирание в конце волн - это и есть отбор, но "правильнее сказать", что "это явление особого типа и масштаба, отличающееся от повседневно происходящего отбора" [Там же. С. 94]. И далее из тезиса о том, будто Дарвин не включил в свою теорию явление вымирания, Личков делает вывод, что в теории

эволюции "имена Дарвина и Кювье должны быть поставлены рядом как друг друга дополняющие" [Там же].

Личков не разъяснил, почему учение Кювье о переворотах должно быть дополнено именно дарвинизмом, который для объяснения причин крупномасштабной эволюции в геологическом прошлом им отвергался. Но, судя по содержанию его концепции, он желал бы ограничить сферу приложения дарвинизма микроэволюцией, протекающей в перерывах между революционными эпохами.

Критика гипотез сопряженной эволюции

Рассмотренные гипотезы были подвергнуты критике в ряде работ советских [Степанов, 1959; Давиташвили, 1959; Завадский, Колчинский, 1977] и зарубежных специалистов [Simpson, 1944, 1953; Henbest, 1952; Westol, 1954; George, 1958; Heberer, 1960; и др.]. Так, Т. Уэстол [Westol, 1954], проанализировав большой палеонтологический материал, пришел к выводу, что представления о хронологическом совпадении периодов активных тектонических процессов с появлением одних и вымиранием других групп животных явно преувеличены. Это относится, в частности, к периоду каледонского орогенеза конца силура - начала-девона, к которому принято относить вымирание граптолитов, а также к обширным трансгрессиям и регрессиям морей в поздне меловое время, когда шло вымирание аммонитов и гигантских наземных рептилий. Уэстол дал вполне дарвинистскую трактовку смены фаун, показав, что названные группы животных вымирали не вследствие прямого действия тех или иных геологических катаклизмов, а в результате того, что они не выдерживали конкурентной борьбы с новыми, оказавшимися более приспособленными к изменившейся обстановке формами. Кроме того, сами геологические революции вовсе не охватывали, по Уэстолу, весь земной шар и, следовательно, не могли быть причиной глобальных перемен в составе фаун. Самое большее, они вели к пространственной изоляции отдельных зоогеографических областей или, наоборот, к их объединению, затрудняя или облегчая обмен между их животным населением.

Гораздо более действенной оказалась критика крупнейшего американского палеонтолога Дж. Симпсона [Simpson, 1944; Симпсон, 1948, Simpson, 1949a]. Он решительно отверг мысль о том, что тектонические события могут быть непосредственной причиной крупных эволюционных преобразований.

Симпсон [1948] показал, что совпадение появления новых групп, предки которых отсутствуют в палеонтологической летописи, с основными переломными моментами в истории Земли часто действительно имело место. Но это совпадение не столь полно, как представлено в ряде работ по исторической геологии. Например, ни один из классов позвоночных, по свидетельству Симпсона, не появился в эпоху горообразования. Скорее, они возникли между этими эпохами. Так, если следовать

геологической шкале Шухерта и Данбара [Schuchert, Dunbar, 1933], птицы и млекопитающие появились, по всей вероятности, в триасе, т. е. уже после Аппалачской эпохи и задолго до Ларамидской. Если их появление "подогнать" по времени к той или иной эпохе горообразования меньших масштабов, то, по мнению Симпсона, получаются чисто гипотетические и субъективные суждения.

Симпсон [1948; Simpson, 1949a] также отмечает одновременность крупных шагов в эволюции животных и растений. Как известно, геологическую историю делят на эры, опираясь на смену фаун. Если шкалу геологического времени строить по флорам, то палеофиту будет соответствовать господство плауновых, хвощей и кордаитов, сохраняющееся до середины перми, мезофиту - голосеменных, простирающихся до нижнего мела, кайнофиту - покрытосеменные, появляющиеся с верхнего мела. Налицо, таким образом, несоответствие палеозоя, мезозоя и кайнозоя палеофиту, мезофиту и кайнофиту, демонстрирующее одновременность основных событий в эволюционных линиях животных и растений.

Эпохи горообразования, по мнению Симпсона, чаще совпадали с периодами вымирания старых групп, с крупными межконтинентальными миграциями и в меньшей мере с моментами возникновения новых таксонов. Периоды поднятий и орогенеза влекли за собой последствия и не имеющие отношения к эволюции, в частности, они приводили к разрывам в стратиграфической, а следовательно, и палеонтологической последовательности.

Симпсон [1948] объективно оценивает случаи как совпадения, так и несовпадения появления новых таксономических групп, находящихся на уровне мегаэволюции. Так, совпадение времени возникновения отрядов четырех классов "рыб" и класса амфибий с периодами поднятий и орогенеза оказывается не большим, чем можно было бы ожидать в порядке простой случайности. С другой стороны, среди рептилий и млекопитающих процент отрядов, возникающих в такие периоды, достаточно высок, чтобы его можно было приписать случаю. Однако Симпсон склонен объяснять эти случаи хронологического совпадения фактической непрерывностью тектогенеза. Самый же существенный и трудно опровержимый тезис Симпсона состоит в том, что наличие хронологического совпадения вовсе не означает существования каузальной связи между геологическими и биологическими событиями. Такой связи между ними, по мнению Симпсона, чаще всего нет.

Работы Симпсона 40-х годов произвели сильное впечатление на палеонтологов всего мира. Под воздействием и не без общего влияния процессов, приведших к созданию синтетической теории эволюции, к концу этого периода в эволюционной палеонтологии явный перевес одержали сторонники дарвинизма. Факт победы дарвинизма в палеонтологии означает важный исторический рубеж в развитии учения о макроэволюции в целом.

Для рассматриваемых гипотез сопряженной эволюции большое значение, помимо этого общего рубежа, имеет и "свой" частный рубеж, связанный с появлением "космических" гипотез

неокатастрофического толка. Как мы увидим в следующей главе, эти существенные перемены вовсе не означали, что гипотезы, помещающие во главу угла геологические или климатические факторы и столь характерные для первой половины XX в., больше не появлялись. Они по-прежнему продолжали нарождаться, но как бы отступили на второй план. С другой стороны, их авторы стали все чаще опираться на могущество вновь открытого фактора. В итоге благодаря новым фактическим данным неокатастрофические гипотезы периодичности макроэволюции получили в течение последних 15-20 лет необычно широкое развитие.

5

Глава

ЭКСТРАТЕЛЛУРИЧЕСКИЕ И ЭКТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ ЭТАПНОСТИ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XX в.

"Космическая" гипотеза О. Шиндевольфа и ее критика

Первая гипотеза, в которой для объяснения смены фаун привлечены факторы внеземного происхождения, принадлежит одному из крупнейших палеонтологов современности О. Шиндевольфу (ФРГ). На протяжении всего жизненного пути Шиндевольф занимался исключительно разработкой проблем макроэволюции и на всех этапах творчества сохранял принципиально негативное отношение к дарвинизму.

Знаменитая теория типострафизма, изложенная Шиндельвольфом в двух монографиях [Schindewolf, 1950a, 1950b], была построена преимущественно на автогенической основе. Шиндевольф считал, что типострофы, т. е. возникновение новых типов организации, осуществляются исключительно под действием внутренних причин, заложенных в живой материи (см. гл. 8). Однако в начале 50-х годов в его представлениях о причинах макроэволюции произошел резкий перелом. Он испытывает разочарование в своей автогенической концепции и начинает настойчиво развивать гипотезу о ведущей роли в биологической эволюции космических факторов.

Здесь ради исторической справедливости мы должны сделать отступление и напомнить, что идея о тесной зависимости живой природы от космической радиации принадлежит замечательному советскому ученому, основателю гелиобиологии А. Л. Чижевскому [Tchijevsky, 1929, 1936-1937]²⁴. Чижевский посвятил свои исследования главным образом выяснению зависимости массовых эпидемических заболеваний ("эпидемических катастроф") и смертности от периодичности солнечной активности.

Согласно новой концепции Шиндевольфа [Schindewolf, 1954a, в, 1963], резкое увеличение частоты макромутаций, приводившее к ускорению темпов макроэволюции, вызывалось периодическими

катастрофическими изменениями в уровне жесткой космической и солнечной радиации. Такие изменения должны были оказывать на все живое самое радикальное воздействие - вызывать угасание одних форм и появление на основе удачных макромутаций других, как правило, более прогрессивных и высокоорганизованных. При этом падающий на Землю радиационный поток, естественно, охватывал всю биосферу в целом.

Шиндевольф рассматривал не только прямое мутагенное действие проникающей радиации. Он учитывал также и возможный биологический эффект образующихся под ее влиянием радиоактивных изотопов. Последние способны проникать в живое органическое вещество, входить в состав его макромолекул, в том числе и тех, из которых построены хромосомы.

По мнению Шиндевольфа, губительное воздействие радиации должно было сильнее всего сказываться на животных, поздно достигающих репродуктивного возраста. Таковы в основном крупные формы. Поэтому неудивительно, что, например, в конце мелового периода в первую очередь вымерли гигантские динозавры и птерозавры.

Еще до перехода на позиции эктогенеза Шиндевольф решительно отвергал все теллурические гипотезы, доказывавшие обусловленность макроэволюции орогенезом, изменениями климата или трансгрессиями [Schindewolf, 1950a]. Во-первых, опираясь на палеонтологический материал, он доказывал, что "великие фаунистические разрывы" хронологически далеко не всегда совпадают с этими событиями, и был в этом отношении абсолютно прав. Во-вторых, Шиндевольф также справедливо считал, что геологические катаклизмы никогда не охватывали одновременно всего земного шара, а тем более всех сред и биотопов. В период геологических эволюции на Земле всегда оставались зоны, не затронутые катастрофами и служившие прибежищем для многочисленных представителей прежних фаун и флор.

Зато при объяснении коренных переломов в составе морской и наземной фаун на рубежах геологических эр выявляется явное преимущество "космической" гипотезы. Состоит оно в том, что космическое излучение было глобальным фактором, радиация одновременно охватывала животный мир во всех средах жизни - в морях, на суше, в воздушном пространстве [Schindewolf, 1954b].

Шиндевольф - яркий представитель того направления в неокатастрофизме, которое отстаивает периодичность явлений массового вымирания крупных таксонов и возникновения новых типов организаций. Доказательство существования таких переломных моментов в истории органического мира и прежде всего обнаружение "великих фаунистических разрывов" на границах эр сам Шиндевольф считал главным в своей теории [Schindewolf, 1958]. Каждый из таких переломных моментов знаменуется появлением новых филогенетических стволов животных. Что касается вымирания, то его может и не быть, например, при переходе от кембрия к ордовику.

Проанализировав фаунистический разрыв на рубеже между пермью и триасом, Шиндевольф пришел к заключению, что на этом рубеже состав фауны полностью обновляется: вымирают 22 отряда и

возникает 20 новых. На границе мела и третичного периода также имеет место полное обновление фауны: вымирают 14 и нарождаются 24 отряда.

Многие палеонтологи, рассматривавшие фактическую сторону работ Шиндевольфа, справедливо обратили внимание на неполноту охвата палеонтологических данных, сознательный или бессознательный недоучет таксонов, переходящих из одной эры в другую.

Так, М. А. Шишкин [1964] показал, что стереоспондильные амфибии жили в перми и триасе. Л. Ш. Давиташвили [1969] писал, что в "подборе" групп, характеризующих разрыв между мелом и кайнозойем, нет важнейших групп, геохронология которых совершенно не соответствует концепции Шиндевольфа. Это относится, в частности, к костистым рыбам и таким их подразделениям, как Subholostei, Holostei и Teleostei. Представители трех отрядов насекомых - термитов, блох, веерокрылых, - внесенные Шиндевольфом в таблицу как третичные, в более ранних отложениях просто не найдены. Отсутствие их находок в дотретичное время, как полагает Давиташвили, нельзя считать доказательством того, что они тогда еще не существовали. К сказанному надо добавить, что между специалистами существуют немалые разногласия в оценке объема и в характеристиках многих крупных таксонов как беспозвоночных, так и позвоночных животных. Соответственно и момент первоначального обнаружения представителей таких таксонов в палеонтологической летописи фиксируется по-разному.

Шиндевольф признавал, что предложенная им гипотеза сильно упрощает реальный механизм макроэволюции и что она совершенно недостаточно обоснована. Но после многолетних размышлений над причинами макроэволюции он останавливает на ней свой выбор за неимением лучшего объяснения той "гигантски сложной" загадки, какую представляют собой великие перевороты в органическом мире.

Он ясно видел и те затруднения, с которыми сталкивается его гипотеза [Schindewolf, 1954b]. Одно из них - несоответствие во времени фаунистических разрывов с разрывами в растительном мире. Прежде всего Шиндевольф пытается найти объяснение несоответствию рубежа "палеофита" и "мезофита", приходящегося на середину перми, границе в развитии фаун, разделяющей пермь и триас. Но это, оказывается практически невозможным, если не вступать, в противоречие с фактами. Чтобы выйти из затруднительного положения, Шиндевольф стремится показать, что разрывы между флорами не были столь резкими, как разрывы между фаунами, поскольку основные группы растений никогда не испытывали такого массового вымирания, как животные. Шиндевольф допускает, что в исторические моменты, переломные для животного мира, мир растений мог вовсе не реагировать на повышение уровня радиации.

"Космическая" гипотеза, имевшая дело с универсальными общепланетарными агентами, охватывавшими все среды жизни, казалось, снимала трудности, стоявшие перед многими теллурическими (относящимися к земным факторам) гипотезами. Однако она не учитывала

экранизирующий и поглотительный эффект водной среды, практически избавлявший водных обитателей от воздействия жесткой радиации. А между тем многие группы морских животных вымирали синхронно с наземными группами и, например, "солевая" гипотеза Личкова лучше объясняла данный феномен.

Признавал Шиндевольф и несоответствие своей гипотезы данным экспериментальной генетики, свидетельствующим о полной летальности или пониженной жизнеспособности мутантов, возникающих под действием ионизирующего облучения. И тем не менее он остался верен идее макроэволюции в силу космических причин до конца своих дней.

В последующих работах [Schindewolf, 1958, 1960, 1963] Шиндельвольф выступает в защиту "космической" гипотезы более решительно и категорично, но никакой дополнительной аргументации не приводит. Он окончательно утверждает в мысли, что "неокатастрофизм", "космические взрывы" - это простое выражение фактов, а не что-то надуманное, идущее от философии или мировоззрения. Шиндевольф [1963] ссылается теперь и на своих советских единомышленников - Н. П. Дубинина, Е. Л. Иванову, В. И. Красовского и И. С. Шкловского.

Космическая гипотеза Шиндевольфа получила известный резонанс на Западе. В ее поддержку выступили некоторые палеонтологи [Liniger, 1961; Henshaw, 1963; Hatfield, Gamp, 1970; Boureau, 1972], однако гораздо большее число специалистов подвергли ее критике Н. Ньюэлл [Newell, 1956] обратил внимание на абсолютную спекулятивность гипотезы Шиндевольфа, на то, что она основана на произвольных и трудно проверяемых допущениях. Доза облучения, достаточная, чтобы вызвать летальный исход у наземных животных, вероятнее всего, оказалась бы совершенно неэффективной в отношении водных обитателей, живущих на глубине хотя бы нескольких метров. Поэтому, окажись данная гипотеза правильной, эффект воздействия космической радиации сказался бы на наземных организмах гораздо сильнее, чем на водных. Сходные соображения высказал и; К. Бойрлен [Beurlen, 1956]; отмечавший невозможность проверки гипотезы существующими методами исследования. Он указывал также, что факт повышения мутабельности под действием радиации еще не дает основания для вывода об ускорении эволюционного процесса.

В нашей стране одним из первых концепцию Шиндевольфа подверг разбору и критике Д. Л. Степанов, называвший ее автора "наиболее ... последовательным выразителем идей катастрофизма в современной палеонтологии" [1959. С. II]. На ее умозрительный характер и несоответствие фактам обратили внимание также Л. Ш. Давиташвили [1969], К. М. Завадский и Э. И. Колчинский [1977], В. И. Назаров [1984]. "Коренной недостаток построений Шиндевольфа,- пишут Завадский и Колчинский,- недооценка актуалистического метода, что открыло ему возможность построить концепцию преимущественно на догадках... Вместо того чтобы осторожно дополнять наши знания о каузальных основах эволюции, полученные путем экспериментального анализа современных процессов, и вносить поправки на специфические условия прошлых геологических эпох,

Шиндевольф отверг эти знания и пытался заменить их целой системой догадок" [1977. С. 155].
Приведенную характеристику правомерно отнести ко всему неокатастрофизму.

Гипотеза В. И. Красовского и И. С. Шкловского. Расширение исследований в области космической и радиационной биологии

В 1957 г. советские астрономы В. И. Красовский и И. С. Шкловский опубликовали короткую статью, в которой независимо от Шиндевольфа высказали гипотезу, близкую к его концепции. По их мнению [Красовский, Шкловский, 1957], Земля, двигаясь в Галактике вместе с Солнцем и окружающими ее планетами, периодически попадает в такие области межзвездного пространства, где вследствие вспышек сверхновых звезд плотность космических лучей оказывается на несколько порядков выше по сравнению с нормой и ее современной величиной. Ближайшие к Солнцу звезды, по данным этих авторов, вспыхивали как сверхновые за время существования Земли около десяти раз. В статье со ссылкой на А. Тэкеря [1956] приводятся даже годы вспышек сверхновых нашей Галактики за последнюю тысячу лет, а в отдельной книге И. С. Шкловского [1973] говорится, что история сохранила довольно значительное число хроник и научных трактатов с описаниями самих вспышек. Эпохи, когда поток жесткого излучения от сверхновых превышал на Земле средний уровень космической радиации в десятки раз, продолжались до нескольких тысяч лет. В пределах этих эпох могли быть и относительно короткие периоды, длившиеся сотни лет, когда поток первичных космических лучей, достигавших Земли, превышал современный в сотни раз. Этот "важнейший фактор", по мнению авторов, до настоящего времени никогда не учитывался, а на некоторых этапах эволюции он "мог иметь важное, если не решающее значение", так как влек за собой серьезные биологические и прежде всего генетические последствия [Красовский, Шкловский, 1957. С. 198]. Усиление радиации вызвало увеличение частоты мутаций. Если для видов с коротким циклом размножения для удвоения частоты мутаций требуется увеличение интенсивности космической радиации в сотни и тысячи раз, то для долгоживущих форм удвоение частоты мутирования достигается при увеличении дозы облучения всего в 3-10 раз. Отсюда авторы сделали заключение, что длительное, продолжающееся тысячи лет воздействие в десятки раз увеличенной радиации могло оказаться губительным для специализированных, видов животных с ограниченной численностью популяций, как это было в случае с крупными рептилиями, вымершими в конце мела. С другой стороны, значительное повышение уровня космического излучения могло оказаться фактором, благоприятным для дальнейшей прогрессивной эволюции других видов животных и растений. Высокая радиоактивность, обусловленная попаданием солнечной системы в радиотуманность, могла явиться причиной, стимулировавшей возникновение самой жизни из неживой материи [Шкловский, 1962].

На Западе идеи Красовского и Шкловского поддержал Л. Рассел.

Критикуя взгляды Красовского и Шкловского, Давиташвили [1969] совершенно справедливо указывал, что, даже по представлениям типичных сторонников неокатастрофизма, великие переломы в истории жизни (например, мезозойское вымирание) растягивались на миллионы лет. Утверждать, что они совершались всего за какие-нибудь несколько тысяч лет, могут лишь исследователи, мало искусные в сложнейших проблемах геологической истории и палеонтологии, которым их решение потому и кажется "очень легким делом".

С начала 60-х годов объем работ в области космической биологии стремительно возрастает, происходит и расширение общего фронта исследований, который охватывает всю совокупность проблем - от астрофизики до радиационной генетики. Появился и ряд обобщающих работ [Henshaw, 1963; Terry, Tucker, 1968; Бернал, 1969; и др.], в которых для объяснения причин революционных событий в истории биоса использовались сведения по космическому радиационному мутагенезу. Данные о качественной характеристике космических излучений и радиационной устойчивости организмов все более обрастали количественными показателями. Так, было приблизительно подсчитано, что сверхновые звезды, которые создают на поверхности Земли летальную для многих животных дозу облучения в 500 Р, вспыхивают каждые 50 млн лет, а звезды, создающие облучения 25 000 Р,- один раз в 600 млн лет. Последняя доза, по-видимому, никогда не достигала земной поверхности, поскольку в противном случае жизнь на нашей планете была бы уничтожена или прервана [Terry, Tucker, 1968]. Если для млекопитающих летальная доза при облучении в течение 30 суток составляет от 250 до 600 Р, то для амёб она оказывается порядка 100 000 Р, а для инфузорий - 300 000 Р [Современные проблемы радиационной генетики, 1969]. Синезеленые водоросли способны существовать чуть ли не в условиях атомных реакторов.

В 1974 г. в Москве состоялось совещание по теме "Космические факторы и эволюция органического мира". В ряде выступлений его участников было подтверждено, что спорадическое увеличение интенсивности жесткой радиации вызывает резкое усиление генных и хромосомных мутаций и что оно ответственно за периодические биологические революции, охватывающие почти все группы биоса [см.: Космос и эволюция организмов, 1974]. Подобная позиция была четко представлена в обзорном докладе Л. И. Салопа, который еще в 1964 г. на примере биологического взрыва в начале кембрия высказал гипотезу, аналогичную гипотезе Красовского и Шкловского [Салоп, 1964. С. 23]. Л. И. Салоп [1977] рассматривает "животворное" действие космических лучей в плане важнейших "биологических революций". Первая и самая важная биологическая революция - появление жизни на Земле в начале архейской эры - была всецело обязана жесткой радиации, приведшей к возникновению абиогенным путем простейших живых органических молекул, как это следует из теорий Опарина, Бернала, Мюллера и Кальвина. По данным бостонской школы биохимиков и микробиологов во главе с М. Пассом, прародителями всех существующих организмов были

синезеленые и бактерии, которые и сейчас очень скоро после атомных взрывов, производимых на атоллах Тихого океана, первыми заселяют освобожденные экологические ниши. Переходя к биологической революции в начале кембрия, Салоп отмечает, что одновременное появление скелетных организмов, их быстрая филогенетическая дивергенция, приведшая к появлению высоко специализированных форм, могла быть только следствием интенсивного мутагенеза под действием радиации.

Изменения в уровне радиации явились, по Салоу, причиной и массовых вымираний, как это было, например, показано на планктонных фораминиферах, подвергшихся кризису в конце перми [Loeblich, Tappan, 1964], или на известковых нанофоссилиях Алабамы позднего мела [Mayers, Worsley, 1973]. Самое важное подтверждение гипотеза космического мутагенеза находит, по мнению Салопа, в исследованиях причин вымирания динозавров.

Литература, затрагивающая эту проблему, огромна. Десятки, а возможно, даже сотни различных гипотез проникли на страницы многочисленных популярных изданий. Ограниченный объем данной книги не позволяет нам касаться этого специального и к тому же более частного вопроса. Поэтому приведем лишь одну оригинальную гипотезу.

В 1968 г на территории Франции были обнаружены яйца девяти видов верхнемеловых динозавров. Исследование этих яиц показало, что они обладали очень толстой скорлупой, состоящей из нескольких слоев, подобно тому как это бывает в патологических случаях у яиц современных домашних птиц. Происходит это явление, названное "яйцом в яйце", оттого, что выношенное яйцо не откладывается, а возвращается (нередко многократно) из выводных путей назад в яйцевод птицы. При этом каждый раз нарастает новый слой скорлупы. Образование многослойной скорлупы закупоривает каналы, по которым в яйцо поступает кислород, и эмбрион погибает. Было высказано предположение, что единственной причиной подобного патологического явления могло быть резкое учащение мутаций, под действием космических -причин, вызвавших гормональные дефекты у древних рептилий [см.: Кириллов, 1970].

Пригодность космической гипотезы обнаруживается, по Салоу, и при анализе революционных этапов в развитии растений. Он опирается на версию М. И. Голенкина [1947], который в поисках причины быстрой экспансии покрытосеменных в конце мела, якобы совпавшей с усилением яркости света и сухости воздуха, склонялся в пользу космического излучения. Салоп полагает, что в силу гораздо большей радиочувствительности хвойных интенсивное облучение могло погубить хвойные леса или затормозить их развитие, но совершенно не сказаться на лиственных или даже благоприятствовать их эволюции. Аналогичным образом можно объяснить взрывное распространение трав в конце плейстоцена - начале плейстоцена. Не исключено, добавляет Салоп, что и появление предков человека было также связано с космическим мутагенезом, вызвавшим ускоренное развитие человекообразных приматов.

Подобно Чижевскому, Салоп приходит к заключению, что Земля и жизнь на ней представляют собой не "закрытые" само развивающиеся системы, а являются частью космоса. "Не только солнечные, но и далекие межзвездные - галактические - космические лучи животворны; без них невозможно ни появление, ни существование, ни развитие" [Салоп, 1977. С. 30].

Со сходными идеями о видообразовательном значении радиации, действующей через изменение магнитного поля Земли, выступил на Западе С. Тсакас [Tsakas, 1984; Tsakas, David, 1986].

Возможное влияние на организмы взрывов сверхновых звезд на сравнительно близком расстоянии от солнечной системы было специально подвергнуто проверке в ряде исследований по данным об изотопном составе ряда элементов для эпох массовых вымираний. Эти исследования дали отрицательные результаты [см., например. The quest for a catastrophe, 1980].

Интенсивная разработка космических гипотез этапности раз вития органического мира выдвинула на первый план старую проблему вымирания. Эта чрезвычайно сложная проблема оказалась в центре внимания даже далеких от биологии исследователей. Продолжали появляться все новые версии, касающиеся факторов вымирания разных групп организмов. Фундаментальную сводку о причинах вымирания, обобщившую существующие гипотезы и накопленный палеонтологией материал по основным группам животных и растений в разрезе геохронологической шкалы, опубликовал Л. Ш. Давиташвили [1969]. Признавая участие в процессах вымирания внешних физических факторов, Давиташвили в основном развивал в качестве причины вымирания дарвиновскую идею о конкурентном вытеснении менее высокоорганизованных существ более высокоорганизованными и лучше приспособленными. Однако во второй половине XX в. эта идея все более утрачивала доверие ученых, включая и палеонтологов, большинство которых искало объяснение вымирания в катастрофических событиях, внешних по отношению к биосу. Параллельно крепло представление о вымирании как важнейшем факторе макроэволюции, освобождающем жизненное пространство для вновь возникающих форм. Подобный взгляд на вымирание стал существенным компонентом теории прерывистого равновесия (см. гл. 10).

Все чаще стали публиковаться новые сведения о периодичности массовых вымираний, основывающиеся на статистической обработке палеонтологических данных. Содержащиеся в ряде таких работ выводы о правильной периодичности этого феномена наводили на мысль о его астрономической (космической) природе. В начале 80-х годов старые представления о вспышках сверхновых звезд получили неожиданное развитие. Некоторые американские и английские астрономы (Д. Уайтмор, Р. Меллер, А. Джексон) выдвинули гипотезу, по которой периодические массовые вымирания могли вызываться еще не открытой звездой - Немезидой. Гипотетическая звезда вращается вокруг солнечной системы по сильно удлиненной эллиптической орбите, то удаляясь от Солнца, то приближаясь к нему. При сближении с Солнцем, происходящим каждые 26 млн. лет, Немезида проходит через кометное облако и выбивает из него десятки астероидов, часть из которых

падает на Землю. Далее разыгрывается цепь уже земных событий, завершающаяся массовым вымиранием.

Различные варианты этой гипотезы обсуждались на специальной конференции по причинам периодичности массовых вымираний, состоявшейся в 1984 г. в Калифорнийском университете (США). По свидетельству Л. П. Татарина [1985б]., впервые на подобном форуме тон задавали не палеонтологи и геологи, а астрономы и физики.

Возрождение астероидной гипотезы

В начале 80-х годов самой популярной среди экстрателлурических стала астероидная гипотеза. В этой связи вспомнили американского палеонтолога М. Делаубенфельса, высказавшего в 1956 г. предположение, что мезозойские ящеры были уничтожены мгновенным действием высоких температур, вызванных падением на Землю крупного метеорита, химика Г. Юри [Urey, 1973], объяснявшего массовые вымирания столкновением с Землей комет, и самого родоначальника идеи - П. Лапласа. Выходу старой гипотезы на передний край науки способствовало важное открытие. В 1979 г. в Италии в отложениях, пограничных между мелом и палеогеном, группой во главе с физиком из Калифорнийского университета Л. Альваресом был обнаружен тонкий глинистый слой, сильно обогащенный иридием - элементом, характерным для вещества астероидов и метеоритов. Резко повышенное содержание иридия между слоями той же эпохи вскоре было зафиксировано на территориях Дании, Испании, в Северной Америке, Новой Зеландии, на дне Тихого и Атлантического океанов и в других местах, что свидетельствовало о глобальном масштабе явления. Одновременно здесь было установлено присутствие других металлов платиновой группы, а также никеля и кобальта в концентрациях, превышающих норму на один-два порядка. Но наиболее показательным было обнаружение в иридиевом слое ударно-метаморфизированных зерен кварца, встречающихся только в породах ударных кратеров. Все это с большой степенью вероятности указывало на то, что приблизительно 65 млн. лет назад произошло столкновение Земли с крупным космическим объектом - астероидом или кометой. Тогда же Альваресом была высказана гипотеза, что это столкновение и явилось причиной массовых вымираний на рубеже мезозоя и кайнозоя²⁵.

По данным содержания иридия были рассчитаны ориентировочные размеры упавшего небесного тела, которые оказались характерными для астероидов (диаметр 5-16 км, масса порядка $\pi \cdot 10^{17}$ г). При гигантском взрыве от столкновения с Землей астероид превратился в мощное пылевое облако, распространившееся по всей атмосфере. Осаждение пыли и привело к равномерному распределению по Земле избыточного иридия.

По мнению одних авторов [Alvarez et al., 1980], сокращение количества солнечной радиации, достигавшей поверхности Земли, вызванное запылением атмосферы при взрыве астероида, должно

было на несколько лет полностью приостановить фотосинтез, а следовательно, повлечь и массовое вымирание животных. Впоследствии Альварес. [Alvarez et al., 1982] сократил трагическую паузу в фотосинтезе до нескольких месяцев. Другие авторы [Hsu et al., 1982] предполагали, что массовое вымирание было связано с нагреванием атмосферы, происходившим или сразу после падения астероида, или спустя тысячи лет после этого события в результате накопления в атмосфере углекислого газа. Поглощение последнего уменьшилось прежде всего в океанах ввиду гибели фитопланктона из-за остановки фотосинтеза.

Существенное значение для укрепления астероидной гипотезы должны были иметь, с одной стороны, подсчеты вероятной частоты падения небесных тел на Землю, с другой - определение периодичности вымирания на протяжении фанерозоя и сопоставление полученных данных друг с другом.

Исследователи и пошли по этому пути. На международном совещании, посвященном "внезапным событиям" в истории Земли (Западный Берлин, 1983), в ряде докладов была отмечена хорошая степень совпадения обоих показателей [см.: Будыко, 1984]. Вместе с тем на нем прозвучала критика принципа униформизма, который в его узкой интерпретации мешает пониманию особых событий космического масштаба. Это второе соображение вызывает в последнее время сочувствие и среди ряда советских исследователей. М. И. Будыко предлагал, например, "уточнить формулировку актуалистического подхода" и основывать его "на использовании не только закономерностей процессов, непосредственно наблюдаемых человеком, но и закономерностей тех современных процессов, которые безусловно происходят, но по тем или иным причинам непосредственно наблюдаться не могут" [Будыко, 1984. С. 328]. К такого рода процессам Будыко относит те события внеземного происхождения, которые происходят с низкой частотой.

Астероидной гипотезе и глобальным катастрофам специальное внимание уделил Л. П. Татаринов [19856, 1987]. По его мнению, периодическое падение на Землю астероидов диаметром 10 км и более можно считать доказанным, но хронологическое совпадение этих катастрофических событий с массовыми вымираниями весьма сомнительно. Во-первых, процессы вымирания в большинстве групп начались за сотни тысяч, а то и миллионы лет до момента предполагаемой катастрофы; во-вторых, смена биоты даже на рубеже мела и палеогена не была внезапной. Палеонтологический материал свидетельствует о том, что это был продолжительный и многоэтапный процесс, носивший характер избирательного замещения. Так, по мнению Татаринова [1987], динозавры, скорее всего, пали жертвой конкуренции со стороны молодой прогрессивной группы млекопитающих, появившихся еще в конце триаса за 130 млн лет до вымирания динозавров. Татаринов справедливо утверждает, что даже гигантская катастрофа, предположительно способная уничтожить жизнь на половине поверхности земного шара, привела бы к вымиранию незначительного числа семейств животных и растений. В случае катастрофы глобального масштаба вымирание оказалось бы неизбирательным. Отсюда закономерен вывод, что ни одна из "катастрофических" моделей не

объясняет смысла биотических процессов, происходивших в критические моменты истории Земли, и что популярность самих моделей держится на чисто психологической склонности людей к новизне. В связи с тем что мысль о внезапном ударном воздействии катастроф наталкивается на серьезные противоречия, в последние годы все большее внимание обращается на отдаленные последствия падения астероидов или их сочетание с другими факторами. Так появляются различные гипотезы, промежуточные между чисто космическими и теллурическими. К ним принадлежат, например, "радиоактивная", "вулканическая" и "ледниковая".

Принимая, что появление радиоактивных изотопов на поверхности Земли обусловлено их постоянной миграцией из недр земного шара, современная наука не отрицает возможности их возникновения под воздействием космического излучения. Что касается действия изотопов на живые существа, то оно отличается высоким мутагенным эффектом и длительностью, соответствующей периоду их распада. Одна из первых гипотез, основанных на действии радиоактивности, была высказана Е. А. Ивановой [1955]. Изучая ископаемую фауну морских беспозвоночных среднего и верхнего карбона Русской платформы, она пришла к выводу, что смена их фаунистических комплексов предшествовала периодам диастроф и, по-видимому, вызывалась действием радиоактивных элементов. Впоследствии сходные гипотезы получили развитие как в нашей стране, так и за рубежом.

С недавнего времени все большее значение стали придавать катастрофическим последствиям вулканической деятельности, причем возобладала тенденция рассматривать ее как следствие падения на Землю небесных тел. Считается, что столкновение астероида с Землей вызывает серию вулканических извержений взрывного характера, продолжающихся сотни или даже тысячи лет. По подсчетам О. Туна [Toon et al., 1982], вследствие падения крупного астероида температура воздуха над океанами снижалась на 2-3° С и держалась на этом уровне в течение более чем двух лет, а над континентами - на несколько десятков градусов и не поднималась до полугода. В пересчете на среднее для всей Земли получается снижение температуры на 9° С.

Зависимость вымирания от падения температуры в результате извержений, охватывающих чуть ли не весь земной шар, более двадцати лет изучает известный советский климатолог М. И. Будыко [1964, 1967, 1971 и позднее]. По его данным, суммарная солнечная радиация, достигающая поверхности Земли, падает более чем на 50% и средняя температура у земной поверхности понижается на 5-10% на срок в несколько десятков месяцев. Такого похолодания было, по его мнению, достаточно для быстрого вымирания большинства stenothermных животных, в том числе из состава мезозойской фауны [Будыко, 1984. С. 308. 309].

Таким образом, гипотезы, чисто теллурические по своей природе и происхождению, вступили в наше время в тесное взаимодействие с концепциями, имеющими своей отправной точкой идею о первенствующей роли космических или тех или иных внеземных факторов. Они светят теперь как бы их отраженным светом. Убежденный сторонник идеи подчинения ритма жизни на Земле космическим

причинам академик Б. С. Соколов пишет: "Кажется, что только внешние по отношению к живым системам события могли синхронно и в одном направлении воздействовать на них. И трудно представить какой-либо другой источник такого эффективного воздействия на органический мир Земли, кроме изменений в солнечной радиации и других видов еще более мощного космического излучения, хотя и действующих постоянно, но подверженных резким колебаниям вплоть до "ударных". Они-то и могли быть источником крупных событий в развитии жизни..." [Соколов, 1981. С. II]. Он добавляет также, что в комплексном влиянии на ход развития органического мира космическая радиация была теснейшим образом связана с климатическими изменениями, состоянием физических полей Земли и геохимическими процессами на ее поверхности.

Теллурические гипотезы Н. Ньюэлла и В. А. Красиловой

Но каким бы большим влиянием ни пользовались космические гипотезы, во второй половине нашего века по-прежнему находятся авторы, которые пытаются объяснить смену флор и фаун чисто земными причинами. Нарисованная нами картина состояния проблемы была бы неполной, если бы мы не коснулись еще двух гипотез теллурического характера.

В 1963 г. американский палеонтолог Н. Ньюэлл [Newell, 1963] выдвинул предположение, что периодические массовые вымирания животных могли быть обусловлены эвстатическими (вековыми) колебаниями уровня Мирового океана, наступавшими, например, вследствие диастрофизма. При этом Ньюэлл опирался на данные геологии, свидетельствующие, что дно Тихоокеанского бассейна, начиная с мелового периода, испытывает медленное опускание относительно окружающих материков. В течение палеозоя и мезозоя суша возвышалась над морем в очень небольшой степени и, по мнению автора, достаточно было уровню океана подняться всего на несколько футов, чтобы произошло затопление огромных территорий, или настолько же опуститься, чтобы осуществился спад океанических вод. Периодические трансгрессии и регрессии должны были приводить к глубоким экологическим переменам в прибрежных сообществах. Но в силу трофических связей перемены неизбежно распространялись и на животное население внутренних частей суши и моря. Моменты максимального затопления материков совпадали, по Ньюэллу, с периодами наибольшей эволюционной диверсификации, когда увеличивалось число биотопов, особенно болотистых. Морские регрессии, напротив, уменьшали наличное число биотопов, ужесточали давление естественного отбора и приводили к массовым вымираниям. Ньюэлл следует в этом отношении за П. Клаудом [Cloud, 1948], который усматривал значение трансгрессий в увеличении разнообразия биотопов и снижении давления отбора.

Любопытно, что Ньюэлл включает в качестве одного из факторов вымирания такой чисто экологический механизм, как исчезновение ключевых видов, находящихся в основании

экологических пирамид. Говорит он и о "соблазне" использования факта конкуренции со стороны более приспособленных форм, однако до осознания ведущей роли в вымирании биотических факторов Ньюэлл не доходит.

По расчетам Ньюэлла, на протяжении 600 млн. лет геологической истории было 30 больших и сотни малых колебаний уровня моря. В течение этого же времени произошло шесть крупных революционных преобразований и также сотни мелких изменений в органическом мире, в результате которых в общей сложности полностью вымерло две трети семейств животных [Newell, 1963. С. 77, 92]. По поводу несоответствия числа больших колебаний уровня моря и биологических революций в статье Ньюэлла ничего не говорится.

В более поздней работе [Newell, 1967] Ньюэлл осуществил статистический анализ вымирания семейств главных групп животных по периодам геологической истории. Приводимая им диаграмма, охватывающая 2250 семейств ископаемых и ныне живущих животных, отражает этапы наибольшего вымирания и расцвета животного мира. Из нее следует, что в конце кембрия вымерли 52% всех существовавших ранее семейств, в конце девона - 30, в конце перми - 50, в конце триаса - 35 и в конце мела-26%. Таким образом, резюмирует Ньюэлл, "на протяжении относительно коротких промежутков времени от четверти до половины всех семейств животных земного шара исчезли, тогда как средняя скорость вымирания для всех геологических периодов составила приблизительно 17%, а минимальная - 3%" [Ibid. С. 76-77]. Из этого же анализа следовал и другой важный вывод: "после вымирания наступали моменты необыкновенного расцвета (новых форм.- В. Н.) в свободных экологических нишах. Скорость эволюции после периодов массового вымирания резко возрастала" [Ibid. С. 77].

Анализ, проведенный Ньюэллом, подтвердил, таким образом, стандартное представление об этапности макроэволюции. Его же гипотеза о трансгрессиях и регрессиях как ее причине встретила сочувственное отношение со стороны ряда специалистов [House, 1963; Webb, 1969; Wiedmann, 1973; Линдберг, 1973; Fischer, 1981; Валлизер, 1984; Уэбб, 1986]. В одной из работ Ньюэлл [1986] подтвердил свою приверженность климатической гипотезе, но при этом высказал предположение о множественности причин, обуславливавших вымирание, и возможной уникальности диастрофических событий на границах некоторых эпох.

Рис. 8. Эпоха вымирания и расцвета животных [Ньюэлл, 1967]

1 - первое известное появление, 2 - последнее известное появление, 3 - оледенения, 4 - температурные минимумы (без оледенений)

Широкую известность в нашей стране получила концепция палеобиолога В. А. Красиловой [1973, 1977, 1985], считающего основной причиной этапности макроэволюции "климатические циклы",

приуроченные к глобальным фазам орогенеза. Красилов подошел к проблеме движущих сил макроэволюции с широких и единственно правильных системно-биологических позиций. В его представлении, судьбы таксонов любого ранга определяются преимущественно биоценотическими отношениями, состоянием экологических сообществ, которые, в свою очередь, детерминируются изменениями в равновесии" системы "климат-биоценоз". Поэтому Красилов с полным правом рассматривает переломные моменты в истории органического мира как сингенетические²⁶ революции.

Сущность концепции Красилова состоит в следующем. Продолжительные периоды гомеостатического состояния экосистем (они длятся около 100 млн. лет) сменяются относительно, краткими периодами, когда вследствие периодических изменений климата экологически закрытые биоценозы превращаются в открытые. При этом снижается давление отбора и "изменяется общая направленность развития ценотических популяций", а именно "тенденция к сужению экологических ниш, специализации и утрате части; адаптивного комплекса сменяется на противоположную - к экологической экспансии и приобретению новых адаптации" [Красилов, 1973. С. 236].

О характере биоценотических процессов, вызываемых изменениями климата, Красилов судит по тенденциям эволюционного развития биоценозов, наблюдаемым в тропиках и средних широтах с их выраженной сменой сезонов. Как известно, по мере продвижения к экватору экологическая "емкость" (плотность заполнения видами) биоценозов возрастает, а при движении в обратном направлении - падает. Из этого факта Красилов делает вывод, что при похолодании "биоценозы оказываются перенасыщенными, а при потеплении - недонасыщенными" [Там же]. В первом случае на основе усиления г-отбора (на скорость роста популяций) и элиминации "избыточных" видов происходили упрощение структуры биоценозов и снижение шансов таксонов на "перестройки мегаэволюционного плана". Во втором случае за счет усиления К-отбора (на эффективность использования ресурсов), дробления экологических ниш, адаптивной радиации шло усложнение биоценозов и становление новых типов организации (типогенез, или возникновение анастроф)²⁷ [Красилов, 1977. С. 170-171].

На большом фактическом материале Красилов демонстрирует совпадение периодов вымирания и анастроф у животных и растений на важнейших рубежах геологической истории и их хронологическое соответствие фазам изменения климата [Tappan, 1958; Nairn, 1965; Bryson et al., 1970; Frerichs, 1971; и др.]. Отчетливую связь с климатом он усматривает и в синхронной смене доминирующих типов животных и растений от позднего палеозоя до кайнозоя включительно. Нельзя не отметить, что, предлагая в целом логически стройную сингенетическую концепцию макроэволюции, Красилов ополчается против дарвиновского механизма вымирания, основывающегося на конкурентном вытеснении примитивных форм прогрессивными. В этой связи он солидаризируется с Ф. Айалой [Ayala, 1969], показавшим, что между экологически близкими видами часто устанавливается динамическое равновесие, и отмечает, что принцип конкурентного

исключения Гаузе нуждается в соответствующей корректировке. В поддержку позиции Красилова мы могли бы сослаться на еще более раннее экспериментальное свидетельство сосуществования двух экологически близких видов - работы французских генетиков Ж. Тейсье и Ф. Л'Еретье [L'Heritier, Teissier, 1935, 1937a, в], обосновавших существование балансирующего отбора.

Вместе с тем Красилов решительно высказался и против попыток свести причины вымирания к прямому кратковременному действию каких бы то ни было (в том числе и климатических) катастрофических факторов. Главный аргумент против подобных гипотез он усматривает в длительности протекания сингенетических революций, растягивающихся на миллионы лет. Такие революции могли совершаться только под действием фактора, способного глубоко изменить гомеостатические свойства биоценозов.

Итак, основные события мегаэволюции, по Красилову, представляют собой следствие периодических сингенетических революций, вызываемых циклическими изменениями климата. О значении последних он пишет так: "Приуроченность эволюционных рубежей к тектоническим и климатическим перестройкам отражает основную закономерность эволюционного процесса... Эти перестройки не только "вливали" на ход эволюции (в чем все так или иначе согласны), но были ее основной движущей силой" [Красилов, 1977. С. 171]. Только благодаря им возможно само "естественное членение геологической истории, причем ранг стратиграфических подразделений, очевидно, отвечает масштабу климатических циклов" [Красилов, 1973. С. 238]. Сами же климатические циклы связаны, по Красилову, с эволюцией литосферных плит и глобальными фазами орогенеза, тогда как мелкие, по всей вероятности, определяются космическими факторами.

Таблица 1

Число отрядов, появившихся в последовательные периоды фанерозоя [Красилов, 1977]

Группа организмов

Венд-кембрий

Ордовик

Силур

Девон

Карбон

Пермь

Триас

Юра

Мел

Палеоген

Неоген

Фораминиферы

Губки

Кораллы

Брахиоподы

Брюхоногие

Двустворки

Головоногие

Морские лилии

Морские ежи

Насекомые

Рыбы

Рептилии

Плацентарные млекопитающие

1

4

2

2

1

2

2

-

-

-

-

-

-

-

-

-

8

4

-

1

8

6

2

-

-

-

-

2

1

-

2

-

1

-

1

-

-

-

-

-

4

-

-

-

-

-

4

-

1

1

4

-

-

1
-
-
-
4
-
1
-
1
9
-
2
-
-
-
-
-
-
-
-
1
-
-
-
1
-
1
-
-
-
-
2
-
-
-
-
1

1
1
2
-
5
-

3
-
-
-
-
1
2
-
3
-
-
2
-

1
-
3
-
2
-
-
-
-
1
-
-
-
1

-

-

-

-

1

-

-

-

-

-

-

-

12

-

-

-

-

-

-

-

-

-

-

-

-

1

Bcero

14

29

8

14

18

3

12

11

8

13

1

В недавней работе Красилов [1986] отмечает, что периодичность геологических кризисов - около 180 и около 30 млн. лет - указывает на то, что эти кризисы возникают вследствие взаимодействия Земли с другими космическими телами, поскольку первый период соответствует галактическому году, второй - периоду вертикальных колебаний солнечной системы около галактической плоскости.

В связи с концепцией сингенетических революций уместно сказать об общей методологической позиции Красилова [1986]. Никто не станет отрицать, что эволюционный процесс, как отмечает этот автор, охватывает сложные системы с четко выраженной иерархической структурой и протекает на различных организационных уровнях, каждый из которых обладает известной автономией, но в то же время связан как с низшими, так и с высшими. Соответственно и селективные процессы носят многоуровневый характер. Но далее мнения расходятся. Одни - редуccionисты - склонны сводить свойства системы к свойствам ее компонентов и ищут первопричину развития в низших (мелких) компонентах. Таковы, в частности, "синтетисты", полагающие, что пружина эволюции начинает раскручиваться с самого элементарного уровня - случайных генных мутаций. Другие исследователи признают существование особых системных свойств, создаваемых взаимодействием компонентов и у самих компонентов отсутствующих. Всякая система стремится к сохранению самой себя и входящих в нее подсистем, хотя бы ценой их изменения. Наиболее серьезные испытания для ее судьбы, с которыми ей труднее всего справиться, приходят, безусловно, извне, т. е. от систем более высокого уровня. Применительно к систематическим группам организмов таковыми оказываются в нисходящем порядке: система, связывающая Землю с другими небесными телами, земная биосфера, составляющие ее экосистемы.

Придерживаясь такого понимания системности, мы всецело разделяем позицию Красилова, согласно которой импульс к эволюционному развитию, зарождающийся на самом высоком уровне и передающийся сверху вниз (от системы к ее компонентам), оказывается гораздо более могущественным, чем идущий в обратном направлении. Поэтому истинные причины изменения таксонов следует искать на экосистемном уровне²⁸.

В целом о концепции Красилова следует сказать, что, несмотря на методологическую корректность и биологическую логичность, она остается всего лишь гипотезой. Это связано с общими трудностями в изучении критических эпох геологической истории, о которых будет сказано ниже, а в данном случае

с гипотетичностью крупномасштабных изменений климата, точная хронологическая привязка которых до сих пор не может считаться выясненной²⁹.

Трудности в оценке массовых вымираний

В заключение целесообразно остановиться на развитии статистических исследований массовых вымираний и оценке степени их достоверности в связи с неполнотой палеонтологической летописи. В течение последних 15 лет наблюдалась возрастающая тенденция к охвату статистическим анализом все большего числа таксономических групп и их низведению в идеале до видового уровня.

Г. П. Леонов [1973] по материалам капитальной отечественной сводки "Основы палеонтологии" построил значительное число графиков, отражающих развитие многих групп органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя на уровне семейств и отрядов. Он пришел к выводу, что изменения, особенно при сопоставлении фаун и флор, асинхронны и не обнаруживают четкой закономерности. Противоположная картина резкого вымирания на указанном рубеже предстает в сводке Д. Рассела [Russell, 1977], сгруппировавшего исследуемые таксоны по экологическому признаку в планктонные, бентосные, нектонные, наземные и воздушные. Почти внезапно вымирают 28 отрядов и классов и возникают 8 новых групп. Появляются в мелу и продолжают существовать в кайнозое 5 групп. При анализе изменений на родовом уровне (всего учтено 2868 родов) тот же автор установил величину вымирания около 50%, наиболее сильного среди морских организмов.

Таблица 2

Величина вымирания родов на рубеже мезозоя и кайнозоя [Russell, 1977]

Группа организмов (по образу жизни)

Число родов до вымирания

Число родов после вымирания

Выжившие, %

Пресноводные

36

35

97

Наземные (включая пресноводных)

226

183

81

Планктонные микроорганизмы

298

173

58

Придонные морские организмы

1976

1012

51

Плавающие морские организмы

332

99

30

2868

1502

52

Интересны также данные Рассела о сокращении числа видов во многих родах после вымирания. В итоге к началу третичного времени вымирает около 75% видов, существовавших в конце мела. Столь грандиозный масштаб вымирания автор подтвердил и в более поздней сводке [Russell, 1979]. К сожалению, эти данные не отражают конкретный ход событий, так как мел и третичный период рассматриваются Расселом без подразделений на века.

В 1982 г. американские палеонтологи Д. Рауп и Дж. Сепкоский [Raup, Sepkosky, 1982] произвели статистический анализ вымирания морских животных на протяжении фанерозоя на материале 3300 семейств. Они пришли к заключению, что за это время были по крайней мере четыре массовых вымирания - в конце ордовика, в конце перми, в конце триаса и в конце мела - и в общей сложности вымерло 2400 семейств. Наиболее резкое вымирание приходилось на конец перми.

Применив усовершенствованную технику анализа, эти же авторы [Raup, Sepkosky, 1984] обнаружили на протяжении последних 250 млн лет геологической истории девять бесспорных пиков вымирания, следующих друг за другом с четкой периодичностью в 26 млн. лет в мезозое и кайнозое и 34 млн. лет в палеозое. Следует, однако, заметить, что обе сводки не отличаются достаточной полнотой, поскольку не учитывают изменений в составе растительных и наземных животных организмов и не позволяют вести анализ на родовом уровне.

Рис. 9. Периодичность массовых вымирании за последние 250 млн. лет

По оси абсцисс - время и геологические периоды; по оси ординат - интенсивность вымирания в процентах вымерших семейств; вертикальными линиями, более или менее совпадающими с пиками вымирания, показаны временные интервалы в 26 млн. лет [Рауп, Сепкоски, 1984]

Примечательна последняя работа "Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира" [Шиманский, Соловьев, 1982], вышедшая в СССР под редакцией академика Л. П. Татарина и не имеющая аналогов в мировой литературе. В ней дан детальный анализ смены разных групп беспозвоночных, позвоночных и растений не только на семейственном, но и на родовом уровне. По некоторым же группам динамика прослежена на уровне видов.

В работе говорится, что картина смены органического мира в целом отличается исключительной сложностью. Несомненно значительное вымирание в самых различных классах. Наиболее впечатляющим оно было среди пресмыкающихся. Из 63 семейств, существовавших в конце мела, 39 не дожили до кайнозоя (63%).

Сильнее всего вымирание сказалось на видах и родах, слабее - на семействах, и оно почти не отразилось на более высоких таксонах. Имелись классы, вымирание в которых не совпадало по времени с массовым вымиранием в других группах (таковы гастроподы и насекомые). В некоторых случаях вымирание видов и родов (последних в данной группе) в последнюю эпоху мела (Маастрихте) шло очень постепенно (аммоноидеи, иноцермы). В большинстве случаев значительное вымирание охватывало только часть крупных таксонов класса, в остальных же случаях оно было незначительным или даже не происходило вовсе (мшанки, головоногие). В итоге авторы сводки отмечают, что хотя на описываемом рубеже и шло очень сильное изменение состава большинства групп, полная их перестройка растягивалась на многие миллионы лет, и кайнозойский облик фауны приобрела только к эоцену [Шиманский, Соловьев, 1982. С. 30].

Из содержания приведенных сводок напрашивается вывод о значительных трудностях, с которыми приходится сталкиваться как при изучении самих критических эпох в жизни биоты, так и при сопоставлении данных, полученных разными авторами. Прежде всего недостаточны надежность и точность сведений о стратиграфической привязке палеонтологического материала. Даже в такой капитальной советской сводке, как "Основы палеонтологии", в большинстве случаев указывается только эпоха существования таксона и редко - век. Отсюда невозможность судить о точном распределении таксона. Серьезное препятствие составляет также то обстоятельство, что палеонтологи пока не располагают возможностью рассматривать развитие органического мира в целом на видовом уровне. Осложняет дело и субъективность в подходе к систематике организмов.

Наконец, очень важным объективным фактором, снижающим достоверность получаемых результатов, является известная неполноценность фактических данных, связанная с неполнотой

палеонтологической летописи, с переселением отдельных групп в новые экологические ниши, с плохими условиями захоронения и пр.

Действительно, заключение о существовании в ту или иную эпоху данного рода (или вида) обычно делается при наличии соответствующих находок. Если таких находок для указанного момента нет, резюмируют, что данный род (или вид) вымер. Однако подобное заключение по многим причинам может не соответствовать действительности. Ясно также, что если из-за ограниченности числа находок по данной группе они обнаруживаются не для каждого рассматриваемого интервала времени, то перед моментом массового вымирания неизбежно будут отмечаться исчезновения того или иного числа родов (или видов), которые в действительности вовсе не вымерли. Чем фрагментарнее палеонтологическая летопись, тем большее число таких "псевдовымираний" будет зафиксировано до действительного исчезновения соответствующих форм.

Общим недостатком статистических сводок по вымиранию является учет минимального числа достоверных массовых вымираний, тогда как их фактическое число может быть гораздо большим. Не меньшие трудности стоят на пути доказательства периодичности крупномасштабных изменений абиотических факторов. Думается, что если даже будут доказаны реальность тех или иных событий катастрофического масштаба и их временная сопряженность с важнейшими биологическими революциями, это еще не будет означать, что тем самым доказана решающая роль этих событий в судьбах больших групп животных и растений.

Вот почему следует признать, что на современном уровне знаний решить проблему этапности и сопряженности макроэволюции не представляется возможным. Для этого потребуются огромные усилия многих специалистов разного профиля, и можно ожидать, что фронт соответствующих исследований будет расширяться.

Однако совершенно ясно, что предполагаемые случаи этапности в развитии биоты нельзя объяснить какой-либо одной, пусть самой могущественной, причиной. Судя по всему, на каждую группу организмов действовал целый комплекс абиотических и биотических факторов (в их системном единстве), причем решающую роль должна была играть взаимозависимость групп в реальных экосистемах при контролирующей функции биосферы в целом. Радикальные изменения в состоянии этих высших уровней интеграции живого, нарушавшие их гомеостаз, вызывали сложнейшие цепные реакции по всем нижележащим уровням.

Поэтому наиболее перспективной стратегией исследований можно считать изучение динамики биомассы в прошлые эпохи, как это настоятельно рекомендует Л. П. Татарин [1983, 19856], и взаимодействия организмов с окружающей средой на уровне глобальной экологической системы.

МАКРОМУТАЦИОНИСТСКИЕ ГИПОТЕЗЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ 40-50-х ГОДОВ XX в.

Знакомясь с работами Кено конца 30-х годов, мы установили, что длительные размышления привели его к понятию системной мутации и представлению о том, что именно такой тип мутаций лежит в основе крупномасштабной надвидовой эволюции. Ниже будет показано, что идея макроэволюции, осуществляющейся с помощью редких одноразовых мутаций большой амплитуды, вызревала постепенно в течение длительного времени и не только среди генетиков. Но сейчас для нас важен тот факт, что именно в 40-50-х годах она становится самой революционной генетической гипотезой макроэволюции, пугающей своей радикальной новизной, и в той или иной форме остается в активе эволюционной мысли до сегодняшнего дня. Упрочение и распространение этой гипотезы, происшедшие с большим запозданием, связаны не столько с именем Кено, сколько с именем другого выдающегося генетика - Р. Гольдшмидта.

Гипотеза Р. Гольдшмидта

Рихард Гольдшмидт, немец по происхождению³⁰, известен как автор классических исследований по генетике пола у непарного шелкопряда, по цитологии простейших, а также как один из основателей физиологической генетики. На протяжении двух десятилетий он успешно разрабатывал проблемы микроэволюции, оставаясь убежденным дарвинистом. Однако в итоге изучения изменчивости непарного шелкопряда он пришел к заключению, что географические расы и подвиды вовсе не являются зачинающимися видами. На этом основании, как пишет сам Гольдшмидт в своей автобиографии [Goldschmidt, 1960. P. 318], он примерно к 1932 г. радикально изменил свои взгляды на механизмы образования видов и всех надвидовых систематических категорий, встав на позиции макромутационизма.

В 1940 г. в Нью-Хавене вышла его широкоизвестная книга "Материальные основы эволюции" [Goldschmidt, 1940], более половины которой посвящено генетическим причинам макроэволюции. Она подвела итог его соображениям по этой проблеме высказывавшимся в 20-30-е годы, и всем своим содержанием была направлена против дарвинизма.

Гольдшмидт делит мутации по степени их влияния на организм на две категории - микромутации и системные мутации, проводя между ними резкую грань. Под первой категорией он подразумевает обычные генные, или точковые, мутации. Они изменяют лишь отдельные признаки организма, производя вариации частного поверхностного характера. Результатом накопления микромутаций является микроэволюция, или "эволюция в пределах вида". Микроэволюции посвящена вся первая часть книги.

Здесь Гольдшмидт рассматривает природу единичных мутаций, местный полиморфизм, подвиды и географические расы с их клинальной изменчивостью, ограничивающие ее факторы, действие изоляции и пр. Основным механизмом микроэволюции он считает постепенную аккумуляцию микромутаций, которые лишь в отдельных случаях могут дополняться случайными локальными макромутациями или их полиморфными рекомбинациями. Согласно определению Гольдшмидта, "микроэволюция через накопление микромутаций - мы можем также сказать „неодарвиновская эволюция" - это процесс, который ведет к диверсификации строго в пределах вида и обычно, если не исключительно, осуществляется ради адаптации вида к особым условиям, существующим на территории, которую он в состоянии занять" [Goldschmidt, 1940. P. 183]. Различия между подвидами носят обычно клинальный характер, но "совокупность подвидов" (иначе говоря, биологический вид) отделена от другой совокупности (или другого вида) четким разрывом, который, как это особо подчеркивает Гольдшмидт, не может быть заполнен обычными генными мутациями. Отсюда Гольдшмидт делает вывод (выделяя его курсивом): "Подвиды поэтому на самом деле не являются ни зарождающимися видами, ни моделью для возникновения видов. Они являются более или менее разнообразными тупиками внутри видов. Решительный шаг в эволюции, первый шаг к макроэволюции, шаг от одного вида к другому требует иного эволюционного метода, отличного от простой аккумуляции микромутаций" [Ibid]. Этому "иному эволюционному методу" посвящена вторая часть книги, озаглавленная "Макроэволюция". В чем же он состоит?

Источником макроэволюционных новшеств является, по Гольдшмидту, вторая категория мутаций - мутации системные, которым и уделено здесь главное внимание. Под системными мутациями Гольдшмидт понимает такие радикальные преобразования внутренней структуры хромосом, которые полностью меняют физиологическую реакционную систему организма и, видоизменяя ход индивидуального развития, приводят к возникновению нового фенотипа и нового вида, резко отличного от прежнего по целому ряду важнейших признаков. Неотъемлемые свойства системных мутаций - координированный характер возникающих морфологических (фенотипических) изменений и их формирование в одном поколении, благодаря чему новая видовая форма оказывается отделенной от исходной родительской непреходимым разрывом без каких бы то ни было переходных состояний. Вопреки попыткам Гольдшмидта подвести под идею системных мутаций солидную фактическую базу, используя накопившийся в генетике материал по хромосомным перестройкам, она в действительности остается у него бездоказательной гипотезой. Вместо того чтобы дать точные и неопровержимые доказательства существования системных мутаций Гольдшмидт ограничивается указанием, что они "способны объяснить" многие факты [Ibid. P. 240]. В числе последних он приводит примеры сложных взаимных адаптации, таких, как взаимные приспособления в строении цветов и насекомых, знаменитый "конек" телеологов - "fremddienliche Zweckmassigkeit"³¹, галлы растений с "преформированным" выходным отверстием, многочисленные случаи мимикрии. Говоря

о виде парусников *Papilio dardanus*, имеющем несколько морфологических типов самок, поразительно точно копирующих ядовитых бабочек других семейств, Гольдшмидт отмечает, что их миметические признаки вряд ли могли обладать какой-либо селективной ценностью до того момента, пока не оформилась целостная адаптация. Тем самым Гольдшмидт утверждает, что подобное приспособление могло быть результатом лишь одного неделимого акта. Данный аргумент и сам подбор примеров - далеко не оригинальный прием. Им пользовались многие биологи до Гольдшмидта, в частности Кено [Назаров, 1984].

Как уже было сказано, Гольдшмидт связывал системные мутации с крупными преобразованиями в строении хромосом. Заключаются эти преобразования не в "качественном химическом изменении"³² их компонентов, а исключительно в порядке их расположения. Таковы обычные инверсии, нехватки (делеции), транслокации, инверсии, описанные цитогенетиками. Случаи их обнаружения уже собраны в руководствах ряда авторов [Dobzhansky, 1937; Darlington, 1937; Vandel, 1938]. Совершенно ясно, что, высказывая данное соображение, Гольдшмидт опирался на недавно установленное явление эффекта положения гена, которому дал иное толкование. Хромосомная природа системных мутаций как раз и делает понятным, почему новый вид, связанный со становлением новой стабильной реактивной системы, может возникать "мгновенно или несколькими последовательными шагами", разделенными "непроходимыми" перерывами. "Системная структурная мутация,- заключает Гольдшмидт,- представляется главным генетическим процессом, ведущим к макроэволюции, то есть эволюции за пределы тупиков микроэволюции" [Goldschmidt, 1940. P. 245].

Развивая представление о системных макромутациях, Гольдшмидт многократно и настойчиво подчеркивает, что они определяются не какой-то одной внутренне преобразованной хромосомой, а всем хромосомным комплексом в целом и полностью обособлены от микромутаций. В связи с этим он наряду с признанием более или менее независимого действия индивидуальных хромосом (точнее, их перестроек) предпочитает говорить о единой зародышевой плазме. Именно она, взятая как целое, контролирует, по мнению Гольдшмидта, реакционную систему организма, которая представляет собой не мозаику разрозненных реакций, а единую систему развития.

Подобный взгляд на материальную основу развития как нечто целостное и неделимое невольно напоминает интегративную гипотезу Филипченко. Будучи антиподами по вопросу о носителе наследственных потенций, они, однако, сходятся во взгляде на процесс их реализации концептуально. С этих позиций Гольдшмидт резко ополчается на теорию гена и дарвинистскую идею накопления под действием естественного отбора генных мутаций как источник видообразования, которые сам некогда разделял. Оппозиция атомистической теории гена и сопутствующим ей трудностям объединения мозаичного действия отдельных генов в рамках единого и целостного организма проходит лейтмотивом через всю книгу Гольдшмидта. Он категорично заявляет, что классическая атомистическая теория гена не является необходимой ни для генетики, ни для эволюционного учения,

что она "блокирует прогресс эволюционной мысли" (как это якобы произошло в случае Добжанского) и, если не будет устранена, повергнет генетику в состояние кризиса [Ibid. С. 209, 243]. Вместе с ликвидацией теории гена отпадет и дарвиновский принцип аккумуляции микромутаций, абсолютно непригодный для понимания макроэволюции³³. Привлекает внимание тот факт, что и в данном контексте Гольдшмидт подчеркивает полную независимость возникновения хромосомных перестроек от "так называемых генных мутаций".

Гольдшмидт предпринял попытку связать реконструкцию хромосом с физиологическими процессами развития и разработать целостную концепцию, составившую предмет новой научной дисциплины - физиологической генетики [Goldschmidt, 1938]. По этой концепции, единственное генетическое изменение, происшедшее на самых ранних стадиях эмбриогенеза, пусть даже небольшая системная мутация, посредством цитоплазмы влияет на темп формообразовательных реакций, замедляя одни из них и ускоряя другие. При этом основными действующими агентами выступают различные гормоны, которые управляют локальными процессами роста и приводят к результатам огромной морфологической значимости. В итоге изменяется весь ход индивидуального развития и возникает новая сбалансированная система, которая в случае ее жизнеспособности оказывается и новым видом. Это в целом рациональная схема послужит в дальнейшем основой многих гипотез макроэволюции через одноразовое преобразование онтогенеза, в которую разные авторы внесут лишь частичные коррективы. Что (касается Гольдшмидта, то он был убежден, что созданная им модель макроэволюции через системные мутации применима к формированию систематических категорий любого ранга - от вида до типа.

Гипотеза Гольдшмидта о макроэволюции крупными скачками органически входит в широкий поток сальтационистских теорий, представленных на пороге XX в. уже знакомыми нам именами Коржинского, де Фриза, Иекеля, Вудварта, а позднее - Вальтера, Дакке, Шиндевольфа, Берга, Соболева и многих других. Сам Гольдшмидт в числе своих предшественников называет имена только двух английских ботаников-систематиков - Г. Гаппи и Дж. Уиллиса, пришедших к идее макроэволюции, совершающейся "большими шагами", независимо от генетиков. Первый [Guppy, 1906] сделал подобный вывод на основе изучения флоры островов Тихого океана, второй - анализируя признаки растений мировой флоры. Уиллис [Willis, 1923] собрал много примеров появления у разных видов признаков всех уровней значимости, якобы приобретенных сразу или в несколько приемов. В подтверждение реальности макромутаций Гольдшмидт, в частности, цитирует следующий абзац из упомянутой работы Уиллиса: "Они (менделисты.-В. Н.),-писал Уиллис,-как будто склонны думать, что раз они сами не видели "большой" мутации, то она невозможна. Но такая мутация всего лишь чрезвычайно редка для того, чтобы дать миру все те виды, которые она когда-либо содержала. Как я уже отмечал... одной большой и жизнеспособной мутации, встречающейся на участке поверхности земли в несколько квадратных ярдов и, возможно, один раз в пятьдесят лет, по-

видимому, будет достаточно. Шансов заметить такую мутацию практически нет..." [цит. по; Goldschmidt, 1940. P. 211].

Приведенные соображения Уиллиса Гольдшмидт полностью разделяет. Он также полагает, что подтвердить, равно как и опровергнуть, его гипотезу макроэволюции генетика как наука в основном экспериментальная не в состоянии. Если быть совершенно точным, то, согласно мнению Гольдшмидта, для изучения низшего уровня макроэволюции (от вида до семейства) кое-какая информация, основывающаяся на сотрудничестве генетики и систематики, еще пригодна. При изучении же более высокого уровня экспериментальная генетика (за исключением ее раздела - физиологической генетики) как источник информации исключается. Выводы в отношении этого уровня можно делать на основе объединения соображений, вытекающих из общей генетики, с данными эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии [Goldschmidt, 1940. P. 184]. Для автора чисто генетической концепции - далеко идущее признание! К сожалению, оно осталось нереализованным.

Гипотеза Гольдшмидта была бы неполной, если бы он не коснулся возможной судьбы носителей системных мутаций. И Гольдшмидт доводит ее до логического конца, выдвигая чисто умозрительное понятие "обнадеживающих уродов" (hopeful monsters) [Goldschmidt, 1933]. В истории науки оно так и закрепилось за его именем. Идея, побудившая Гольдшмидта сконструировать это понятие, проста. В результате системных мутаций возникает масса уродливых или аномальных форм, сразу устранимых отбором. Однако среди них могут оказаться единичные экземпляры, которые в силу благоприятных обстоятельств уцелеют и дадут начало новому типу организации, основав совершенно новую макроэволюционную ветвь. Это и есть "обнадеживающие", или "многообещающие", уроды. Возникновение нового органического типа посредством жизнеспособных обнадеживающих уродов предполагает, что последние преадаптивным путем приобретают признаки, которые дают им возможность занять иную экологическую нишу. "Уродство, появляющееся благодаря единственному генетическому шагу, могло позволить занять новую средовую нишу и таким образом произвести одним шагом новый тип",-утверждал Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940. P. 390).

Отстаивая идею макроэволюции через системные мутации и обнадеживающих уродов, Гольдшмидт отвергает распространенное мнение (высказанное, в частности, в работе [Dobzhansky, Socolov, 1939]) о неизбежной утрате жизнеспособности хромосомными мутантами. При этом он указывает, что новые структуры могут выжить в популяциях только в отсутствие давления отбора на гетерозиготы и при специфических условиях инбридинга.

Обращает на себя внимание тот факт, что и эту гипотезу Гольдшмидт не пытается обосновать подбором сколько-нибудь убедительных фактических данных. Он голословно утверждал, будто ее подтверждает совокупность данных генетики, эмбриологии и систематики. В качестве иллюстрации жизнеспособности уродливых родоначальников новых макрофилогенетических ветвей Гольдшмидт

приводит всего два примера, и оба они неудачны. Это возникновение в природе камбалы с односторонним расположением глаз, а среди домашних животных - таксы. По словам Гольдшмидта, появление карликовой собаки с короткими кривыми ногами представлялось простым уродством до тех пор, пока человек не подобрал для нее подходящую "нишу" - "преследовать барсука в его норе". В данном случае Гольдшмидт также ищет своих идейных предшественников. Он указывает прежде всего на имя Дарвина, который зарегистрировал факты уродств у домашних животных, но не придавал им эволюционного значения, так как полагал, что уродства способны выживать лишь при особых и весьма редко встречающихся обстоятельствах. Но есть малоизвестная книжка натуралиста-любителя Э. Бонавии [Bonavia, 1895] об эволюции животных, одна из глав которой целиком посвящена уродствам. В отличие от Дарвина, Бонавия утверждал, что последние способны играть в эволюции очень существенную роль, поскольку вместе с ними одним большим шагом возникает новая видовая адаптация.

Однако, как это ни удивительно, Гольдшмидт не ссылается на своих самых реальных предшественников и, можно сказать, единомышленников. В его книге совершенно не упомянуты соответствующие работы К. Дареста и Э. Гийено. Дарест жил в XIX в., и рассмотрение его эволюционных представлений слишком вывело бы нас за хронологические рамки главы. Что касается Гийено, то он был современником Гольдшмидта и на его тератологической гипотезе эволюции остановиться совершенно необходимо.

По убеждению Гийено [Guyenot, 1921], только мутации как единственный тип наследственных изменений лежат в основе эволюции. Сообразно различной амплитуде вызываемых ими морфологических изменений мутации могут различаться по величине. Слабые мутации определяют формирование рас, разновидностей и подвидов, сильные лежат в основе возникновения новых видов, родов и даже отрядов. Эту гипотезу Гийено обосновывает, во-первых, сравнением способов гистологических изменений в эмбриогенезе уродов и прежде всего частей скелета со сравнительно-анатомическими рядами ископаемых и современных позвоночных, усматривая между этими способами глубокую аналогию. Во-вторых, он отмечает, что одни и те же уродства у некоторых групп беспозвоночных (например, иглокожих) представляются то как случайные, индивидуальные особенности, то как постоянные признаки видов, родов и семейств.

По мнению Гийено, именно "тератологическая гипотеза" позволяет объяснить происхождение многих узкоспециализированных форм, которые в силу своего уродства оказались обреченными на единственный образ жизни в условиях ограниченного биотопа. Например, Гийено рассматривает исчезновение способности к полету у многих птиц открытых пространств (страусы, казуары, Apteryx, Dinornis, Aepyornis) не как эволюционное новшество, связанное с приспособлением к бегу, а как катастрофическое уродство. Сохранение этих птиц зависело от отсутствия врагов. Одни виды окончательно исчезли, другие находятся на пути к исчезновению. Ни в коей мере нельзя считать

"нормальными" формами муравьедов и ленивцев, лапы которых имеют столь несуразное строение, что первые лишь с трудом передвигаются по земле, а вторые вовсе не покидают кроны деревьев. Подробно анализируя в этом плане организацию неполнозубых и китообразных, Гийено называет их живой "коллекцией уродов".

Продолжая рассуждать в том же направлении, Гийено замечает, что строение любого животного можно было бы описать, используя язык тератологии. Организация самого человека уродлива в сравнении со строением его четвероногих предков. На первый взгляд может показаться несуразным признавать за уродствами какое-либо эволюционное значение. Но подобное ходячее представление, по мнению Гийено, совершенно ошибочно, ибо различие между нормальным и ненормальным весьма относительно и несет печать антропоморфизма.

Различными доводами пытается Гийено опровергнуть самое серьезное возражение против эволюционной роли уродств - их низкую жизнеспособность. Он отмечает прежде всего, что по вопросу о жизнеспособности биологией накоплено недостаточное число фактов, поскольку уродов никто не оставлял для размножения. Он считает ошибочным мнение, будто врожденные уродства всегда связаны с дезинтеграцией, с нарушением координации частей и потерей функций. В отличие от травматических уродств координация частей и органов при врожденных уродствах полностью сохраняется. При этом Гийено ссылается на чрезвычайно интересные исследования Ж. Сальмона [Salmon, 1908], которому на примере эмбрионального развития конечностей у морских млекопитающих удалось показать, с одной стороны, сохранение обычных структурных соотношений и взаимозависимостей при экстремелии (недоразвитии конечностей), возникшей на основе крупной мутации, с другой - близость ведущих к ней процессов обычным морфогенетическим процессам, лежащим в основе нормального онтогенетического развития рудиментов конечностей тюленей и дельфинов.

В описанной работе Гийено всецело разделял точку зрения де Фриза на периодичность мутирования. Он признавал, что виды могут быть неизменными в течение более или менее длительного времени, а затем спорадично или один за другим давать крупные мутации и превращаться в новые формы. Впрочем, в отличие от Гольдшмидта, он тут же признает, что в основе крупных эволюционных изменений могут лежать и мелкие мутации и что вообще величина амплитуды не имеет принципиального значения. А в работе 1930 г. он как будто даже стал отдавать предпочтение мелким мутациям [Guyenot, 1930].

Однако в случае рассмотрения морфологических уродств Гийено сохранил приверженность идее крупных системных мутаций как их непосредственной причины [Guyenot, 1929, 1935, 1946], хотя и не стремился при этом к особым доказательствам. Одновременно он пришел к заключению, что мелкие индивидуальные изменения, на которые опирается теория Дарвина, ввиду отсутствия в природе дифференциальной смертности, не могут служить материалом отбора. В связи с этим Гийено стал

утверждать, что дарвинизм не выдержал экспериментальной проверки [Guyenot, 1939. P. 32]. Так, несколько иным путем, чем Гольдшмидт, Гийено пришел, в сущности, к сходным макроэволюционным выводам.

В конце книги Гольдшмидт с удовлетворением отмечает, что палеонтологи (и особенно их молодое поколение), до недавнего времени игнорировавшие генетику, изменили свою позицию. У них возникла потребность привести свои соображения в соответствие с данными генетики и физиологии развития. При этом Гольдшмидт ссылается на Шиндевольфа [Schindewolf, 1936], выводы которого в отношении характера и темпов осуществления макроэволюционных преобразований полностью совпали с его собственными. Подробнее о содержании этих выводов речь пойдет в одной из последующих глав. Здесь же ограничимся перечнем основных тезисов Шиндевольфа. По его мнению, макроэволюция на высшем уровне происходит эксплозивно, единственным крупным эволюционным шагом, совершающимся на ранних этапах эмбрионального развития. Новый органический тип рождается преадаптивным путем. Переходных форм, которые связывали бы его с предковым типом, никогда не существовало.

Судьба гипотезы Р. Гольдшмидта

Макроэволюционная гипотеза Гольдшмидта поначалу отталкивала специалистов своей фантастичностью. Однако в конце 40-х, а еще вернее в 50-х годах, ей удалось завоевать доверие ряда крупных биологов [Dalcq, 1949, 1954; Schindewolf, 1950a; 1952; Dingemans, 1956; Waddington, 1957], которые подходили к изучению проблем эволюции не столько с точки зрения генетики, сколько с позиции знаний о совокупности процессов индивидуального развития.

В попытке подвести под идею системных мутаций фактическое обоснование английский генетик и эмбриолог К. Х. Уоддингтон обратился к генетике бактерий, цитогенетике и тканевым культурам. В книге "Стратегия генов" [Waddington, 1957] он обращает внимание на явление трансдукции генов у бактерий и указывает на возможность искусственного введения в бактериальную клетку группы генов извне, которые интегрируются с ее геномом. Впоследствии было установлено, что посредством введения в микроорганизмы существующих видов рекомбинантной ДНК, т. е. совершенно чужеродных генов, можно получить новые формы. Эти факты дали основание Уоддингтону предполагать, что нечто сходное может происходить и у эукариотных организмов. Он даже высказал гипотезу о существовании особых "предгенных частиц" нуклеиновой природы, будто бы соединяющихся с обычными генами. В редких случаях эти частицы способны радикально изменить свое поведение и явиться причиной возникновения совершенно нового отряда.

Спустя 12 лет на симпозиуме по теоретическим проблемам биологии в Белладжио (1969) Уоддингтон заявил, что если системная мутация до сих пор не обнаружена у многоклеточного организма, то

сходное явление можно наблюдать в культуре его соматических клеток. Замечено [Green, Torado, 1967], что в них иногда возникают крупные "перетасовки генома", сопровождающиеся значительными морфологическими изменениями. В результате появляется клеточная линия нового типа. Эти факты, по мнению Уоддингтона, свидетельствуют о том, что "нечто подобное "генетической революции" или системным мутациям действительно может происходить" [Waddington, 1969. P. 124].

С гипотезой о "гипермутации", близкой понятию системной мутации, выступил профессор Лозаннского университета (Швейцария) Г. Дэнжеман [Dingemans, 1956]. Как ни странно, но в его представлении подобная крупная мутация связана чаще не с группой генов, а с одним-единственным ("основным") геном, обладающим варьирующим "соматическим выражением" и влияющим на группы сцепленных с ним прочих генов [Ibid. P. 443]. Мутировавший ген якобы всегда приводит к согласованным изменениям целой группы тканей и всех признаков животного. Гипермутации и лежат в основе крупных макроэволюционных преобразований, которые совершаются скачками и отделены друг от друга миллионами лет покоя и стабильности. В силу неизвестной таинственной причины каждая последующая крупная мутация по направлению совпадает с предыдущей, благодаря чему создается направленность эволюции (ортогенез). Эту постоянную ориентацию макромутаций, разделенных огромными промежутками времени, автор провозглашает одним из основных законов эволюции.

Идею макроэволюции на основе системных мутаций подвергли суровой критике такие дарвинисты, как Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, Оленов, Завадский, Симпсон, Ренш, Геберер. Высмеивая эту идею, Майр [1968, 1974] писал, что аномальность "многообещающих уродов", возникающих в результате макромутации, столь очевидна, что их можно отнести лишь к разряду "безнадежных". Они настолько не сбалансированы, что не имеют ни малейшего шанса избежать действия стабилизирующего отбора. Рассчитывать на жизнеспособность резкой мутации означает вступать в противоречие с общим правилом, известным каждому генетику и селекционеру: чем сильнее фенотипическое выражение мутации, тем вероятнее снижение приспособленности ее носителя. К этим соображениям Майра можно было бы добавить, что фенотипический эффект мутации не всегда совпадает с ее величиной.

По мнению Майра, Ренша и Завадского, непреодолимые трудности для гипотезы макроэволюции путем крупных мутаций составляет проблема отыскания "многообещающим уродам" брачного партнера. Неясно также, как без возвратных скрещиваний только от одной пары производителей может возникнуть самостоятельная жизнеспособная популяция - родоначальница нового органического типа. Увлечшись с виду соблазнительной идеей, Гольдшмидт и его последователи абстрагировались от реальной экологической обстановки.

Но и на этом затруднения не кончаются. Для того чтобы макромутации, порождающие уродливые формы, могли положить начало новому виду и более высокой таксономической категории, они должны возникать с большой частотой, ибо только в этом случае один из миллионов уродов мог бы оказаться "небезнадежным". В действительности частота аномальных особей в природе слишком низка.

Что касается хромосомных перестроек, то, как считает Майр [1974], за немногими исключениями они не служат механизмом репродуктивной изоляции и не способствуют видообразованию.

Ренш считал жизнеспособные макромутации в животном мире "принципиально невероятными" [Rensch, 1951, S. II], а Завадский подчеркивал, что "мало обоснованными являются... представления об арогенезе как о чистом формообразовании в результате сверхмаловероятного однократного мутирования особи" [Завадский, 1972. С. 137].

Однако к концу 70-х годов интерес к проблеме макромутаций системного эффекта и их возможному участию в макроэволюционных событиях резко обострился. Это было связано, с одной стороны, с успехами молекулярной биологии и биологии развития, а с другой - с новым подъемом сальтационистских представлений как в палеонтологии, так и в эволюционном учении в целом.

Идеи Гольдшмидта были подняты на щит прежде всего создателями и приверженцами теории прерывистого равновесия, которые солидаризировались с этими идеями не только по существу, но и по форме. Так, Гулд пишет, что "макроэволюция осуществляется через редкий успех этих обнадеживающих уродов, а не через непрерывные мелкие изменения внутри популяций" [Gould, 1977в. Р. 30], буквально повторяя формулировку Гольдшмидта. Не без участия Гулда разрыв между видами, не заполняемый изменчивостью клинального (градиентного) типа, теперь все чаще именуют в литературе "разрывом Гольдшмидта" [Gould, 1982а. Р. 137].

Для системных мутаций Гольдшмидта в современной генетике также найден эквивалент, а точнее, даже два. Первый - мутации регуляторных элементов генетической системы, влияющих на экспрессию генов и в первую очередь контролирующих последовательность "включения" и "выключения" структурных генов. Полагают, что функцию регуляторных элементов могут выполнять как участки повторной ДНК, так и мобильные диспергированные гены.

Как известно, разрабатывая схему регуляции активности генов, Ф. Жакоб и Ж. Моно [Jacob, Monod, 1961] первыми разделили все гены организма на два типа -структурные, несущие информацию о биосинтезе, и регуляторные, заведующие работой первых. В 70-е годы получила признание идея Р. Бриттена и Э. Дэвидсона [Britten, Davidson, 1969, 1971], согласно которой мутации регуляторных генов ответственны за макроэволюционный процесс, а мутации структурных - за микроэволюцию. Тезис авторов о том, что мутации регуляторных генов способны изменять скорость процессов, определяющих дифференцировку и рост, и вызывать радикальные преобразования всего хода онтогенеза, был с одобрением встречен многими исследователями [Valentine, Campbell, 1975; Gould,

1977; Alberch, Gould, Oster, Wake, 1979; Stanley, 1979; Тахтаджян, 1983; Корочкин 1985; Вилсон, 1985].

Причастность генетической регуляторной системы к макроэволюции проявилась с особой наглядностью в свете сравнительного исследования белков человека и шимпанзе как наиболее близкого к человеку животного с молекулярно-генетической точки зрения [King, Wilson, 1975]. На это исследование теперь ссылаются как на основополагающее в любом обзоре.

Исследователи показали, что 12 изученных ими белков (от гемоглобина до лизоцима), состоящих из 130-146 аминокислот, у человека и шимпанзе обладают одинаковым составом. В альбумине сыворотки крови, состоящем из 580 аминокислот, лишь шесть оказались различными.

Электрофоретические исследования 44 гомологичных белков обнаружили еще большее сходство обоих видов. В целом степень молекулярной дифференцировки между человеком и шимпанзе соответствует таковой между видами-двойниками в других группах. В то же время морфологические, экологические и поведенческие различия этих видов радикальны. К этому можно добавить, что и их хромосомы отличаются друг от друга по числу инверсий и транслокаций. Поэтому большинство систематиков с полным правом относят их к разным семействам. Отсюда напрашивается вывод, что подобные радикальные различия не могли быть результатом постепенного накопления обычных малых (точковых) мутаций, выражающихся в замене отдельных аминокислот. Авторы исследования высказали предположение, что генетические изменения, ответственные за разобщение названных видов, были, возможно, относительно немногочисленными и происходили в регуляторной системе яйцеклетки, т. е. выше уровня структурных генов. Возможно также, что причиной были перестройки генов, контролирующих начальные стадии эмбрионального развития (в последнем случае обнаруживается прямое сходство с позицией Гольдшмидта).

Надо сказать, что успехи молекулярной биологии последнего десятилетия нацело опровергли прежнее представление, будто систематические различия организмов связаны с различием генов и белков. Они показали, напротив, что даже самые отдаленные организмы отличаются поразительным сходством гомологичных генов и кодируемых ими белков. Более того, пользуясь небольшими различиями в строении структурных генов у разных организмов, теперь по результатам изучения последовательностей ДНК и белков строят филогенетические деревья, которые дают более надежные сведения о генеалогических связях между видами и времени их дивергенции от исходной формы по сравнению с деревьями, построенными на обычных систематических признаках [Вилсон, 1985].

Так или иначе, за роль регуляторных генов в возникновении крупных морфологических изменений высказываются самые авторитетные генетики [Wilson et al., 1975; Carson, 1975; Bush et al., 1977; White, 1979; и др.]. Характерна точка зрения Х. Карсона. Он связывает видообразование с "неожиданной вынужденной реорганизацией эпистатических супергенов закрытой системы

изменчивости" [Carson, 1975. P. 88]. Однако наряду с этим признается, что мутации регуляторных генов могут играть также ключевую роль в адаптивной микроэволюции [Вилсон, 1985. С. 130].

Рис. 10. Нормальная (А) и мутантная (Б) взрослые особи дрозофилы

Гомеозисные мутации (*vg3rvx/Ubx*) вызывают превращение обычно небольшой спинки заднегрудки и жужжалец в хорошо заметную среднегрудь и вторую пару крыльев [Рэфф, Кофмен, 1986]

В последние годы преобразования макроэволюционного масштаба стали связывать с так называемыми гомеозисными мутациями регуляторных генов, открытыми швейцарским генетиком В. Герингом его коллегами [см.: Геринг, 1985] у дрозофилы в 1965 г. Этот тип мутаций вызывает появление на том или ином сегменте тела совершенно иных структур, в норме располагающихся на других сегментах. Разрушительный эффект гомеозисных мутаций столь велик, что это навело на мысль о ведущей роли затрагиваемых ими генов в процессах нормального развития. Тем же Герингом в составе регуляторных генов, контролирующую пространственную организацию у дрозофилы, был открыт общий сегмент - гомеобокс, способный регулировать активность целых групп структурных генов. Обнаружение гомеобокса в составе гомеозисных генов подтвердило предположение об их участии в управлении развитием в качестве главных агентов.

Начиная с 1978 г., когда были разработаны современные методы генетического клонирования, стало возможным выделение и анализ самих гомеозисных генов. Сначала это было сделано для генов бактерии и дрозофил, а затем и для генов высших животных.

Рис. 11. Микрофотографии головы нормальной (А) и мутантной (Б) особей *Drosophila melanogaster*, сделанные при помощи сканирующего электронного микроскопа

У особи Б, гетерозиготной по мутации *Antennapedia*, в результате гомеозисного превращения члеников антенн на голове образовались ноги, содержащие большую часть члеников нормальной ноги [Рэфф, Кофмен, 1986]

Гомеозисные гены оказались чрезвычайно большими и сложно организованными структурами, состоящими более чем из ста тысяч пар нуклеотидов. Входящий в их состав гомеобокс кодирует фрагмент белковой молекулы - так называемый домен, который, испытывая постоянное и мощное давление естественного отбора, судя по сходству его аминокислотных последовательностей, у всех организмов функционирует одинаково.

Исследования регуляторных генетических систем, можно сказать, только начинаются. Остается много неясных вопросов, касающихся и их собственной природы, принципов саморегуляции и участия в самих эволюционных процессах. Решение названных вопросов будет зависеть от того, в

какой мере удастся заполнить пробел, отделяющий наши знания о молекулярных основах реализации генетической информации от сведений об эмбриональных процессах развития на уровне целостных организмов.

Надо сказать, что существует и альтернативная гипотеза. Она опирается на идею полигенной детерминации любых морфологических различий, а стало быть, и всего макроэволюционного процесса [Dobzhansky, 1951; Mayr, 1963; Wright, 1978; Lande, 1980]. В числе аргументов ее защитников результаты многочисленных экспериментов по гибридизации и малочисленность достоверных случаев макромутаций в естественных популяциях животных.

Таким образом, проблема регуляторных генов остается открытой. Вместе с ней остается открытой и проблема системных мутаций как агентов особого генетического "метода макроэволюции", провозглашенного Гольдшмидтом.

Второй возможный эквивалент системных мутаций Гольдшмидта находят в цитогенетике. Это хромосомные перестройки, на возможное видообразовательное значение которых давно обращено внимание. В 30-х годах широкое изучение структурной изменчивости хромосом (в основном инверсий), не дающей летального эффекта ни в гомо-, ни в гетерозиготном состоянии, было предпринято на дрозофиле [Дубинин и др., 1937; Дубинин, Соколов, 1940; Sturtevant, Dobzhansky, 1936; Dobzhansky, Sturtevant, 1938]. В дальнейшем, изучая полиморфизм естественных популяций *Drosophila pseudoobscura* и *D. willistoni*, Добжанский [Dobzhansky, 1943, 1947, 1951, 1970] показал, что расообразование у дрозофилы связано не с точковыми (генными) мутациями, а с хромосомными инверсиями. В новейшее время связь видообразования с крупными хромосомными перестройками на обширном материале (насекомые) продемонстрировал известный австралийский цитогенетик М. Уайт [White, 1969, 1977].

Следуя за Г. Бушем [Buch, 1969a, b] и изучив кариотипы малоподвижных бескрылых австралийских кобылок подсем. *Mogabinae*, Уайт [White, 1968, 1974, 1978a, b, 1979] разработал так называемую стасипатрическую модель видообразования, основанную на изолирующем эффекте структурных хромосомных перестроек (слияний, транслокаций, инверсий и т. п.). Принципиально важно, что согласно данной модели хромосомная перестройка возникает не после разобщения популяций, а до него и в недрах самой популяции, приобретая таким образом значение исходного изолирующего механизма.

Показательно, что сам Майр с некоторых пор стал сомневаться в универсальности аллопатрического видообразования. В конце концов он согласился с возможностью симпатрического видообразования на основе хромосомных мутаций, если они происходят в периферических популяциях [Майр, 1974. С. 345-347].

Рис. 12. Кариотипы слепушонок *Ellobius tancrei*

А - формы с 54 хромосомами: Б - формы с 34 хромосомами (оригинал, предоставленный Е. А. Ляпуновой и Н. Н. Воронцовым)

В современной теории прерывистого равновесия хромосомные перестройки рассматриваются как возможный регулятор макромутаций. Гипотезу хромосомного видообразования поддерживают многие исследователи как за рубежом [Wilson, Sarich, Maxson, 1974; Bush, Case, Wilson, Patton, 1977; Stanley, 1979], так и в нашей стране [Красилов, 1977; Скворцов, 1982; Воронцов, 1984; Vorontsov, Lyapunova, 1989].

Наконец, идея системных мутаций получила опору в представлениях о самопроизвольных дупликациях генов как источнике макроэволюционных новшеств. Такие представления возникали по аналогии с давно известными случаями дупликации малых участков хромосом, классическим примером которых может служить мутация Bar (дупликация в X-хромосоме) у дрозофилы. С гипотезой о наличии в функционирующем гене "неработающих" подразделений ("псевдоаллелей") одними из первых на Западе выступили Э. Льюис и Б. Уоллес [Lewis, 1951, 1964; Wallace, 1959]. В результате детального анализа некоторых "комплексных локусов" дрозофилы они высказали предположение, что такие комплексные гены, или супергены, могли возникнуть вследствие дупликации генов в ходе эволюции. Цитогенетик С. Оно посвятил обоснованию идеи эволюции высших таксонов через дупликацию генов целую книгу [Ohno, 1970; Оно, 1973], речь о которой впереди. В последующие годы в поддержку этого генетического механизма выступили многие генетики [см.: Markert et al., 1975]. Он оказался особенно привлекательным, ввиду того что мутации обычных функционирующих генов как жизненно важных инструментов индивидуального развития в большинстве случаев летальны. С мутациями, несущими новые функции, природа могла себе позволить "экспериментирование" лишь при условии, если такие мутации возникали в избыточных (некодирующих) генах.

Хотя гипотеза возникновения новых генов путем дупликации старых (Бриджес) в качестве способа изменения генома Гольдшмидтом полностью отвергалась, массовую дупликацию, особенно во многих локусах, можно с некоторой натяжкой рассматривать как особый тип системных мутаций. Представления Гольдшмидта о макромутациях и "многообещающих монстрах" в течение последних 15-20 лет получили восторженное признание среди ведущих советских исследователей [Алтухов, Рычков, 1972; Ивановский, 1976; Красилов, 1977; Тахтаджян, 1983; Корочкин, Ивановский, 1983; Корочкин, 1984, 1985]. Так, Л. И. Корочкин прямо заявляет, что макромутации, скачком перестраивая работу всего генома, ведут к резкой и внезапной реорганизации индивидуального развития. "На основе измененного типа онтогенеза возникают организмы с новыми фено-типическими признаками, которые можно считать соответствующими "многообещающим монстрам" Р. Гольдшмидта. Именно такие организмы и дают начало новым видам и родам" [Корочкин, 1985. С. 92].

В недавней публикации, посвященной случаям фиксации гольдшмидтовских макромутаций в качестве видовых и родовых признаков, Н. Н. Воронцов [1988] привел два бесспорных факта возникновения безволосых видов млекопитающих за счет единственной макромутации типа hairless, "противоречащих концепции облигатного градуализма" (рис. 13).

Очевидную роль макромутаций в эволюции признает Н. П. Дубинин [1987. С. 30], но добавляет, что их природа остается неясной, не поддающейся анализу, а модус скачкообразной эволюции нельзя считать единственным.

Рис. 13. Безволосость как систематический признак

А - голая летучая мышь (*Cheiromeles torquatus*);

Б - голый землекоп (*Heterocephalus graber*) [Воронцов, 1988]

Итак, исходные идеи Гольдшмидта не исчезли из научного багажа современных эволюционистов. Более того, благодаря открытиям молекулярной биологии они получили поддержку и развитие в нескольких областях исследований и как бы обрели вторую жизнь. В силу этих обстоятельств выносить им окончательный приговор, руководствуясь лишь общим соображением об их антидарвинистской направленности, было бы преждевременным.

Для подобного суждения есть и другие основания. Гольдшмидт противопоставлял свои макроэволюционные идеи дарвинизму, и они не оставляли места для какой-либо созидательной эволюционной роли естественного отбора. Среди современных исследователей, занятых поиском факторов макроэволюции (в том числе и упомянутых выше), найдется немало его ортодоксальных последователей. Однако, как это будет показано ниже и особенно в заключительной главе, наряду с попытками подтвердить справедливость установок Гольдшмидта обозначилась тенденция связать возникновение макромутаций или эквивалентных им по масштабу фенотипических проявлений генетических преобразований с последующим жестким давлением естественного отбора, приводящего эволюционирующую систему к новому состоянию равновесия. От того, как будет развиваться эта тенденция к примирению двух альтернативных концепций, в немалой степени будет зависеть и дальнейшая судьба гипотезы Гольдшмидта.

Онтмутации А. Далька

Рассмотрим теперь еще одну макрогенетическую концепцию, на первый взгляд напоминающую гипотезу Гольдшмидта, но на самом деле существенно отличающуюся от нее трактовкой как природы источника изменчивости, так и способа ее включения в процессы макроэволюции.

Бельгийский зоолог Альберт Дальк, один из крупнейших специалистов XX в. в области эмбриологии и биологии развития, подошел к проблеме макроэволюции с точки зрения тех различий в путях достижения дефинитивной организации, которые наблюдаются в эмбриогенезе у представителей ныне существующих типов животных. Опираясь на доскональное знание течения морфогенетических процессов, Дальк пришел к выводу, что два-три десятка основных планов строения (или архетипов), известных по крайней мере с кембрия, должны были установиться путем "радикальных трансформаций" самых ранних стадий эмбрионального развития [Dalcq, 1949]. Соответственно ключ к пониманию возникновения фундаментальных различий в организации главных групп животных нам может дать только эмбриология: в ней "наша единственная надежда узнать способ, посредством которого (возможно) архетип кишечнополостных дал начало различным основным группам" [Dalcq, 1957. С. 152]. Ясно сознавая, что резкие преобразования строения, случись они у взрослого организма, сразу обернулись бы для него катастрофой и были бы обречены на гибель, Дальк особо отмечает, что они могут переноситься зародышем в силу его чрезвычайной пластичности и присущей ему высокой регуляционной способности.

Альбер Дальк (1893-1973)

Альбер Вандель (1894-1980)

Джордж Гэйлор Симпсон (1902-1984)

Отто Генрих Шиндевольф (1896-1971)

Для обозначения "резких, глубоких, радикальных и одновременно жизнеспособных трансформаций, возникающих в цитоплазме яйцеклетки как морфогенетической системы", Дальк предложил термин "онтомутация" [Dalcq, 1949. P. 393]34. Одним из самых типичных примеров онтомутации он считал возникновение вторичноротых через "перевертывание" оси симметрии яйца, происшедшее у кого-то из представителей первичноротых.

Дальк приписывал онтомутациям очень большую широту проявления. В статье, посвященной анализу вклада каузальной эмбриологии в решение проблем эволюции, он, в частности, писал: "Вполне допустимо, что одна и та же онтомутация могла быть причиной целой цепи вытекающих друг из друга событий - образования оболочки, симметрии, кинематики, индукции и даже развития головного мозга" [Dalcq, 1949. P. 384].

Рассматривая роль онтомутации в становлении млекопитающих, Дальк вскоре дополнил их характеристику: наряду с преобразованием цитоплазмы онтомутация, по его мнению, включает также "общее изменение всей ядерной системы" и отличается плейотропным действием. Настаивая, подобно Гольдшмидту, на системных и крупномасштабных проявлениях действия онтомутации, реализующихся с большой быстротой, Дальк резко возражает Г. Картеру [Carter, 1951], который

допускал, что изменения онтогенеза могут быть аддитивны и приходятся на его конечные стадии. Он прямо указывает, что разрывы в палеонтологической летописи - следствие онтомутаций.

Но и это не все. Дальк склоняется к мысли, что такие решающие изменения должны были в первую очередь происходить в физиологии самки и уже во вторую очередь отражаться на производимых ею яйцеклетках [Dalcq. 1955. P. 250].

Взгляды Далька на источник и природу онтомутации, к которым он пришел независимо от Гольдшмидта, весьма существенно отличаются от понятия системных мутаций. Различия между Дальком и Гольдшмидтом в понимании природы макромутаций проявились не только в подходе к проблеме. Они были связаны и с существенным прогрессом, достигнутым генетикой и физиологией развития за истекшее десятилетие. Гольдшмидт, как мы видели, не разделял моргановской корпускулярной концепции гена и подходил ко всем вопросам с точки зрения собственной хромосомной теории. В то время, когда им было предложено понятие системной мутации, основной догмат молекулярной генетики о прямой транскрипции ДНК--РНК--белок еще не был сформулирован.

Дальк интересовался в первую очередь структурными изменениями и биохимическими процессами, совершающимися в цитоплазме. В Брюссельском университете, где он работал, с участием его бывшего воспитанника Ж. Браше интенсивно изучались молекулярные аспекты внутриклеточных процессов и роль нуклеиновых кислот и белков в развитии. В итоге биохимико-эмбриологический подход Далька к проблеме макроэволюции оказался еще более перспективным.

Исходным моментом эволюционных представлений Далька служит тезис о детерминирующей роли тонкой организации яйца по отношению к ранним стадиям эмбрионального развития. Дальк [Dalcq, 1949, 1951, 1954b] пришел к заключению, что основные морфологические черты будущего организма определяются еще в ходе оогенеза - до оплодотворения. В период дробления и гастрюляции цитоплазматические органеллы и структурно-биохимические особенности цитоплазмы принимают в главных событиях онтогенеза не меньшее (если не большее) участие, чем геном. Обе указанные системы взаимодействуют.

Аналогичные соображения об источнике и характере макроэволюционных преобразований одновременно и независимо от Далька высказал французский зоолог А. Вандель, стоявший в оппозиции к генетике (его макроэволюционной концепции мы касаемся также в гл. 8).

По представлениям Ванделя [Vandel, 1949, 1954, 1955], крупномасштабная эволюция всецело обязана "зародышевым изменениям, происходящим в яйце" и усиливающимся в дальнейшем в ходе онтогенеза [Vandel, 1948. P. 474]. Под зародышевыми изменениями Вандель понимал не генные мутации, а изменения в самой организации яйцеклетки, обнаруживаемые классическими цитологическими методами (общая архитектура яйца, положение полюсов и оси его симметрии, характер биохимико-конституционных градиентов, тип дробления и т. п.)³⁵. Так, опираясь на данные

цитологии, эмбриологии и палеонтологии, он делает вывод, что вторичноротые произошли от первичноротых путей "перевертывания" оси симметрии яйца [Vandel, 1948]. К организационным изменениям он относил, в частности, тип изменчивости клещей, изученный Ф. Гранджаном [Grandjean, 1949] и названный им "уклонениями", который не подчиняется законам Менделя, изменчивость цитоплазматических структур и изменчивость, привносимую вирусами.

Существование немутационной, а также особых механизмов мутационной изменчивости благодаря решающему прогрессу молекулярной биологии последнего десятилетия перестало быть предметом одних лишь догадок прозорливых умов. Самые недавние открытия радикально изменили наши представления. Облигатный и факультативный компоненты наследственной системы вариационная и динамическая (эпигенетическая) изменчивость инсерционные мутации, регуляторная роль мобильных генетических элементов - все это совершенно новые явления, новые формы и пути передачи наследственной изменчивости, которых либо не знала, либо не допускала классическая генетика [Голубовский 1978, 1985; Golubovsky, 1980; Хесин, 1980, 1981, 1984; Корочкин, 1983, 1984; Герасимова с сотр., 1984а, b]. В свете этих революционных открытий гипотезы, подобные макроэволюционным идеям Далька и Ванделя, обретают прочное основание.

Оценивая взгляды Далька и Ванделя, следует признать, что это была скорее эпигенетическая, чем генетическая концепция. Она отвечала общей тенденции науки в исследовании причин индивидуального развития, которая, как это хорошо показала Е. Б. Баглай [1979], состояла в разработке идеи взаимодействия ядерного генетического аппарата с цитоплазмой. В приложении к онтогенезу эта концепция, с одной стороны, означала предвосхищение идеи оперона и впоследствии была подтверждена открытиями молекулярной генетики в области репрессии и дерепрессии генов. С другой стороны, она ориентировала исследователей на поиск таких каналов инвариантного воспроизведения онтогенезов, которые непосредственно не связаны со стандартным генетическим механизмом.

При рассмотрении взглядов Филипченко мы уже касались современных представлений о факторах, детерминирующих начальные этапы эмбрионального развития. Можно считать окончательно доказанным, что процесс дробления яйцеклетки зависит от веществ цитоплазмы и всецело контролируется материнской программой развития. Геном же зародыша на данном этапе не функционирует. Все это - твердо установленные факты. Однако представлять дело так, будто начальный период эмбриогенеза вообще не зависит от генетических факторов, означает совершить грубую ошибку. "Материнская программа" дробления зародыша осуществляется, как известно, за счет цитоплазматической иРНК, выработанной во время мейоза под действием материнского генома [Дэвидсон, 1972. С. 39]. Поэтому соответствующие взгляды Далька вместе с аналогичными представлениями Коротковой и Токина следует считать устаревшими. Другое дело - изменения в

ооцитах, влияющие на материнскую программу развития, к которым, в сущности, и сводится понятие об онтомутациях.

Надо сказать, что механизм онтомутации, хотя он пока еще и остается гипотетическим, отличается от понятия системной мутации чисто концептуальными преимуществами. Благодаря наличию системы обратных связей он оказывается открытым для влияний со стороны окружающей среды. Последняя действует на ооциты как непосредственно - во время их роста и дифференциации, так и посредством окружающих их питательных и фолликулярных клеток. Следовательно, при онтомутации цитоплазма выступает посредником между средой и генетическим регуляторным механизмом.

В случае онтомутации снимается основное затруднение, стоящее перед гипотезой "обнадеживающих уродов", - нахождение для них брачного партнера и оставление потомства. Дело в том, что, по представлению Далька, онтомутации, приводящие к глубокой перестройке всей онтогенетической системы, вызываются резкими изменениями внешних факторов, которым в одно и то же время подвергаются самки всей местной популяции в период созревания яйцеклеток. Такие воздействия среды могут быть и многократными. В гипотезе Далька, следовательно, новый вид. возникает сальтационно, в результате массового преобразования всей его популяции³⁶. Но признание наличия в онтомутации механизма обратных связей со средой означает возможность экспериментальной проверки гипотезы. А между тем никто из экспериментаторов настоящей онтомутации не описал. Возможно, это связано с трудностями ее идентификации.

Тем не менее вопрос о возможности существования в природе жизнеспособных форм с резко преобразованным онтогенезом типа онтомутантов никак нельзя решать огульно отрицательно. В течение последних 15-20 лет накапливалось все больше фактов обнаружения достаточно крупных мутаций, относящихся преимущественно к растениям и беспозвоночным. О влиянии цитоплазмы на функционирование генома свидетельствовали многочисленные опыты с пересадкой ядер у амфибии [Лопашов, 1968; Gurdon, 1969; Laskey, Gurdon, 1970; Гердонб 1971; Лопашов, Хоперская, 1977]. К. Равен показал, что некоторые из цитоплазматических факторов яйцеклетки обыкновенного прудовика (брюхоногий моллюск) обладают экзогенной природой и проникают в цитоплазму развивающегося ооцита извне посредством окружающих его фолликулярных клеток [Raven, 1966, 1967, 1972].

В настоящее время биологи пришли к довольно единодушному мнению, что в ходе онтогенетического развития формируется единая ядерно-цитоплазматическая система. По аналогии с феноменом усиления в ходе индивидуального развития даже самых малых сдвигов в генетической программе дифференциации до крупных морфологических преобразований современная наука не отрицает и морфологического эффекта возможных изменений в архитектонике цитоплазмы яйцеклетки. Согласно авторитетному мнению профессора Базельского университета В. Геринга [1985], подытожившего данные биологии развития последних лет, некоторые мутации материнского эффекта, сказывающиеся на пространственной организации зародыша, проявляются в изменении

передне-задней и дорсовентральной полярности яйцеклетки еще в период ее формирования в яичнике матери. Геринг делает вывод, что изучение мутантов, возникающих вследствие мутаций материнского эффекта, позволяет предполагать, что "цитоплазма яйцеклетки содержит вещества, определяющие пространственные "координаты" будущего эмбриона" [Геринг, 1985. С. 116]. Но вот о химической природе веществ, кодируемых материнскими генами и придающих впоследствии цитоплазме яйцеклетки ее пространственную поляризацию, кроме упоминавшейся иРНК, пока практически ничего не известно. Возможно, это и какие-то белки (например, гистоны), как предполагалось раньше [Arms 1968; Гердон, 1971].

Все изложенное указывает, что вопрос о значении взаимодействия генетической системы, цитоплазмы и среды в установлении качественно нового онтогенетического равновесия, могущего иметь далеко идущие эволюционные последствия, находится в стадии пристального изучения и еще далек от окончательного решения.

В заключение коснемся отношения Далька к естественному отбору. Подобно прочим мутационистам, Дальк не отрицает полностью участия естественного отбора в эволюционном процессе, но он решительно против признания его ведущей роли в становлении планов строения. Отбор может вступать в свои права лишь после возникновения типа и способствовать его прогрессивной дифференциации [Dalcq, 1951].

А вообще Дальк старается избегать обсуждения этого вопроса. Об игнорировании Дальком селекционных процессов весьма красноречиво говорит его указание, что "на факты эволюционного развития надо смотреть не под углом зрения адаптации, а с точки зрения организации" [Dalcq, 1955. Р. 248]. Вступая в известное противоречие с собственным пониманием онтомутации, допускающим вмешательство факторов среды, он заявляет о себе как стороннике органицизма и последователе Берталанфи и Вуджера.

На примере рассмотренных гипотез мы могли убедиться, что инициативу в поиске движущих сил и механизмов макроэволюции с некоторых пор уверенно захватывает генетика. Ключевую роль в развитии учения о макроэволюции она сохраняет за собой и сегодня, не переставая удивлять ученый мир все новыми неожиданными открытиями, заставляющими пересматривать десятилетиями складывавшиеся концепции. На время ее серьезной конкуренткой в разработке макроэволюционных гипотез становится эмбриология. Выясняется, однако, что все догадки о независимости архитектурных и конституционных изменений яйцеклетки от генетических факторов являются ошибочными. С этого момента позиции эмбриологии в борьбе за пальму первенства оказываются серьезно подорванными.

А как повела себя генетика, выйдя на авансцену науки? Един ли ее путь к макроэволюционному синтезу с другими науками или генетики не хотят идти одной дорогой? И каковы результаты синтеза? К рассмотрению этих вопросов мы сейчас и переходим.

ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ 40-60-х ГОДОВ XX в., ВОЗНИКШИЕ В РАМКАХ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ

Значение книги Дж. Симпсона [1944] для сближения палеонтологии с генетикой и неонтологией

К моменту появления книги Дж. Симпсона "Темпы и формы эволюции" [Simpson, 1944; Симпсон, 1948] в эволюционной теории произошло крупное событие. Благодаря основополагающим трудам Четверикова (1926), Фишера (1930), Райта (1931), Добжанского (1937), Шмальгаузена (1938, 1939), Майра (1942) и Хаксли (1942) была в общих чертах создана синтетическая теория эволюции, или современный дарвинизм. В основу нового синтеза легло дарвиновское представление о естественном отборе как главном преобразующем, интегрирующем и регулирующем факторе эволюции, на базе которого оформилось его ядро - учение о микроэволюции.

Синтетическая теория возникла благодаря соединению генетики популяций и систематики (особенно микросистематики) с теорией естественного отбора. В этом синтезе, помимо экологии, не было очень важной дисциплины, призванной исследовать закономерности макроэволюции, - в нем не было палеонтологии. На долю Симпсона и выпала честь заполнить этот пробел.

Выше говорилось, что уже в 30-х годах некоторые палеонтологи молодого поколения в поисках способов обоснования своих эволюционных взглядов стали интересоваться генетикой. В их числе был, например, Шиндевольф [Schindewolf, 1936]. До него значения данных генетики для теории эволюции касался А. Ромер [Romer, 1936]. В этой тяге к генетике палеонтологи, однако, не пользовались взаимностью. Сам Симпсон признавался, что "никогда не встречал генетика, который обнаружил бы глубокое знание моего предмета". [Симпсон, 1948. С. 21]. Мост между двумя науками строился с одной стороны: его возводили палеонтологи. Впрочем, существенным было уже то, что генетики изживали свое первоначальное высокомерно-пренебрежительное отношение к палеонтологам как представителям описательной и умозрительной области знания.

Как вспоминал Симпсон в автобиографии [Simpson, 1978], его побудили обратиться к генетике труды Добжанского, Гольдшмидта и особенно Шиндевольфа, который одним из первых осознал плодотворность союза с генетикой, хотя и дал его результатам "превратное толкование".

Симпсон ясно сознавал, что для решения этой задачи необходимо доказать единство факторов и механизмов микро- и макроэволюции. Доказательству этого фундаментального положения фактически подчинено все содержание книги. Оно проходит лейтмотивом через ее основные главы, получая подтверждение с разных сторон и из разных источников.

Задача не из простых. Она требует прежде всего четкого ответа на вопрос, с чем, в представлении биологов, связаны различия между уровнями эволюции, определяемыми приставками "микро" и "макро". Симпсон указывает, что они в первую очередь связаны с масштабами соответствующих преобразований, которые в глазах биолога-экспериментатора и палеонтолога выглядят совершенно различно. Первые и большинство современных зоологов концентрируют свое внимание на "прерывистости наинизшего порядка", но такой подход близорук. Палеонтолог, посмотрев на такую прерывистость, вряд ли посчитал бы ее за границу "между эволюцией мелкого и крупного масштаба". Зато дифференциации семейств, отрядов и более высоких систематических категорий, относимой палеонтологом к эволюции крупного масштаба, экспериментатор, по-видимому, совсем не замечает или думает о ней как о процессе, недоступном для плодотворного изучения. Итак, главное отличие надвидовой эволюции от эволюции в рамках вида Симпсон усматривает не в самих этих процессах, а в масштабах достигаемого ими результата. К этому, возможно, следует добавить и различие в длительности протекания данных процессов.

Сообразно различиям масштаба эволюционных преобразований Симпсон подразделяет эволюцию на три уровня. К микроэволюции он относит "изменения в пределах потенциально непрерывных популяций", не выходящие за рамки вида, а к макроэволюции - "развитие и расхождение отграниченных друг от друга групп", т. е. видов и родов [Симпсон, 1948. С. 154]. Следует прямо сказать, что это разделение единого эволюционного процесса Симпсон заимствовал у Гольдшмидта, признав тем самым, что данные уровни изучаются двумя отдельными способами. Этим Симпсон, однако, не ограничился и в пределах надвидового уровня выделил еще один, высший - мегаэволюцию, ответственную за возникновение самых высоких таксонов, начиная с семейства или отряда. На выделении уровня мегаэволюции Симпсон особенно настаивал. При этом он писал, что "палеонтолог имеет больше оснований признавать существование качественных различий между макро- и мегаэволюцией, чем между микро- и макроэволюцией" [Там же. С. 156]37.

Вернемся к различиям между микроэволюцией и эволюцией на надвидовом уровне. С точки зрения результата процесса специфичность последней, определяемая иным масштабом преобразований, для всех очевидна. Многие исследователи приходят на этом основании к заключению, что специфичны и процесс, и сами факторы, ведущие к макроэволюции. Симпсон же делает твердый вывод о единстве факторов и движущих сил для всех уровней эволюции. Различие ее результатов связано исключительно с разной комбинацией этих факторов, а также с разной продолжительностью и интенсивностью их действия. Следовательно, за образование высших таксонов ответственны те же причины, которые лежат в основе микроэволюции. Таков основной вывод Симпсона и синтетической теории в целом.

Но как доказать его справедливость?

Симпсон видит единственный способ такого доказательства в анализе самого процесса макроэволюции, в выяснении того, отвечает ли он тем же характеристикам, которым подчиняется процесс микроэволюции. В числе общих ключевых характеристик, рассмотренных в книге Симпсона, мы видим следующие. Надвидовая эволюция совершается без резких скачков, плавно и непрерывно, на основе аккумуляции мелких, почти неуловимых изменений; строго прямолинейного, ортогенетического развития не существует; главной движущей силой макроэволюционного процесса выступает естественный отбор; разрывы в палеонтологической летописи связаны с геологическими причинами и естественной малочисленностью переходных форм при ускоренных темпах эволюции. Доказательство того, что дело обстоит именно так, в решающей степени зависело от метода анализа палеонтологического материала. И тут Симпсон применяет приемы, которыми до него не пользовался ни один палеонтолог, выступая как подлинный новатор. От изучения ископаемых остатков на традиционном организменном уровне он переходит к исследованию ископаемых популяций, - если можно так выразиться, палеопопуляций - и внедряет в практику палеонтологических исследований методы популяционной генетики. Опираясь в основном на материал по эволюции млекопитающих и особенно лошадиных, он исследует некоторые стороны процесса внутривидовой изменчивости и механизмов микроэволюции. В ходе этой работы он ощущает потребность сопоставить свои соображения с данными по современным формам и приходит к выводу, что одна палеонтология в отрыве от фактов, поставляемых совокупностью неонтологических наук, не в состоянии дать каузальное объяснение эволюции органического мира, к которому Симпсон постоянно стремился. Анализ палеонтологического материала в свете современной генетики популяций, его сопоставление с данными о закономерностях существования и развития популяций ныне живущих организмов как раз и составили тот важнейший вклад Симпсона в эволюционную теорию, который позволил перекинуть мост между палеонтологией и экспериментальными неонтологическими дисциплинами, включая генетику.

И еще один существенный компонент метода Симпсона, определивший само название книги. Это - темпы и формы эволюции, а также то влияние, которое оказывает на них величина исходной популяции. Без досконального исследования названных параметров невозможно решение главного вопроса - существует ли единство факторов и механизмов всех трех уровней эволюции. Проблема скоростей и форм эволюции поэтому, собственно, и составила основу содержания рассматриваемого труда.

Обратимся теперь к выводам Симпсона, касающимся самой надвидовой эволюции. Как известно, о значении того или иного фактора эволюции можно судить по темпу филогенетического развития, задаваемому этим фактором какому-то определенному признаку организма или эволюционирующей группе в целом. Для проведения причинного анализа темпов эволюции Симпсон должен был прежде всего разработать методы оценки скоростей эволюции отдельных частей тела, организма как целого и

естественных (систематических) групп, дать их классификацию и распределение по изучаемым филумам. Рассмотрение этих методов не входит в наши задачи.

Анализ факторов, способных влиять на скорость и определение путей эволюции, привел Симпсона к заключению, что ни изменчивость, ни частота и характер мутаций, ни быстрота смены поколений сами по себе на темпах эволюции на надвидовом уровне не сказываются. Главным агентом, определяющим скорость эволюции, выступает отбор, причем скорость непосредственно зависит от его интенсивности. Симпсон подчеркивает при этом, что даже "удивительно низкие селективные преимущества", т. е. минимальные коэффициенты отбора, "могут быть направляющим фактором эволюции и резко ускорять ее течение" [Там же. С. 133]. При "слабом отборе" фактором, определяющим скорость эволюции, становится размер популяции: в больших популяциях она протекает медленнее, а в малых - быстрее.

Рассматривая филогенетические изменения зубной системы (особенно выступа верхнего коренного зуба - кроше) в эволюционном ряду предков лошади, Симпсон убедился, что эволюция на надвидовом уровне отличается такой же непрерывностью, как и преобразования популяций в пределах вида. Отличительные признаки рода, семейства и отряда в типичных случаях возникают "в виде единичных малых мутаций в популяции", которые затем в ней распространяются. Симпсон твердо придерживался точки зрения, что даже "мегаэволюция... представляет собой лишь сумму длинной серии непрерывных изменений, которая может быть таксономически разбита на горизонтальные филети-ческие подразделения любой величины, включая подвиды..." [Там же. С. 193]. Если возникает новый класс, то "степень его отличия от предков достигает сначала такого порядка, который при сравнении друг с другом одновременно существующих групп был бы признан подвидовым, затем - видовым, потом - родовым и т. д." [Там же. С. 194]38. Как видим, Симпсон разделяет чисто дарвиновскую трактовку происхождения надвидовых таксонов. Принимает он и дарвиновскую схему дивергентного формообразования.

Рис. 14. Кажущаяся скачкообразность, но в действительности непрерывная филогения Equidae
А - формы Старого Света, Б - ложная филогения Старого Света, В - американские формы и истинная филогения [Симпсон, 1948]

В этой связи большое внимание Симпсон уделил критике сальтационистских гипотез макроэволюции, в частности гипотезы Гольдшмидта. Широкая осведомленность в области генетики позволила Симпсону с полной уверенностью утверждать, что крупные хромосомные перестройки не могут играть в эволюции первостепенной роли и что Гольдшмидт глубоко ошибается, полагая, будто палеонтология подтверждает его взгляды. Здесь уместно процитировать еще одно место из книги Симпсона, ярко характеризующее стиль его мышления как одного из создателей синтетической

теории. Симпсон готов допустить возможность появления крупной системной мутации и даже оставление потомства ее носителями, но "появление мутантной особи,- по словам Симпсона,- это еще не эволюция. Эволюционируют лишь популяции, а не отдельные особи. Как бы ни была глубока системная мутация, трудно понять, как может она оказать влияние на популяцию независимо от действия дарвинистических факторов. Внезапное появление у отдельной особи действительно новой системы реакций морфологически родового или даже более высокого порядка не дает нового рода или более высокой генетической единицы... пока эта система не станет характерной для всей целой изолированной популяции" [Там же. С. 93]. В 40-х годах такая постановка вопроса была вполне закономерной.

Одним из наиболее серьезных и объективных затруднений на пути к утверждению единства микро- и макроэволюции Симпсон считал наличие крупных разрывов в палеонтологической летописи - факт, используемый в качестве главного козыря в сальтационистских теориях. Симпсон признает, что, чем выше таксономическая категория, тем обычнее внезапность ее возникновения (прерывистость) в летописи, пока она не становится универсальной в отношении отрядов, классов и типов. Разрыв между всеми 32 отрядами млекопитающих столь велик, что вопрос о происхождении каждого из них "служит предметом спекуляций и споров". А в целом можно сказать, что систематический характер разрывов в палеонтологической летописи животного мира - всеобщее явление. Это тем более справедливо в отношении его главных филетических стволов³⁹.

Однако отсутствие переходных форм в летописи, по Симпсону, вовсе не означает, что их вообще не существовало, как это утверждают представители сальтационистских теорий. В свете данных генетики популяций становится очевидным, что наиболее вероятной причиной их выпадения из палеонтологической летописи, помимо геологических факторов, могла быть их принадлежность к малочисленным популяциям, отличавшимся исключительно высокими темпами эволюции. Переход к новым типам строения, согласно концепции Симпсона, связан не с увеличением приспособленности и дифференциацией в пределах старой адаптивной зоны, а с ее сменой, т. е. занятием совершенно новых экологических позиций. К этому решающему шагу способны лишь небольшие неустойчивые группы, состоящие из мелких животных, склонных к частым миграциям, и потому попадающие в изменчивые условия среды, где они неизбежно подвергаются интенсивному давлению отбора. Все эти особенности должны были сильно уменьшить шансы сохранения таких форм в ископаемом состоянии. Неудивительно, что большинство этих мелких групп вымирало, а в новую адаптивную зону прорывалась какая-то одна, способная к быстрой перестройке типа своей организации. Такова основная идея предложенной Симпсоном гипотезы "квантовой эволюции", о которой речь пойдет в следующем разделе главы.

Симпсон указывает, что к подобному же объяснению редкой встречаемости переходных форм в палеонтологической летописи пришел И. А. Ефремов [1935].

Основополагающее значение для понимания механизма макроэволюции и для всей синтетической теории имело включение в эволюционный процесс явления преадаптации, впервые осуществленное Симпсоном. Подобную оценку вклада Симпсона можно встретить в ряде руководств по эволюционной теории, затрагивающих данную проблему [см., например: Георгиевский, 1974].

Существенно, что Симпсон тесно связывал преадаптацию с адаптацией (постадаптацией), считая их двумя фазами единого процесса становления нового приспособления, закрепляемого естественным отбором. Последний имеет решающее значение в переводе преадаптации в адаптацию.

По Симпсону, каждое коренное преобразование, ведущее к новому "типу строения", начинается со случайной преадаптивной фазы. Общая картина мегаэволюции представляется ему следующим образом. Некогда целостная большая популяция распадается на множество мелких изолированных линий, у которых происходят неприспособительная дифференцировка и случайное закрепление мутаций. Среди таких инадаптивных линий оказывается одна или несколько популяций, преадаптивных к новой экологической станции (зоне), которые под сильным давлением отбора быстро эволюционируют в направлении приспособления к новым условиям. Достигнув максимально возможной приспособленности и предельного распространения, они дифференцируются, распадаясь на низшие систематические единицы.

Книга Симпсона и последовавшие за ней новые труды ученого [Sinipson, 1951, 1953] дополнили синтетическую теорию эволюции рядом обобщений эволюционной палеонтологии. Еще большее значение имели они для разработки современной дарвинистской концепции движущих сил макроэволюции. Специфика этого уровня такова, что его познание настоятельно требовало всестороннего синтеза палеонтологии с генетикой и другими неонтологическими науками, который, казалось, столь удался Симпсону. Труды Симпсона в немалой степени способствовали отходу многих палеонтологов от сальтационизма и неокатастрофизма в интерпретации закономерностей органической эволюции.

Идеи и методы Симпсона в изучении надвидовой эволюции незамедлительно получили дальнейшее развитие. Об их несомненном влиянии свидетельствовали труды Принстонского симпозиума под многозначительным названием "Генетика, палеонтология и эволюция" [Genetic, paleontology and evolution, 1949]. По пути соединения неонтологических наук с эволюционной палеонтологией пошли такие ученые, как Майр, Льюис, Грант, Карсон, Буш. Отличительной чертой их эволюционного метода стало обращение к всестороннему исследованию вида как основной единицы крупномасштабной эволюции.

В целях преодоления разрыва между исследованиями на популяционном уровне, проводимыми биологами разных специальностей, и трудами палеонтологов, изучающих главным образом роды, семейства и отряды, в 1947 г. был основан журнал "Evolution". Однако первоначальный замысел его

устроителей не очень удался. На первых порах в журнале преобладали статьи палеонтологического профиля, но затем их вытеснили чисто неонтологические материалы.

Гипотеза "квантовой эволюции" Дж. Симпсона

Симпсону принадлежит неоспоримая заслуга в установлении основных типов эволюционного развития. Хотя Симпсон не сомневался, что на протяжении всего процесса эволюции действуют "одни и те же главные силы", вызывающие "сходные процессы и следствия", он, однако, полагал, что в отдельные моменты их баланс и взаимодействия должны сильно варьировать, в результате чего в самом характере процесса эволюции могут возникать большие различия.

Мы видели, что этой проблемы в той или иной степени касались Депере и даже де Фриз. В работах Депере достаточно ясно вырисовывались два типа эволюции - быстрой, происходящей путем "боковой изменчивости" и приводящей к образованию высших таксонов, и медленной, или "прямой", формирующей виды и роды. В настоящее время их можно считать общепринятыми. Однако характеристика, которую дает Депере выделенным типам эволюции, недостаточно полна; в ней отсутствуют такие критерии, как исходная величина эволюирующей популяции, ее отношение к адаптивным экологическим условиям, и сам разговор о типах эволюции ведется вскользь, мимоходом.

Представления Симпсона о формах (или типах) эволюции изложены в заключительной главе только что рассмотренной книги [Симпсон, 1948]. В зависимости от направленности и темпов эволюции, отношения популяций к существующим адаптивным зонам Симпсон выделяет три формы эволюции - видообразование, филетическую и квантовую эволюцию, но при этом подчеркивает, что ни одна из них, возможно, и не встречается в природе в чистом виде, ибо эволюционные события представляют собой сложные явления, складывающиеся из двух, а то и всех трех форм.

Видообразование - форма эволюции, названная так потому, что она "наиболее ясно выявляется при эволюции рас и видов" [Там же. С. 297]. Видообразование происходит, как правило, в широко распространенной популяции и связано с ее расщеплением на то или иное число локальных групп (подвидов), делящих между собой дотопе единую адаптивную зону на соответствующее число субзон. Изоляция не типична, но если локальные группы сразу изолируются, то они становятся видами, которые с течением времени "могут стать" родами или более высокими таксонами. К характерным особенностям видообразования Симпсон относит незначительность возникающих фенотипических различий, отсутствие определенной направленности, средний или быстрый темп эволюции.

Рис. 15. Схематическое изображение характерных особенностей трех главных форм эволюции

Прерывистые линии изображают филогению, а кривые - частоты популяции на последовательных стадиях эволюции [Симпсон, 1948]

Симпсон отмечает, что видообразование - в основном единственная форма эволюции, доступная для изучения экспериментальными методами генетики, зоологии и биологии в целом.

Филетическая эволюция⁴⁰ состоит в "длительном, направленном... сдвиге средних значений признаков популяции", при этом популяция изменяется в целом, а не дробится [Там же. С. 304]. Все развитие совершается в пределах одной и той же адаптивной зоны, строго следуя за ее сдвигом. В результате филетической эволюции один таксон превращается в другой того же ранга (классический пример - эволюционный ряд предков лошади). Она ясно выражена в средних и больших широко распространенных популяциях, представляющих средние таксономические уровни - роды и семейства.

Симпсон указывает, филетическая эволюция очень широко распространена, что к ней относятся 9/10 палеонтологических данных и потому она лучше всего изучена.

Квантовая эволюция впервые выделена Симпсоном⁴¹ и, по его словам, представляет собой самый важный, хотя и самый гипотетичный, вывод из всего исследования. На подобное название его натолкнула исключительная быстрота эволюционных превращений, связанная с переходом популяции к новому состоянию равновесия, напоминающая пороговую реакцию (или квантовый эффект): шаг должен быть сделан целиком или не сделан совсем. Принципиальные отличия этой формы эволюции от двух предыдущих связаны со сменой адаптивной зоны, с переходом группы в новую зону, с наличием преадаптивной фазы и, следовательно, с прерывистостью: между двумя состояниями равновесия образуется "перерыв, биологическая аналогия кванта, во время которого система неустойчива и не может существовать долго в таком положении: она либо возвращается в исходное состояние (что случается очень редко, а может быть и никогда), либо исчезает (наиболее обычный исход), либо, наконец, претерпевает полный сдвиг от старого положения равновесия к новому (квантовая эволюция в строгом смысле слова)" [Там же. С. 310]. В связи с этим для данной формы эволюции, гораздо более чем для филетической, характерна прямолинейная направленность. Симпсон считает квантовую эволюцию преобладающим способом возникновения высших таксонов - семейств, отрядов, классов. На путь такой эволюции способна становиться, возможно, только одна из тысяч популяций, причем она должна быть малочисленной и полностью изолированной (идея, заимствованная у Райта, предложившего модель генетического дрейфа).

Квантовая эволюция распадается на три фазы: неадаптивную, во время которой группа утрачивает равновесие; преадаптивную, в течение которой группа под сильным давлением отбора сдвигается в сторону нового состояния равновесия; адаптивную, когда достигается новое равновесие.

Рисуя поэтапно картину квантовой эволюции на примере развития гипсодонтности при переходе ранних предков лошади, питавшихся листьями (*Anchitherium*), к более поздним предкам, питавшимся травой (*Merychippus*), Симпсон воспользовался моделью так называемого адаптивного ландшафта, предложенной Райтом [Wright, 1931]. В этой модели вершины холмов, соответствующие оптимальному состоянию приспособленности ("адаптивным вершинам"), были разделены долинами, представлявшими собой "ничейные" адаптивные зоны.

Первая (инадаптивная) фаза квантовой эволюции начинается с нарушения адаптивного равновесия у очень маленькой изолированной популяции. Оно может быть следствием случайного закрепления неадаптивных мутаций или изменения условий среды. Утратив равновесие со средой и выйдя из-под контроля центростремительного отбора, группа подпадает под сильное действие линейного (движущего) отбора и вынуждена быстрыми темпами продвигаться через долину в сторону нового равновесия. Наступает вторая (преадаптивная) фаза, характеризующаяся появлением у группы определенной преадаптации к новой адаптивной зоне (большая гипсодонтность и способность дополнять свой рацион некоторым количеством травы). Группа оказывается у подножия новой адаптивной вершины, достижение которой означает захват новой адаптивной зоны (полный переход к питанию травой).

Рис. 16. Фазы истории Equidae, рассматриваемой как пример квантовой эволюции

Обозначения фаз относятся к той части популяции, которая отрывается от исходной и занимает зону питания травой [Смпсон, 1948]

А - адаптивная фаза, Б - преадаптивная фаза, В - неадаптивная фаза

Это самая критическая фаза. Важнейшим условием выживания в этой фазе, когда прежнее равновесие утрачено и возврат к нему невозможен, является быстрота ее прохождения. Неудивительно, что подавляющее большинство популяций вымирает и лишь какая-то одна, обладающая решающими элементами преадаптации к новой зоне, преодолев долину и поднявшись по склону новой вершины, завоевывает ее. Наступает третья (адаптивная, или "постадаптивная") фаза квантовой эволюции, во время которой отбор, переводя преадаптацию в адаптацию, вновь начинает действовать в центростремительном направлении. Выживая, популяция обретает новое состояние равновесия (переход к питанию травой завершился).

Описывая квантовую эволюцию, Симпсон особо отмечает ее неперемное условие - наличие преадаптации, возникающей мутационным путем. С теоретической точки зрения прекрасным механизмом для перехода от одного состояния равновесия к другому могли бы быть крупные мутации, дающие резкий фенотипический эффект. Но такие мутации совершенно случайны в отношении адаптации, а это делает вероятность появления на их основе жизнеспособных

преадаптированных форм столь ничтожно малой, что заставляет отвергнуть мысль о сколько-нибудь значительном участии таких мутаций в процессе эволюции. Зато "аккумуляция малых мутаций,- резюмирует Симпсон,- не только способна произвести такую быструю эволюцию, какая наблюдается в случае квантовой эволюции, но теоретически представляет собой ее лучший реальный механизм" [Симпсон, 1948. С. 316].

Поскольку переходные формы между высшими таксонами отсутствуют, а квантовая эволюция есть главный способ возникновения именно таких таксонов, оба эти факта можно объяснить только спецификой протекания самой квантовой эволюции. Действительно, весьма логично допустить, что малочисленные, часто мигрирующие, живущие в неустойчивых условиях среды популяции, к тому же еще и претерпевающие очень быстрые превращения, имели весьма ограниченные шансы сохраниться в виде ископаемых остатков.

Еще одно неперемное условие квантовой эволюции связано, по Симпсону, с требованиями преадаптации. Группа может осуществить такую эволюцию только в том случае, если она обладает преадаптацией к действительно возможному новому способу существования. Иными словами, для нее должна существовать подходящая и доступная ей адаптивная зона. Симпсон особо подчеркивает, что пригодность этой зоны зависит не только от ее физического наличия; не менее важно, чтобы она была свободной или заселена настолько слабо, чтобы "занятие ее не было связано с интенсивной борьбой за существование".

В этом последнем пункте Симпсон существенно разошелся во мнениях со многими представителями современного дарвинизма и в особенности советских школ Северцова и Шмальгаузена. В советской литературе по эволюционной теории прочно утвердилось представление, что новые прогрессивные группы занимают соответствующую адаптивную зону, только одерживая победу над ее прежними обитателями в результате напряженной конкретной борьбы. Достаточно сослаться на авторитетное мнение академика Л. П. Татаринова [1985], неизменно подчеркивающего, что вымирание определяется в первую очередь биотическими факторами, такими, например, как разрушение прежде существовавших экосистем в результате экспансии вновь возникающих групп организмов. Подобная причина могла, по его представлениям, привести и к вымиранию динозавров, с которыми к концу мела начали успешно конкурировать быстро прогрессирующие предки современных млекопитающих. Кстати, первые млекопитающие появились в триасе, т. е. задолго до исчезновения динозавров.

Симпсон, однако, утверждает, что предшествующая группа вымирает и освобождает зону раньше, чем другая группа станет многочисленной и займет ее место (разве что за исключением краевых участков зоны), и в этом вопросе предвосхищает точку зрения современного пунктуализма.

Следует отметить, наконец, что Симпсон допускал развитие по типу квантовой эволюции одновременно для нескольких групп, следствием чего могла быть так называемая взрывная эволюция.

Необходимым условием в этом случае является наличие нескольких свободных адаптивных зон, к которым соответствующие группы должны быть преадаптированы. При взрывной эволюции происходит множество квантовых скачков в разные зоны с последующим вымиранием промежуточных форм и филогенетической эволюцией основных линий.

Оценивая гипотезу квантовой эволюции, следует, признать, что Симпсон искусно применил в ней выработанные генетикой популяций представления об условиях ускоренной эволюции для интерпретации эволюционных преобразований большого масштаба. Создатели и последователи синтетической теории [Mayr, 1954; 1963; Grant, 1959, 1963; Dobzhansky, 1970; Северцов, 1981; и др.] видели в ней одну из наиболее продуктивных, непротиворечивых и достаточно обоснованных гипотез прогрессивной макроэволюции и рассматривали ее в качестве крупного вклада в актив современного дарвинизма. О продуктивности этой концепции свидетельствует уже тот факт, что она послужила отправной точкой для формирования новых моделей быстрого видообразования, разработанных в 50-60-е годы. Посредством их она оказала воздействие, как мы увидим дальше, и на формирование модели прерывистого равновесия.

Квантовая эволюция Симпсона в принципе была принята авторами основного советского руководства по эволюционной теории [Тимофеев-Ресовский и др., 1969. С. 317], которые отнесли ее к эволюции типа аромелазы.

Были, однако, и специалисты, которые расценили гипотезу Симпсона как антидарвинистскую и на этом основании подвергли ее резкой критике. Так, Л. Ш. Давиташвили [1966, 1972] обвинял Симпсона в спекулятивности, надуманности и недостаточной обоснованности его концепции. Он считал, что эта концепция мало отличается от сальтационистских, неокатастрофических построений явных финалистов, например Шиндевольфа. В разных аспектах гипотезу Симпсона критиковали Ю. М. Оленов [1961], Е. И. Лукин [1971], В. Бок [Bock, 1972]. Не давая прямой оценки квантовой эволюции, А. А. Парамонов [1948] упрекал Симпсона в том, что он не "стоял на почве последовательного дарвинизма", поскольку испытывал колебания между дарвинизмом и "идеалистической теорией преадаптации"⁴². Но коль скоро явление преадаптации - неотъемлемая часть квантовой эволюции, скептическое отношение к последней со стороны Парамонова не вызывает сомнений.

Нам представляется, что в гипотезе квантовой эволюции Симпсон дал образец подлинно творческого отношения к идейному ядру дарвинизма. Введя в теорию эволюции новый элемент случайности - феномен преадаптации, он тем не менее подчинил его реализацию контролю со стороны естественного отбора. Содержание концепции квантовой эволюции позволяет рассматривать ее как очень искусную попытку (на уровне науки того времени) опровержения сальтационизма в макроэволюции.

Гипотезы внезапного видообразования Э. Майра и В. Гранта

Прямой преемницей "квантовой эволюции" стала гипотеза "генетической революции", разработанная Э. Майром [Mayr, 1954] на основе синтеза данных систематики, генетики, экологии и биогеографии. Майр целиком принял идею Райта и Симпсона об особой эволюционной роли малых и полностью изолированных популяций. Разрабатывая эту идею, он обратил главное внимание на генетические различия больших и малых популяций.

В больших и непрерывных популяциях широко распространенных видов между особями происходит постоянный обмен генами. В любую местную популяцию таких видов из соседних (а то и удаленных) популяций все время поступает поток чужих генов, который частично нейтрализует локальное давление отбора и прерывает процесс адаптации рассматриваемой популяции. Этим, в частности, объясняется относительное постоянство видовых ареалов. Гомеостатическое состояние большой и обширной популяции автоматически поддерживается отбором генов, обеспечивающих в гетерозиготном состоянии высокую жизнеспособность - предпочтительно большую, чем у обеих гомозигот (балансируемый полиморфизм Фишера, или сверхдоминирование). В итоге, как отмечает Майр, такие популяции отличаются значительным консерватизмом. Изменчивость в них носит исключительно клинальный характер, ибо любые отклоняющиеся генотипы, случайно возникающие в недрах популяции, не имеют шансов на обособление. Поэтому процессы видообразования идут в них крайне медленно.

Другое дело - небольшие периферические изолированные популяции, лучшей моделью которых могут служить островные колонии животных или население архипелагов. Подобные популяции основываются маленькой группой эмигрантов (иногда представленной всего несколькими парами особей) из обширной панмиктической популяции где-то на периферии ареала вида. Очевидно, их генофонд должен содержать лишь небольшую случайную выборку из генофонда родительской популяции (принцип основателя). Но возможная эволюционная судьба малой популяции-основательницы будет зависеть еще от одного условия - ее полной изоляции от родительской.

При оценке событий в такой дочерней колонии Майр исходил из положения о зависимости действия гена от окружающей его "генетической среды"⁴³, прочно утвердившегося в генетике. Согласно этому положению, изменение внутренней генетической среды сказывается одновременно на многих локусах, как при гибридизации или полиплодии. А это означает, что селективная ценность соответствующих генов также меняется, приобретая иногда прямо противоположное значение.

К подобному результату как раз и приводит простая изоляция нескольких особей-основательниц от потока генов из исходной популяции. Эта изоляция и порождает внезапное изменение генетической среды большинства или даже всех локусов. Майр называет такую реконструкцию генома "наиболее резким генетическим изменением ... которое только может произойти в естественной популяции" и

добавляет, что оно "может иметь характер настоящей, "генетической революции"" [Mayr, 1954. P. 170]. Ее следствием оказывается, с точки зрения Майра, образование на базе периферической популяции не просто нового вида, но вида "совершенно нового типа", "неожиданно отклоняющегося от родительского типа" [Ibid. P. 160].

Как и в случае квантовой эволюции, генетическая революция и образование нового вида сопряжены со сменой адаптивной (по Майру - экологической) зоны и переходу популяции от одного состояния равновесия к другому. В новой адаптивной зоне, при иных физических и биотических условиях, популяция испытывает более сильное давление естественного отбора, которому к тому же больше не противодействует приток генов извне.

К важнейшим условиям быстроты и масштабности эволюции при генетической революции Майр относит, помимо наличия свободной экологической ниши, малый размер популяции и степень ее изоляции. При сочетании всех этих условий популяция заметно изменяется уже через два-три поколения, но при обычных ситуациях значительные эволюционные сдвиги требуют большего времени.

Существует мнение, что рассматриваемая концепция применима только к образованию видов и поэтому ее следует относить к области микроэволюции. Такое мнение ошибочно. В гл. 1 говорилось, что все новое рождается в форме биологических видов, но дело в том, что с точки зрения потенциальных возможностей к дальнейшей эволюции виды неравноценны. Одним из источников неравноценности является исходная структура (величина) популяции. Теоретические представления о значении структуры популяции для ее эволюции при различных условиях среды были разработаны в неоднократно упоминавшейся основополагающей работе Райта [Wright, 1931]. Согласно его расчетам, именно популяция колониального типа заключает в себе наибольшие эволюционные потенциалы. Быть может, это наиболее плодотворная из всех общих идей эволюционного учения вообще. Все дальнейшее развитие теории эволюции подтвердило ее удивительную жизнеспособность. В той или иной мере следуя этой идее, очень многие ученые приходили к заключению, что великие революционные события в истории биоты происходили в популяциях именно такого типа. Основываясь на данной идее, К. М. Завадский [1958] разработал представление об арогенных популяциях.

Впрочем, значение для макроэволюции малых периферических изолятов многократно отмечал сам Майр [1968, 1974; Mayr, 1982]. В работе, которую мы рассматриваем, он писал, что в высоких темпах преобразований при генетической революции заключается "механизм, ответственный за быстрое появление макроэволюционных новшеств (курсив наш. - В. Н.) без какого-либо противоречия с наблюдаемыми данными генетики" [Mayr, 1954. P. 176]. Совершенно ясно, что генофонд нового вида, возникающего на основе генетической революции, содержит, с одной стороны, какую-то часть генов родительского генофонда, а с другой - серию "малых мутаций" и потому этот вид никак не может

стать сразу носителем признаков более высокого таксона. Для этого ему нужно гораздо больше времени.

Отмечая логическую взаимосвязь между "решающими шагами эволюции", осуществляемыми малыми периферическими изолятами, и отсутствием переходных форм в палеонтологической летописи, Майр еще раз обращает внимание на то, что периферические изоляты, например у птиц, являются, очевидно, не только зарождающимися видами, но и "во многих случаях также зарождающимися родами и более высокими категориями" [Ibid]. При этом Майр справедливо подчеркивает, что, как было указано раньше [Mayr, 1942; Rensch, 1947], проблема происхождения высших таксонов неотделима от проблемы возникновения новых видов.

Со своей стороны, хотелось бы заметить, что, говоря об эволюционной роли изоляции, Майр имел в виду исключительно пространственную - географическую - изоляцию и связывал образование новых форм путем генетической революции с принятой им аллопатрической моделью видообразования [Mayr, 1942], при которой географическая изоляция предшествует репродуктивной изоляции. Это обстоятельство часто упускают из виду, а между тем допущение одной лишь аллопатрической модели существенно сужает представления о возможных способах осуществления надвидовой эволюции. Не случайно под влиянием новых данных о механизмах видообразования Майр в 70-х годах вынужден был признать существование в природе и симпатрического видообразования, которого придерживался сам до 1942 г. [Майр, 1974 и позднее]. Этот факт в значительной мере подрывал монополярную исключительность рассмотренной гипотезы быстрой и радикальной эволюции на основе генетической революции.

Вернемся, однако, к нашему предмету. Майр обращает внимание на различие судеб периферических изолированных популяций и нелегкий путь тех из них, которые, претерпев генетическую реконструкцию, должны превратиться в новый органический тип. В целом в силу относительного генотипического постоянства подавляющее большинство изолятов при длительном существовании в однообразных условиях неспособно выдержать генетическую революцию и обречено на вымирание. Лишь одной или нескольким популяциям удастся прорваться в новую экологическую нишу, выжить в ней и размножиться. Майр образно сравнивает это испытание с прохождением через "узкое горлышко", при котором численность, а соответственно и генетическая изменчивость популяции сокращаются до минимума. При таких обстоятельствах ее выживание зависит от того, унаследовала ли она тот тип генофонда, который способен выдержать гомозиготность по большому числу локусов и который преадаптирован к новой экологической зоне. Зато, преодолев этот "узкий период", популяция приобретает возможность быстро увеличить свою численность, восстановить или расширить ареал и генетическую изменчивость и фактически превратиться в новый вид.

Признавая "откровенную спекулятивность" своей гипотезы, Майр тем не менее подкрепляет ее многими примерами из систематики животных островных и изолированных территорий (в частности,

на популяциях зимородка группы *Tanysiptera hydrocharis-galatea* о-ва Новая Гвинея). Способность естественных популяций проходить через "узкое горлышко" подтверждается, по Майру, данными по истории заселения птицами Австралии, Новой Зеландии и прилегающих островов, проникшими сюда из Юго-Восточной Азии через Малайский архипелаг, или историей расселения скворцов Северной Америки с конца XIX в.

В дальнейшем модель видообразования путем генетической революции (как и путем квантовой эволюции) получила подтверждение в исследованиях многих авторов и на различных биологических объектах. Считается, что таким путем образовались три вида гилии - *Gilia* (*Polemoniaceae*) пустынных и горных районов юго-запада Северной Америки [Grant, 1956, 1960], близкородственные виды лютиковых *Nigella icarica* и *N. carpatha* на островах Киклады в Эгейском море [Strid, 1970], два вида кларкии - *Clarkia biloba* и *C. lingulata* (*Onagraceae*) в горах Сьерра-Невада в Калифорнии [Lewis, Roberts, 1956; Lewis, Raven, 1958; Lewis, 1962; и др.], трех видов дрозофилы - *Drosophila planitibia*, *D. heteroneura* и *D. silvestris* на Гавайских островах [Carson, 1970] и т. п.

В заключение следует отметить, что в части, касающейся ожидаемых конечных результатов эволюции малых популяций, гипотеза генетической революции Майра логически хорошо согласуется как с предсказаниями Райта, так и с концепцией квантовой эволюции Симпсона. Существующие между ними различия относятся главным образом к регулирующим факторам. Майр отказался от дрейфа генов, приписав начальное изменение в генофонде дочерних колоний эффекту основателя, т. е. небольшой случайной выборки из генофонда предковой популяции. Однако оба эти механизма с генетической точки зрения, в сущности, одинаковы. В отпочковавшейся колонии в силу вынужденного вначале скрещивания ее членов между собой происходят инбридинг, гомозиготизация и дополнительный дрейф генов. Совместное действие этих факторов приводит к формированию новых фенотипов, зачастую коренным образом отличающихся от нормы. Большинство их погибает, но в длинном ряду проб и ошибок, осуществляемых популяцией-основательницей, все же могут возникнуть удачные генотипы и фенотипы, обладающие адаптивной ценностью в новых условиях. Такие генотипы быстро закрепляются, по-видимому, благодаря совместному действию дрейфа и отбора.

Гипотезе генетической революции Майра очень близка, если не сказать, что ей идентична, концепция квантового видообразования, предложенная девятью годами позже американским ботаником В. Грантом [Grant, 1963]. Как он сам указывает [Грант, 1980], его концепция "синтетическая": в ней соединены изложенные выше представления Райта о дрейфе генов, Симпсона - о квантовом сдвиге, Майра - о быстром видообразовании путем генетической революции и добавлены еще соображения Льюиса [Lewis, Raven, 1958; Lewis, 1962] о видообразовательном значении изолирующего эффекта хромосомных перестроек. Хотя концепция и названа видообразовательной, описываемый в ней механизм, по мнению Гранта, играет важную роль как в микро-, так и в макроэволюции, некоторые

направления которой "представляют собой ряд последовательных событий квантового видообразования" [Грант, 1980 .С. 300].

Как и в случае формообразования при генетической революции, все начинается в небольшой дочерней колонии (расе), отпочковывающейся от обширной полиморфной панмиктической предковой популяции где-то на ее периферии. Эта колония, или местная раса, может быть основана одной или несколькими особями-иммигрантами, оказывающимися пространственно изолированными от остальной популяции.

С момента обособления на генофонд колонии начинают влиять дрейф генов и инбридинг, а позднее - отбор в сочетании с дрейфом. К ним нередко присоединяется и генетическая революция. Кроме того, как показал Грант [Grant, Flake, 1974в], опираясь на математические расчеты Холдейна [Haldane, 1957, 1960], колонии малого размера несут меньшую "плату" за интенсивность отбора на повышение частот полезных генов вплоть до полного вытеснения их альтернативных аллелей. Совместное действие всех этих факторов может привести к быстрым, иногда коренным изменениям в экологических предпочтениях, морфологии и плодовитости. В итоге местная раса быстро дорастает до видового уровня и в случае занятия новой адаптивной зоны "перешагивает" через этот уровень. Грант обращает особое внимание на макроэволюционную перспективность уклоняющихся фенотипов - "феноотклонений", появляющихся в небольших изолятах в результате инбридинга. Возникновение таких необычных фенотипов, часто коренным образом отличающихся от нормы, оказывается следствием утраты изолятом гомеостатических буферных свойств, характерных для больших панмиктических популяций. Феноотклонения хорошо известны из экспериментальных исследований на дрозофиле, курах, первоцвете и других биологических объектах. Их постоянное возникновение зарегистрировано и в небольших дочерних колониях растений, формирующихся в естественных условиях [Grant, 1963,1971].

Рис. 17. Схематическое изображение двух подвидов *Clarkia*
а-*Clarkia lingulata*, соцветие $\times 1/2$; б - *C. biloba* подвид *australis*, лепесток $\times 1/2$; в - *C. biloba* подвид *brandegeae*, лепесток $\times 1/2$; г-*C. biloba*, соцветие $\times 1/2$

Рис. 18. Направление видообразовательной эволюции [Grant, 1963]

Линия P-Q - результирующий вектор последовательных видообразовательных изменений в данном направлении [Грант, 1980]

Важное место в концепции Гранта отводится изолирующей роли хромосомных перестроек, подробно изученных у растений Г. Льюисом. В уже приводившемся примере видовому обособлению *Clarkia lingulata* от *C. biloba* в южной периферической части ареала способствовало помимо дрейфа генов и

отбора также возникновение двух или трех независимых транслокаций [Lewis H., Lewis M., 1955; Lewis, Roberts, 1956; Lewis, 1962].

Наконец, последнее обстоятельство, наиболее существенное в отношении участия в макроэволюционном процессе. Мы видели, что Симпсон выделил видообразование в качестве одной из форм или, что то же самое, одного из направлений эволюции. С еще большей четкостью и обоснованностью это было сделано Грантом [Grant, 1963, 1971], предложившим термин "видообразовательное направление" (speciational trends). Приводимая для его иллюстрации схема наглядно показывает, что волнистая линия P-Q отражает ступенчатый характер эволюции, складывающейся из последовательных видообразовательных событий, а не из хроновидов. Если каждое из этих событий совершается путем квантового видообразования - а Грант полагает, что данный процесс может вообще циклически повторяться, - то теоретически при сохранении общей направленности естественного отбора следует ожидать у соответствующего эволюционного направления высоких скоростей и, следовательно, крупных структурных преобразований. Таким образом, "квантовое" видообразовательное направление подобного рода как способ осуществления длительной быстрой эволюции в определенном направлении дает рациональное объяснение с позиций дарвинизма загадке крупных макрофилогенетических трендов помимо сальтаций. Грант добавляет, что, быть может, это и единственный способ возникновения эволюционного направления, обладающего тахитической скоростью.

Концепцию генетических революций помимо Гранта уже длительное время разрабатывает авторитетный американский генетик Х. Карсон [Carson, 1959, 1971, 1975]. Объектом его исследований служат изолированные популяции дрозофилы Гавайских островов. В своей концепции гомосеквенциального видообразования он, как и Майр, также пришел к выводу, что изолированные периферические популяции во многих случаях берут начало от отдельных особей-основательниц и в ходе генетической революции переживают период резкой популяционной депрессии (см. гл. 10). Карсон также согласен, что концепции быстрых эволюционных превращений малых изолятов пока еще остаются гипотезой. Такое положение связано со слабой изученностью генетической стороны протекающего в них процесса видообразования. Продолжая исследовать генетику видообразования у 500 видов дрозофилы Гавайских островов, Х. Карсон и А. Темпльтон [Templeton, 1980a, b] достоверно установили, что процесс реконструкции генома затронул у них вместо предлагавшихся нескольких тысяч всего десятков генов.

Первая книга по проблемам макроэволюции

Завершая обзор основных концепций макроэволюции, сложившихся в рамках синтетической теории, нельзя не коснуться первого обобщающего труда о движущих силах и закономерностях надвидового уровня эволюции.

После книги Симпсона о темпах и формах эволюции первостепенное значение для разработки проблем макроэволюции с позиции современного дарвинизма имела книга западногерманского зоолога Бернхарда Ренша "Эволюция на надвидовом уровне", изданная первоначально на немецком языке [Rensch, 1947], а затем в английском переводе [Rensch, 1960a]. Исторически это была фактически первая книга, специально посвященная рассмотрению проблем надвидовой эволюции. Во введении Ренш отмечает, что разграничение эволюционных проблем на микро- и макроэволюцию стало уже привычным, но сам он предпочитает пользоваться терминами "внутривидовая" и "надвидовая" эволюция.

Главную цель своего труда Ренш видит, с одной стороны, в критическом анализе представлений, предполагающих существование специфических факторов надвидовой эволюции, и с другой - в показе возможности объяснения соответствующих явлений с позиций "известных эволюционных механизмов", т. е. с позиций дарвинизма. При создании такого труда Ренш использовал материалы собственных исследований по экологии, биогеографии, сравнительной морфологии, палеонтологии, эмбриологии и физиологии животных, а также труды Добжанского, Хаксли, Майра, Стеббинса и Шмальгаузена⁴⁴. Не вдаваясь в подробности, остановимся на трактовке Реншем наиболее крупных проблем макроэволюции.

В отличие от Симпсона и Хаксли, Ренш выдвинул принцип ненаправленности эволюции. Сущность этого принципа заключается в том, что эволюция любого вида может потенциально идти во многих направлениях. Это парадоксально и несколько неожиданно звучащее утверждение не означает, однако, отсутствие детерминированности путей макроэволюционного процесса, когда они формируются совершенно случайно. Пользуясь данной формулировкой, Ренш хочет всего лишь подчеркнуть отсутствие какой бы то ни было изначальной запрограммированности эволюции, ее независимости от материальных условий среды. Фактически весь материал, приводимый для иллюстрации этого положения, и соображения Ренша о канализирующей роли естественного отбора и уже сложившейся организации говорят о вынужденной направленности развития и потенциально в немногих направлениях.

Анализируя проблему направленности эволюции, Ренш критикует распространенное среди палеонтологов представление, будто многие проявления ортогенетического развития зависят от "автономных сил эволюции" ("ректиградация" Осборна, "закон биологической инерции" Абеля, "законы Gestalt" Бойрлена и др.). Соглашаясь с правилом прогрессивного увеличения размеров тела в филогенезе (Коп, Депере), Ренш дает ему совершенно дарвинистское объяснение. Выше уже говорилось о тех причинах, в силу которых, по мнению Ренша, крупному размеру тела обычно

благоприятствует отбор. Многие палеонтологи убеждены, что концепции естественного отбора как ведущего фактора эволюции противоречит явление так называемой "сверхспециализации", т. е. прямолинейной эволюции за пределами максимальной адаптации, приводящей к образованию эксцессивных структур; в то же время оно якобы свидетельствует в пользу существования автономных имманентных движущих сил эволюции. Не соглашаясь с подобной трактовкой, Ренш также объясняет это явление действием естественного отбора, ненаправленных мутаций и аллометрических закономерностей.

Главной опорой веры в автономные силы надвидовой эволюции стала концепция цикличности (трехфазности) филогенетического развития, распространяющаяся и на эволюцию многих органов и создающая впечатление заложенного в природе стремления к определенной цели. Не возражая в принципе против самой трехфазности макрофилогенеза, Ренш, подобно Симпсону, Майру и Гебереру, выступает решительно против предопределенности последнего нематериальными внутренними причинами. При детальном рассмотрении фаз взрывного формообразования ("стадия эксплозивной эволюции") и адаптивной радиации ("фаза эксплозивной радиации") Ренш привлекает к анализу фактически весь известный материал по систематике и филогении современных и ископаемых животных. Это позволяет ему установить существование высших таксонов, не всегда следующих "циклическому развитию с фазой интенсивной радиации вначале" или выходящих за хронологические рамки, общепризнанные для фазы эксплозивной радиации. Так, млекопитающие и птицы известны с юры⁴⁵, но у них не наблюдалось интенсивного образования новых отрядов до начала третичного периода. Рептилии появились в карбоне, но претерпели сильную радиацию только в триасе. У ископаемого семейства *Pleurotomariidae* распад на роды длился с начала силура до триаса, а у морских семейств группы *Prosobranchia* этот процесс шел даже в два этапа: первый продолжался с кембрия до позднего силура (т. е. 150-190 млн. лет), второй - с триаса до начала третичного периода (т. е. 150- 170 млн. лет)⁴⁶. Подобные факты, как справедливо отмечает Ренш, свидетельствуют об отсутствии "фиксированного типа филогенетического развития". Возможно даже, расцвет группы есть не одновременный (эксплозивный), а последовательный процесс.

Ренш высказал сомнения в том, что макромутации и протерогенез Шиндевольфа (см. гл. 8) могли играть существенную роль в возникновении новых структурных типов.

Пожалуй, самым смелым и необычным шагом Ренша было его утверждение о необязательности третьей фазы макрофилогенетического цикла - вымирания. Ренш первым в истории эволюционной мысли (если не считать Ламарка) обратил внимание на простой и убедительный довод - существование поныне представителей большинства типов животных, возникших в начале палеозоя. Этот факт означает, что в истории органической жизни существовали формы, которые вопреки всем неблагоприятным обстоятельствам вместо того, чтобы исчезнуть с лица земли, снова и снова подвергались превращениям и перестройкам. Но вымирание - также реальное явление. В числе его

главных причин Ренш называет конкурентное вытеснение более совершенными видами, далеко зашедшую одностороннюю специализацию, оказывающуюся пагубной при изменении внешних условий, и появление новых врагов.

Для обозначения путей или способов надвидовой эволюции Ренш ввел понятие анагенеза⁴⁷ и кладогенеза [Rensch, 1954]. Под кладогенезом он понимал процесс разветвления филогенетических линий, а под анагенезом - прогрессивную эволюцию. В рассматриваемом труде Ренш сосредоточил основное внимание на проблемах анагенеза⁴⁸. После обстоятельного рассмотрения характеристик, которыми наделили прогрессивный путь развития его предшественники, Ренш предлагает ряд собственных критериев, в значительной мере совпадающих с критериями ароморфоза Северцова, анагенеза Хаксли [Huxley, 1942] и его же понятием "неограниченного прогресса" [Huxley, 1954]. Подобно упомянутым авторам и Симпсону [Simpson, 1949], Ренш считал важнейшей особенностью анагенеза "усовершенствование, открывающее путь для дальнейших усовершенствований" [Rensch, 1960a. P. 289].

Любопытно, что, обсуждая начальные механизмы дифференцировок, ведущих к образованию новых органов при анагенезе, Ренш обращает внимание на количественные мутации, которые приводят к увеличению числа некоторых клеток и вызывают положительный аллометрический рост определенных тканей.

В заключение данного раздела Ренш отмечает, что всем критериям анагенеза должен благоприятствовать естественный отбор. Отсюда можно сделать вывод, согласующийся с одной из идей Дарвина, а именно тот, что сам анагенез - "автоматический и неизбежный результат отбора" [Ibid. P. 300].

К описанному вкладу Ренша в дарвинистскую теорию макроэволюции хотелось бы присовокупить его доктрину, касающуюся сферы действия законов эволюции, изложенную в другой работе [Rensch, 1960a]. Ренш полагал, что существуют общие законы, действующие на все современные и когда-либо жившие организмы независимо от их систематической принадлежности и контролирующие все их признаки и стадии развития. К таким законам он относил, например, принцип естественного отбора. Есть частные законы, действующие в эволюции только животных или только растений, наконец, законы специфические, управляющие филогенезом в конкретной экологической нише.

Итак, можно считать, что Ренш создал целостную концепцию макроэволюции, распространив и на этот уровень факторы и движущие силы микроэволюционных процессов, принятые в синтетической теории. При обсуждении любой из проблем надвидовой эволюции он неизменно стремился обосновать единство каузальных основ обеих уровней эволюции и одновременно показать, что привлечение к объяснению надвидовой эволюции каких-то иных или дополнительных автономных факторов совершенно излишне.

Неудивительно, что заслуги Рента перед синтетической теорией эволюции получили высокую оценку Майра, Завадского и представителей его школы. Помещая Ренша в один ряд с Симпсоном, Майр [Maug, 1982a] пишет, что оба они показали совместимость объяснения надвидовой эволюции с современными открытиями генетиков и микросистематиков и успешно опровергли утверждение антидарвинистов, будто макроэволюционные явления противоречат формуле "генетическая изменчивость и естественный отбор" [Ibid. P. 607, 60S].

Нам хотелось бы добавить к этой характеристике, что, придерживаясь позиций современного дарвинизма, Ренш не был склонен к их догматизации. Стиль его книг, свободный от категорических суждений и односторонности подходов, во многом напоминает стиль Дарвина. Мы обратили особое внимание на следующий общий методологический ориентир Ренша, не только выдержавший испытание временем, но с каждым днем расширяющий свою фактическую базу, - его убеждение во множественности способов видообразования и надвидовой эволюции.

Заслуживает быть особо отмеченным и следующее обстоятельство. Критикуя альтернативные гипотезы макроэволюции, Ренш тем не менее допускал, что в редких случаях постулируемые в них факторы могут быть причиной тех или иных макроэволюционных событий. Так, он считал возможным существование неких "конструктивных мутаций" (аналога системных), способных под контролем отбора более или менее гармонично изменять все системы органов или даже весь структурный тип целиком; Ренш допускал, что причиной большей частоты мутаций, особенно в далеком прошлом, могли быть космические факторы и пр. Некоторые противники дарвинизма [Красилов, 1977] видят в подобных допущениях Ренша уступку идее специфичности причин макроэволюции.

8

Глава

УПРОЧЕНИЕ САЛЬТАЦИОНИЗМА В 50-70-х ГОДАХ XX в.

В предыдущей главе мы видели, сколь обильные плоды в сфере учения о видообразовании и макроэволюции принес союз палеонтологии с генетикой, начало которому было положено Симпсоном. Полезно еще раз уточнить, что партнером палеонтологии в этом случае стала генетика популяций и в особенности те ее закономерности, которые были открыты Райтом. В то же время, как нетрудно было убедиться, созданные на основе этого союза макроэволюционные гипотезы оказались как бы на грани синтетической теории. В самом деле, главные макроэволюционные события связываются в них не с обычными подвидами и расами, находящимися в основной части ареала вида, а с окраинными, изолированными и крайне малочисленными популяциями, т. е. с редкими или даже исключительными обстоятельствами. Это дало основание некоторым специалистам утверждать, что

данные гипотезы выходят за рамки синтетической теории и смыкаются с сальтационизмом [Давиташвили, 1966].

Однако существовал и приблизительно в тот же период осуществлялся другой способ соединения палеонтологии с генетикой, действительно приведший к укреплению и распространению сальтационизма. В этом случае в союзники палеонтологии была взята не генетика популяций, а та часть эволюционной генетики, которая, игнорируя популяционные процессы, поставила во главу угла гипотетические макрогенетические изменения на уровне индивида. Пионером этого направления стал крупнейший западногерманский палеонтолог О. Шиндевольф.

Теория типострофизма О. Шиндевольфа

Исходные методологические посылки Шиндевольфа прямо противоположны позиции Симпсона и характерны для сальтационизма. Это перенос закономерностей онтогенеза на филогенез и трактовка обоих процессов развития как феноменологически идентичных, игнорирование популяционных процессов, отрицание объективной эволюционной роли случайности и ее закономерного перехода в необходимость, рассмотрение носителем эволюции отдельной особи (организмоцентризм) и соответственно типологический подход к анализу эволюционных процессов, трактовка макроэволюции как строго направленного ортогенетического развития филогенетических стволов, совершающегося под действием таинственных внутренних причин, "заложенных" в самих организмах (органицизм). Последний постулат в сочетании с верой во врожденную способность всего живого к целесообразным реакциям делает понятным, почему в концепции Шиндевольфа и эволюционных построениях его единомышленников естественный отбор в макроэволюции практически не участвует.

В одной из наших работ [Назаров, 1984] эволюционные представления Шиндевольфа уже рассматривались и были охарактеризованы как один из классических примеров финализма. Не повторяя высказанной по этому поводу аргументации, остановимся только на макроэволюционном аспекте его доктрины.

Основу макроэволюционной теории Шиндевольфа составили его представления о смене типов организации, преобразования которых он назвал типострофами, а свою теорию - соответственно типострофизмом. Ее источником и основанием послужил объективный факт неполноты палеонтологической летописи. Теория типострофизма складывалась в сознании Шиндевольфа на протяжении четверти века и получила законченное выражение в знаменитой книге "Основные вопросы палеонтологии..." [Schindewolf, 1950a]. Важнейшую роль в ее концептуальном оформлении сыграла макромутационная гипотеза Гольдшмидта, которую он всецело разделял⁴⁹.

Сообразно принимаемой Шиндевольфом цикличности макроэволюционного процесса развитие филогенетических стволов распадается на три специфические фазы - типогенез, типостаза и типолитиз, различающиеся между собой по движущим силам, темпам и характеру развития.

В первой фазе цикла - типогенезе - в результате быстрой и внезапной "перечеканки" существующих типов образуется большое число новых типов и подтипов организации. Причиной перечеканки являются макромутации ("комплексные" мутации), возникающие самопроизвольно и вызывающие одномоментное коренное и гармоничное изменение всей сложной системы структур и функций организма. Макромутации приводят к крупномасштабной генетической реконструкции отдельных индивидов, часть которых и оказывается родоначальниками новых типов.

Первоначально Шиндевольф придерживался мнения, что макромутации возникают самопроизвольно. Позднее, с переходом на позиции катастрофизма, он стал склоняться к мысли, что они вызывались резкими изменениями в уровне космической и солнечной радиации [Schindewolf, 1954, 1963]. От масштабов мутации зависит глубина трансформации типа. В качестве наиболее демонстративных примеров решающей роли таких мутаций, выведших новый тип на магистральный путь ортогенетического развития. Шиндевольф приводит образование однопалой конечности у лошади и эксперименты с превращением цветка львиного зева из билатерального в радиально-симметричный.

Рис. 19. Схема фаз типогенеза

Главные стволы и их ветви проходят три фазы - типолитиз, типостаза и типогенез; цифры II и III обозначают ветви первого и второго разветвлений по отношению к главному стволу [Шиндевольф, 1950]

В связи с отсутствием какой-либо предопределенности в возникновении и характере макромутаций все организационные преобразования в фазе типогенеза совершаются случайно на основе исключительно "свободного" формообразования. Шиндевольф особо отмечает, что ввиду чрезвычайной краткости данной фазы и стремительности типострафических преобразований какое-либо влияние на них внешних факторов или естественного отбора абсолютно исключено. Поэтому типогенез адаптивно нейтрален. Возникновение новых типов (планов строения), способных к прямолинейному развитию, создает, по Шиндевольфу, решающую предпосылку прогрессивной эволюции.

Будучи палеонтологом, Шиндевольф не занимался изучением механизма типострофа, но не воздержался от ряда умозрительных суждений по этому вопросу. По его мнению, перечеканка типовых планов строения происходит на самых ранних стадиях развития исходного типа. Настаивая на раннеонтогенетическом изменении типов, Шиндевольф замечает, что они наступают тем раньше, чем значительнее "качественный масштаб структурных различий и чем выше таксономический ранг

будущей группы организмов, воплотившей признаки нового типа" [Schindewolf, 1950a. S. 255]. В ряде случаев у Шиндевольфа можно встретить прямое указание, что новый тип таксона появляется непосредственно из яйцеклетки животного, принадлежащего к предшествующему таксону.

В фазе типостаза (т. е. постоянства типов) новые филогенетические "стволы" (типы), возникшие в предыдущей фазе, переходят к "принудительному ходу развития" - ортогенезу, совершающемуся параллельными линиями. Вместе с тем в рамках достигнутых планов строения происходит процесс дифференциации и возникает огромное органическое многообразие. В процессе непрерывного видообразования принимает некоторое участие и естественный отбор, "пришлифовывающий" новые виды к окружающим условиям.

В фазе типолита (т. е. распада типов) чрезмерная специализация и независимое от внешних факторов перерождение отдельных структур и органов, нарушающие сбалансированность организации, в конце концов приводят к вымиранию всех форм типа.

Одна из наиболее существенных черт теории типострофизма состоит в том, что ее автор решительно разграничивает типогенез и адаптивную эволюцию, иными словами, процессы макро- и микроэволюции. Настаивая на коренном различии типогенеза и процесса видовой дифференциации, Шиндевольф следует за Ламарком и Бэром. В его представлении это не только два различных, но и два противоположных процесса, подчиняющихся разным закономерностям. Шиндевольф останавливается на этом вопросе особенно подробно и пытается его обосновать на обширном палеонтологическом материале.

По сравнению с дарвинизмом в концепции Шиндевольфа мы сталкиваемся с обратным порядком возникновения в эволюции иерархической системы таксонов. По убеждению Шиндевольфа, типострофы, а следовательно, и "истинная" эволюция совершаются не путем видообразования, не путем аккумуляции мелких изменений, а путем непосредственной перечеканки совокупности признаков типа ("архетипа"). Шиндевольф со всей категоричностью утверждает, что черты организации типов семейства, порядка или класса формируются не через изменение принадлежащих к ним видов, а путем "непосредственной выработки типового комплекса от семейства к семейству, от порядка к порядку, от класса к классу", т. е. "целостного изменения типов". "В этом,- подчеркивает Шиндевольф,- ядро теории типострофизма, которая в корне отличается от дарвинистских взглядов и направлений" [Schindewolf, 1950a. S. 398]. Впрочем, приоритетное значение в фазе типогенеза Шиндевольф отдает нисходящему процессу "раздробления высших типовых единиц на низшие" [Ibid. S. 395]. Естественно, что при подобном понимании макроэволюции он вынужден считать свои "типы" не менее реальными формами, чем виды. Для подтверждения своей правоты Шиндевольф проводит аналогию с порядком индивидуального развития и ссылается на эмбриологический закон Бэра, согласно которому развитие идет не от специального к общему, а от общего к специальному, а также

на правило неспециализированного происхождения, гласящее, что исходным пунктом прогрессивного развития выступает более простая, недифференцированная организация. Здесь невольно напрашивается сопоставление взгляда Шиндевольфа на механику макроэволюции с представлениями креациониста Л. Агассиса, названного Ф. Энгельсом "последним великим Дон-Кихотом" в биологии [Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Т. 20. С. 515]. Раскрывая кредо Агассиса, Энгельс писал, что, согласно его представлениям, ... бог творит, начиная от общего, переходя к особенному и затем к единичному, создавая сперва позвоночное как таковое, затем млекопитающее как таковое, хищное животное как таковое, род кошек как таковой и только под конец льва и т. д., т. е. творит сперва абстрактные понятия в виде конкретных вещей, а затем конкретные вещи" [Там же. С. 521-522].

Однако как мы увидим в заключительной главе, представления Шиндевольфа о способах возникновения высших таксонов находят частичное подтверждение как в пунктуализме, так и в открытиях молекулярной генетики.

Анализ макроэволюционной теории Шиндевольфа был бы неполным, если бы мы не коснулись той трактовки, которую получила в ней проблема вида и видообразования. Согласно взглядам Шиндевольфа, отличительные признаки видов носят поверхностный характер и не имеют ничего общего с признаками, на которых основывается различие типов; они никак не могут превращаться друг в друга. Более того, развитие признаков двух данных категорий в филогенезе в большой мере протекает антагонистично. Исходя из подобной посылки, Шиндевольф приходит к заключению, что путем усиления и прогрессирующей дифференциации видовых признаков и присоединения их части к имеющемуся видовому комплексу может возникнуть не более общий план строения, а напротив, произойти "сужение степени общности наличествующей комбинации признаков" [Schindewolf, 1950a. S. 274]. Отсюда он делает вывод, что усиливающаяся специализация и дифференциация - вовсе не средства прогрессирующего естественно-исторического развития, но, напротив, "препятствие к подъему", и считает, что этому принципу, враждебному развитию, должен быть противопоставлен другой, снимающий "сужающие, тормозящие действия специализации" и вновь создающий общие (недифференцированные и дающие потомство) основы развития. "Это средство, приносящее новые импульсы, заложено в проникающем изменении типов" [Ibid. S. 300]. Отсюда общая оценка видообразования как всего лишь завершающей надстройки над высшими типами и как "самого бедного результата частного случая общего принципа изменения типов".

Наконец, еще один веский довод в пользу своей концепции Шиндевольф видел в явлении "предварения" филогении онтогенезом. Этому явлению он дал превратное толкование в специальной теории протерогенеза, которая будет рассмотрена в следующей главе.

Макроэволюционные представления Шиндевольфа, в особенности касающиеся внезапного превращения типов организации, имели весьма широкий резонанс. Это объяснялось в первую

очередь тем, что две категории доводов в пользу внезапного скачкообразного формообразования - малочисленность переходных форм в палеонтологической летописи и предполагаемая крупномасштабная реконструкция организмов с помощью системных мутаций - донныне питавшие два независимых потока эволюционной мысли, представленные, с одной стороны, палеонтологами а с другой, генетиками и эмбриологами, теперь соединились воедино. Каждый из этих потоков нашел в другом свое идейное дополнение. В свете учения о макромутациях на разрывы в палеонтологической летописи стали смотреть не как на следствие ее временной неполноты, а как на реальный и закономерный факт: между крупными систематическими подразделениями переходных форм не существовало, их вообще не должно быть, поскольку один тип организации благодаря системной (или онто-) мутации непосредственно превращается в другой. При этом в соответствии с типологическим мышлением приверженцы макрогенеза полагали, что потенциально основателями новой систематической категории могли стать отдельные индивиды. Подобный концептуальный альянс двух эволюционных течений не мог не привести к усилению сальтационизма, и действительно в 50- 60-х годах наблюдается его мощный подъем, захвативший не только палеонтологов, но и неонтологов многих специальностей. В числе первых можно назвать имена Петрункевича, Броу, Лемана, Токе, Тинтана, Пивто, в числе вторых - Керкута, Маттея, Жаннеля, Кэннона, Штерна, Ванделя и многих других. В СССР на позициях сальтационизма оказались Личков, Любищев, Хохлов, Ильин, Красилов, Алтухов, Ивановский. При общности идейно-теоретических позиций каждый из названных авторов вносил в понимание механизма макроэволюции свои специфические особенности.

Для многих, если не для большинства, сальтационистов стало характерным представление о затухании или полном прекращении макроэволюции в современную эпоху. Соответственно и различного рода макромутации трактуются ими как фактор эволюции давно минувших геологических эпох. Основным аргументом в пользу такого взгляда служит тот факт, что практически все крупные систематические подразделения (типы, классы) беспозвоночных, а также предки современного типа хордовых известны уже с кембрия. Этот взгляд особенно типичен для финалистического крыла сальтационизма.

Яркой иллюстрацией может служить позиция английского палеонтолога Дж. Броу [Brough, 1958]. Этот автор делит всю биологическую эволюцию на два этапа. Первый можно назвать эпохой великого "типогенеза". На этом раннем этапе мутационный процесс отличался масштабностью, высокими частотами, а сами мутации носили направленный характер. Такие мутации порождали "великие волны" жизни, когда внезапно возникали новые высшие таксономические единицы - типы, классы, отряды. На втором, позднем этапе высших таксонов уже не образуется, поскольку в силу исчерпания потенциальной энергии эволюции макромутации прекратились. Вместо них начался процесс обычного мутирования, наблюдаемый в настоящее время. Соответственно и эволюция на

этом этапе не выходит за пределы низших систематических единиц. Зато свое место среди факторов эволюции впервые занял естественный отбор.

Относительно самостоятельным источником сальтационизма оставалась эмбриология. Особенно широкий простор для исследовательской мысли предоставлял здесь факт существования регуляционных свойств ранних стадий эмбрионального развития, казалось бы столь же пластичных в фило-, как и в онтогенезе. С одной из макроэволюционных гипотез, построенной на данных сравнительной и экспериментальной эмбриологии, мы уже познакомились (гипотеза Далька). Сейчас нам необходимо остановиться на эволюционной доктрине французского зоолога А. Ванделя. очень сходной с концепциями Далька и Шиндевольфа, но разработанной независимо от них. Она интересна тем, что ее автор, как уже было сказано, находился в известной мере в оппозиции к мутационной теории и менделевской генетике и в своих работах охватил биологическую эволюцию от появления первых типов животных до появления человека.

Подобно Дальку, Вандель [Vandel, 1948, 1951, 1955] полагает, что все крупные эволюционные новшества, достигающие ранга преобразований, лежащих в основе формирования зоологических типов, возникают на самых ранних стадиях индивидуального развития, чаще всего на стадии яйцеклетки. С точки зрения Ванделя, онтогенез - это "по существу, увеличительный, усилительный процесс" [Vandel, 1954. P. 353], благодаря которому даже незначительные изменения в зародышевой организации способны вызвать у взрослого организма изменения фундаментального характера вплоть до "метаморфоза органического типа"⁵⁰.

В гипотезу "зародышевой эволюции" Ванделя хорошо вписывается, по его мнению, концепция Шиндевольфа о скачкообразной, эксплозивной эволюции, сменяемой периодом остановки или резкого замедления развития. Такой тип эволюции, противоположный идее постепенной аккумуляции мелких изменений, прекрасно объясняет разрывы в палеонтологической летописи которые связаны не с ее неполнотой, а с реальным отсутствием переходных форм между высшими таксонами [Vandel, 1951].

Вандель принадлежал к числу тех зоологов, которые видели в экспериментально изучаемых мутациях нечто патологическое, неестественное. Он считал, что это не тот тип изменчивости, который лежит в основе макроэволюции многоклеточных организмов. Будучи убежден в нерасторжимом единстве генома и цитоплазмы и их равноправной роли в эволюции, Вандель проявлял закономерный интерес к различным формам внехромосомной цитоплазматической наследственности и изменчивости. В свете современных открытий, обнаруживших разные формы наследственности и изменчивости, позиция Ванделя предстает не как "пережиток ламаркизма", а как свидетельство научного предвидения.

Вандель оказался, безусловно, правым в своем выводе о последовательном падении непосредственной роли генов в ходе макрофилогенетической истории, к которому приходит в

поздних работах [Vandel, 1965, 1968]. Основная идея Ванделя о том, что онтогенез представляет собой не чисто "генетическое, а эпигенетическое явление, перекликается с аналогичными соображениями И. И. Шмальгаузена и М. М. Камшилова.

Согласно Ванделю, в ходе эволюции от низших форм жизни к высшим действие генетических факторов на конституцию и свойства организма все более опосредовалось совокупностью регуляторных процессов онтогенеза. Дело дошло до того, что у высших животных большая часть их генома остается неактивной. Онтогенез как следствие многоклеточности позволил им заменить "жесткость генетических процессов" более гибкими механизмами, допускающими "широкие модификации и регуляции" [Vandel, 1968. P. 86]. В качестве посредников генов выступают "зоны индукции", а на более поздних этапах филогенеза - также эндокринная система и даже "психические факторы". Поэтому возникновение новых органов зависит непосредственно не от мутаций, а от онтогенетических факторов в целом.

Весьма напоминают концепцию Шмальгаузена и представления Ванделя о включении ("ассимиляции") мутаций в сложившуюся организацию. Он пишет, что мутация приобретает функциональное или структурное значение лишь в ходе процессов авторегуляции, когда благодаря изменению онтогенетических корреляций весь организм оказывается перестроенным [Vandel, 1965]. Только благодаря авторегуляции бесполезное изменение превращается в полезное. На этом, однако, сходство со Шмальгаузенем кончается, ибо в отличие от него Вандель отрицает какую бы то ни было роль в ассимиляции мутаций отбора.

Все сказанное давало известное основание Ванделю утверждать, что именно эмбриология, а вовсе не генетика и не палеонтология, дает ключ к разгадке тайн макрофилогенеза. Конечно, это было неоправданное самоограничение, обрекавшее на сужение, если не односторонность, подхода. Однако и подобная ориентация не помешала Ванделю стать сальтационистом.

Вандель особо выделяет в макроэволюции ту восходящую линию, которая, породив бесконечное число отклонений, ведет "от вируса к человеку". В его представлениях прогрессивная эволюция неразрывно связана с ростом способности филетической ветви к авторегуляции, которая фактически выступает в роли ее главного двигателя. Важнейшими атрибутами авторегуляции оказываются психика и сознание, "коррелятивно связанные" с усложнением нервной системы и достигающие своего апогея с появлением человека. На роль критериев прогрессивной эволюции данные атрибуты, безусловно, подходят, но допущение их в качестве фактора означает выдавать продукт эволюции за ее причину и вставлять на позицию идеализма. Но именно так трактует авторегуляцию Вандель, считая ее изначальным свойством материи, побуждающим последнюю к развитию. Придерживаясь финалистического взгляда на жизнь и эволюцию, Вандель старается к тому же показать, будто нарастание психизма - это совершенно автономный процесс, независимый от среды. В конечном

счете психизм превращается в его трудах в некую мистическую авторегуляционную силу, заложенную в филуме в виде конечной цели всего сущего [Vandel, 1955, 1958, 1963].

Рассмотренные представления о способах возникновения новых типов организации и движущих силах прогрессивной эволюции составляют лишь одну часть эволюционной концепции Ванделя. Другая ее часть описывает содержание воображаемой регрессивной эволюции, масштабы которой Вандель, как спелеолог, проявивший пристальный интерес к становлению специфической фауны подземных местообитаний, явно преувеличивает. Регресс, по его мнению, был уделом большинства филогенетических линий. Его избежали только филумы, приобретшие нервную систему и связанные с "повышением уровня психизма". Все остальные были обречены на деградацию и вымирание. В связи с таким пониманием хода макроэволюции в разряд органических филумов, подвергшихся регрессивной эволюции, попадает у Ванделя весь растительный мир и львиная доля групп животных. Что касается современной эпохи, то исследователи органического мира будто бы сталкиваются исключительно с проявлениями регресса (кроме человека), ибо прогрессивная эволюция давно закончилась.

Под понятие регресса подпадают и такие эволюционные процессы, как адаптация, специализация и видообразование, которые представляются Ванделю "наиболее достоверным показателем филогенетической старости, рано или поздно предвещающей смерть вида или линии" [Vandel, 1968. P. 164-165]. Разрывая прогрессивную и адаптивную эволюцию и в значительной мере противопоставляя их друг другу, Вандель идет в оценке значения видообразования гораздо дальше Шиндевольфа. Он вообще исключает этот процесс из понятия эволюции. При этом Вандель указывает, что его понимание роли и места видообразования в природных процессах противоположно общепринятым и прежде всего дарвинистским взглядам. По его словам, "виды - это всего лишь отходы эволюционного процесса весьма ограниченного значения... и интереса" [Vandel, 1951. P. 33]. В филогенетическом цикле эволюция и видообразование находятся на противоположных полюсах и ведут к противоположным результатам: первая означает становление и расцвет новой организации (типогенез), второе - ее регресс и вырождение.

В понимании биологической эволюции как преимущественного движения филумов по пути регресса Вандель не был оригинален, но в трактовке видообразования как проявления исключительно регрессивного он среди эволюционистов середины XX в. оказывается едва ли не в одиночестве.

Критика сальтационистских концепций макроэволюции представителями синтетической теории

Соображения сторонников сальтационизма подверглись критике с позиции синтетической теории эволюции. Симпсон [Simpson, 1949, 1953] и Геберер [Heberer, 1957] критиковали их, опираясь на данные палеонтологии, Ренш [Rensch, 1947, 1954, 1960] - на данные общей биологии, Майр [1949, 1968,

1974] -на современные представления в видообразовании. Прежде всего было обращено внимание на якобы совершаемую сальтационистами абсолютизацию факта неполноты палеонтологической летописи. Симпсон привел ряд примеров "недостающих звеньев" между основными группами позвоночных, обнаруженных палеонтологами в течение ста лет, истекших с момента создания Дарвином эволюционной теории. Геберер [Heberer, 1957] показал, что пробелы в реконструируемых линиях филогенетического развития соответствуют лакунам в палеонтологической летописи. Ясно ощущалась тенденция создать впечатление, будто эти пробелы постепенно все же заполняются и что, следовательно, "пустоты" к летописи, остающиеся пока незаполненными, не могут служить доказательством скачкообразности эволюции.

В полемике с "синтетистами" некоторые сторонники сальтационизма пытались извлечь дополнительный аргумент в пользу своей доктрины путем опровержения утверждения о постоянстве темпов эволюции, которое сами же приписывали своим противникам. Исходя из факта незначительности эволюционных изменений, которые претерпели отдельные систематические группы животных с момента их выхода на арену жизни, и производя ретроспективную экстраполяцию темпов их изменений, они старались показать, что если отвергнуть гипотезу скачкообразной эволюции, то для большинства крупных таксонов приходится принять абсурдно ранний срок возникновения. Для птиц он уходит в докембрий, а для млекопитающих превышает время образования Земли.

В наши дни немногие сторонники постоянства темпов эволюции нашли опору своему постулату в гипотезе так называемых молекулярных часов - предположении о постоянной скорости эволюции молекул ДНК и белков, осуществляемой регулярно и равномерно следующими друг за другом генными мутациями [см., например, Вилсон, 1985]. Однако независимо от того, получит ли эта гипотеза окончательное подтверждение, всякому грамотному биологу должно быть ясно, что ожидать соответствия между темпами эволюции на молекулярном и морфологическом уровнях абсурдно. К тому же речь идет об эволюции структурных генов.

По замечанию Майра, "возражения против теории макрогенеза столь многочисленны, а свидетельства в ее пользу столь блестяще отсутствуют, что вы вступим в противоречие с научным принципом экономии мышления... если будем впредь развивать теорию скачкообразной эволюции [Майр, 1968. С. 352]. При этом Майр добавлял, что "ее никогда нельзя будет доказать ввиду явной невозможности наблюдать воочию значительные скачки в эволюции, при которых одновременно достигаются репродуктивная изоляция и экологическая совместимость" [Там же. С. 349].

В 60-е годы, когда высказывались эти соображения, фактическая база, которую использовали сальтационисты для обоснования своей теории, была достаточно узка и почти исключительно сводилась к данным палеонтологии. А данные палеонтологии, как известно, сами по себе несут

интерпретивный характер и представляют широкое поле деятельности для всякого умозрения. Именно в этом заключалась, в частности, слабая доказательность концепции Шиндевольфа. На переоценку данных палеонтологии обратил специальное внимание Завадский [1972]. Он справедливо указывал, что все попытки обосновать движущие силы арогенеза и характер его осуществления на одном палеонтологическом материале обречены на неудачу, ибо даже самые полные серии ископаемых остатков являются "немыми" и приобретают значение лишь в свете знаний о факторах микроэволюции. О гипотетичности и непроверяемости суждений, основанных на описательном материале, свидетельствует более чем столетний опыт палеонтологии. Несмотря на самое тщательное изучение конкретных филогенезов, к чему призывали палеонтологи, им до сих пор не удалось опровергнуть доводы своих противников.

Однако за последние 15-20 лет ситуация с данными, свидетельствующими в пользу сальтаций, существенно изменилась: их стало больше и они обнаружены помимо палеонтологии также генетикой, цитогенетикой, эмбриологией. О некоторых из них было сказано, о других речь еще впереди. Вопрос о сальтационном или несальтационном характере эволюции оказался в центре современной дискуссии о филетическом или кладистическом способе макроэволюции. И следует признать, что решить его однозначно на современном уровне знаний не представляется возможным. Сальтационистские теории эволюции наглядно обнаруживают типологический стиль мышления их авторов, мало чем отличающийся от характера мышления типологов XIX в. В этом, впрочем, нет ничего порочного. Как было показано в гл. 1, проблемы макроэволюции требуют именно типологического подхода, и популяционно-генетические методы тут малоприменимы. Все дело, однако, в том, как представлять себе возникновение типов организации: внезапным скачком без всякого участия селективных процессов или более или менее последовательными ступенями, отвечающими потребностям адаптации. По сути дела, в этом заключается узловое вопрос, по которому в наши дни как раз и ведутся напряженные дебаты.

Имея в виду первый способ, Майр [1968] отмечал родство взглядов современных представителей макрогенеза с натурфилософскими идеями Шопенгауэра, по мнению которого для возникновения новой таксономической категории достаточно, чтобы родители произвели сразу новый вид, род, семейство, класс или тип. Подобные взгляды Майр называет "философской нелепостью" [Майр, 1968. С. 350], и под этой оценкой и сейчас расписались бы все сторонники синтетической теории. Что касается сальтационистов, то большинство их разделяло это "нелепое" представление потому, что они, как и Шиндевольф, считали типы не менее естественными и реальными группами, чем виды. В их представлении предковые формы, дающие начало новым филогенетическим линиям, обязательно должны отличаться сравнительной простотой строения и отсутствием признаков специализации. Это известное правило Копа всегда вызывало у нас недоумение. Если макроэволюция представляет собой череду бесчисленных предковых форм, то откуда же берутся в таком количестве неизменно

неспециализированные типы? Целый ряд авторов [Гиляров, 1949; Северцов, 1972; Татарин, 1976; Воробьева, 1977; Красилов, 1977; и др.] обосновали факт возникновения больших таксонов от специализированных предков. Северцов [1972, 1984] и Красилов [1977] справедливо обратили внимание на то, что правило неспециализированности предков противоречит принципу гетеробатмии или мозаичности организации, по которому примитивные группы характеризуются сочетанием примитивных и эволюционно продвинутых признаков. Иными словами, неспециализированных форм вообще никогда не существовало. Существовали отдельные органы и структуры в рамках единой адаптированной (а следовательно, и специализированной) организации, которые обладали широкой мультифункциональностью. Они-то через преадаптацию и могли становиться носителями ароморфных черт организации. Согласно точке зрения Северцова [1972], дочерний таксон возникает не от неспециализированных форм, предположительно составляющих основание исходного таксона, а в результате ранней дивергенции последнего, в ходе которой предковая форма попадает в пограничную адаптивную зону и захватывает ее.

Возвращаясь к Майру, отметим его взгляд на природу видовых и надвидовых таксонов. Согласно его оценке, гипотеза макрогенеза могла пользоваться доверием лишь до той поры, пока усилиями систематиков, генетиков, экологов и специалистов других отраслей биологии не были достаточно изучены природа и структура вида и механизмы видообразования. В настоящее время виды представляются единственными реальными категориями биологической организации. Майр задает макрогенетикам резонный вопрос: если индивиды способны породить высшие таксоны, то где же в природе те типы и классы, которые еще не разделились на отряды, семейства, роды и виды?51.

На самом деле их нет и не может быть. Высшие категории всегда субъективны, ибо они строятся человеком. В определении их содержания, размера, границ и места в общей иерархии много произвольного, и потому их не следует класть в основу эволюционной концепции. Новая категория, подчеркивает Майр, всегда "возникает как новый вид", и этот вид случайно становится потом новым родом, а последний мы относим к новому отряду только потому, что у его последующих потомков наблюдается та степень отличия и обособленности, за которую принято присваивать ранг отряда. Высшая категория, согласно Майру и общей позиции представителей синтетической теории, является высшей потому, что она складывается как продукт постепенной видовой дифференциации, как совокупность "выросших" видов, а не потому, что обладала какими-то особыми признаками в момент своего появления. Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что всякий раз, когда возникает новый тип, он, в сущности, еще очень слабо отличим от того типа, от которого ответвился. Данной оценке сальтационизма и изложенным соображениям о становлении надвидовых таксонов Майр остался в основном верен и в своих поздних работах [Мауг, 1979, 1982a]. В полном соответствии с представлениями Майра осталось и учение Завадского об ароморфных видах [1958, 1968, 1971].

Сальтационистские гипотезы в СССР

В 50-х годах в советской биологии почти монопольное положение заняла воинствующая доктрина Т. Д. Лысенко и его группы о скачкообразном превращении видов, нацело игнорировавшая данные генетики как якобы буржуазной лженауки. Вместе с ней получили широкое распространение вульгарно-механистические (в сущности, жоффруистские) представления о "расшатывании" наследственности путем непосредственной ассимиляции новых абиотических условий среды и адекватной изменчивости.

Сами эти представления как совершенно ненаучные не заслуживают рассмотрения. Но в русле лысенковской доктрины возникли некоторые любопытные концепции макроэволюции, имевшие под собой известные фактические основания. Так, экстраполяцией этой доктрины на уровень макроэволюции стала своеобразная концепция превращения надвидовых таксонов, разработанная некоторыми ботаниками, неудовлетворенными моделью классической теории монофилии применительно к эволюции высших растений [Хохлов, 1950; Ильин, 1951а, в, 1953; Виноградов, 1956].

Вторым источником формирования данной концепции послужило представление А. Н. Северцова [1939] о ведущей роли в эволюции эктосоматических органов как находящихся под непосредственным воздействием условий внешней среды. Северцов указывал, что "каждая категория эктосоматических органов или признаков находится в функциональном отношении не со всей суммой условий внешней среды, но лишь с одной какой-либо определенной категорией этих условий..." [Там же. С. 260] и что, следовательно, изменение средовых условий вызывает изменение в органах, которые находятся в состоянии функциональной зависимости именно от данных условий. Северцов подходил к подмеченной закономерности с широких биологических позиций. Он не был склонен упрощать ее механизм, давая ему откровенно эктогенетическую трактовку. Из указанной закономерности следовал обоснованный вывод о мозаичности филогенетического развития. Исходя из факта относительно независимой изменяемости отдельных признаков организма в филогенезе и механистически упрощая как внутриорганизменные корреляционные зависимости, так и отношения организмов со средой, С. С. Хохлов [1950] непосредственно соотнес эти признаки с тремя категориями факторов внешней среды - пантопных, региональных и локальных,- выделяемыми по территориальной протяженности и темпам изменения во времени.

Факторы пантопные действуют однотипно на все индивиды растений, во всех местообитаниях и в течение наиболее длительного геологического времени. Примерами таких факторов могут служить качественный состав солнечного света, общие условия воздушно-наземного существования, водной среды и т. п. Признаки, сопряженные с пантопными факторами, должны быть наиболее постоянными

и адаптивно универсальными, а их эволюция будет медленна и может быть прослежена лишь в масштабе огромных промежутков времени. Такие признаки будут обычно признаками наиболее крупных таксономических единиц - типов и классов.

Факторы региональные действуют однотипно лишь в отдельных более или менее обширных областях. Таких факторов большинство. Это климатические, почвенно-зональные, геоморфологические и т. п. условия той или иной географической области. Они изменяются во времени быстрее, почему и эволюция сопряженных с ними признаков будет более быстрой и разнонаправленной у групп, обитающих в разных областях, и более или менее замедленной и параллельной внутри каждой из родственных групп в каждой области. Региональные факторы определяют признаки порядков, семейств, родов и видов.

Факторы локальные действуют специфически в отдельных местообитаниях. Они крайне непостоянны во времени и в пространстве. С каждым новым поколением благодаря процессу расселения местные условия будут изменяться, иногда даже в противоположных направлениях, и тем самым будут взаимно погашать свое специфическое влияние на эволюционный процесс. Под действием локальных факторов возникают признаки разновидностей, вариаций и модификаций.

И. С. Виноградов [1956], всецело разделяя идею сопряженности эволюции признаков с разными типами условий существования, делит последние на более дробные категории - видовые, родовые, семейственные и т. д.

Если Северцов и другие сторонники классической монофилетической теории считают, что признаки крупных (высших) систематических групп развиваются из приспособительных признаков прародительского вида, становясь последовательно признаками рода, семейства, отряда и т. д., то в гипотезе Хохлова признаки из ранга в ранг переходить не могут. Объяснение простое: в случае превращения, скажем, какого-то признака вида, соотносящегося с каким-либо региональным фактором внешней среды, в признак типа, соотносящегося с пантопным фактором, нужно было бы допустить, что региональный фактор стал пантопным, что маловероятно. Но, оставаясь в пределах своего ранга, признаки могут вслед за сдвигом средовых условий изменяться настолько, что будут характеризовать новую таксономическую группу того же уровня. Иными словами, получается нечто похожее на представления Копэ и Шиндевольфа: вид превращается сразу в новый вид, род - сразу в новый род, семейство - сразу в новое семейство и т. д. Что касается признаков высших систематических единиц, то их эволюция связана исключительно с изменением пантопных факторов во времени. Как же осуществляется превращение высших таксонов?

Коль скоро авторы гипотезы стоят на позиции "единства" организма и условий существования и принимают адекватную изменчивость, они с легкостью допускают массовое превращение популяций в изменившихся условиях во многих точках ареала и дальнейшую эволюцию признаков любого ранга независимыми параллельными ветвями. Так, бесполосеменные (агамные) происходят не от какого-то

одного вида покрытосеменных, а возникают сразу в различных и давно уже разошедшихся ветвях - и у однодольных, и у двудольных, а в их пределах - в различных семействах. Выражая сущность концепции, названной ее авторами политопной монофилией, М. М. Ильин писал, что "процесс филогенеза не идет путем дивергенции, а путем одновременного превращения в иную качественную определенность целых популяций вида, рода и т. д., т. е. параллельными филами... путем политопности" [Ильин, 1951а. С. 139]. Стало быть, высшие таксоны рождаются как "филогенетическое целое", но уже в момент рождения расчлененное на относительно неоднородные части. Можно сказать, что подобный тип эволюции сродни мутационным рядам Ваагена, а если воспользоваться современным языком, то его можно назвать макрогенезом разнотипных комплексов признаков, осуществляющимся филетическим путем. Причиной направленного формирования приспособительных признаков высших таксонов авторы считали "длительный однонаправленный естественный отбор".

С середины 60-х годов число сторонников идеи сальтационного возникновения видов и надвидовых таксонов, отвергающих единство факторов микро- и макроэволюции, неуклонно растет. Характерно, что в своих макрогенетических построениях они уже опираются не на псевдонаучные представления о природе наследственности и изменчивости, а на достижения классической и молекулярной генетики. Не менее важно, что ученые, о которых пойдет речь, являются высококомпетентными специалистами, отличающимися широтой эрудиции и критическим складом ума. Таковы А. А. Любищев, В. А. Красилов, А. Л. Тахтаджян, А. Б. Ивановский, Ю. П. Алтухов, Ю. Г. Рычков, А. П. Расницын. Позднее к ним присоединяются Р. Б. Хесин, Л. И. Корочкин, М. Д. Голубовский. Среди давних систематических противников дарвинизма и селектогенеза вообще выделяется имя выдающегося систематика и морфолога А. А. Любищева. В области эволюции Любищев интересовался прежде всего макроэволюция, ее законы и механизм. Ее место в общей эволюции и собственную позицию Любищев определил совершенно четко. Он писал, что "существует достаточное количество ученых, считающих, что микроэволюция и макроэволюция - существенно различные процессы и, даже если мы сумеем дать полную теорию микроэволюции, задача всей эволюции будет разрешена лишь в малой степени. Хотя термины макро- и микроэволюция принадлежат недавнему времени... но различие принципиально разных форм эволюции восходит к Ламарку..." [1963; цит. по: Любищев, 1982, С. 100]. Всецело относя себя к категории таких ученых, Любищев квалифицировал микроэволюцию как выражение адаптациогенеза, а макро- как непосредственно не связанную с приспособлением.

В известной работе, посвященной "постулатам современного селектогенеза" [Любищев, 197352], Любищев выступил против постулата о монистичности факторов на всех уровнях эволюции, принятого как в учении Дарвина, так и в синтетической теории, т. е. против сводимости макро- к микроэволюции, а тем самым против претензии синтетической теории на статус общей теории

эволюции. Отстаивая идею специфичности факторов макроэволюции, Любищев указывал, в частности, что примерами таких факторов могут служить симбиогенез, клептогенез, педоморфоз. Последнему он придавал особо важное значение в макроэволюции в связи с его широкой распространенностью и способностью радикально изменять судьбу филума. Осудив тенденцию селекционистов к широкой экстраполяции выводов синтетической теории как необоснованный, "незаконный" прием, Любищев сделал категоричный вывод, что эта теория "имеет значение лишь в сравнительно ограниченной области микроэволюции" [Любищев, 1973. С. 50]. В соответствии со своими номогенетическими взглядами, он полагал, что в эволюции скорее преобладает не дивергенция, а параллелизмы, а в наследственной изменчивости содержится "направленный компонент". К этому надо добавить, что Любищев склонялся к мысли о множественности факторов эволюции, существующих даже в пределах одного уровня.

Позиции сторонников типичного макрогенеза заняли палеоботаник В. А. Красилов [1969, 1972, 1977], генетик Ю. П. Алтухов и антрополог Ю. Г. Рычков [1972], палеонтологи В. Е. Руженцев [1960] и А. Б. Ивановский [1976]. Их макроэволюционные концепции отличаются следующими общими чертами. Виды и таксоны более высокого систематического ранга возникают скачкообразно в результате редких макромутаций системного характера или серии таких мутаций, следующих друг за другом. Внутривидовая изменчивость (генетический полиморфизм), порождающая популяционно-генетические процессы, не имеет того эволюционного значения, которой ей приписывается теорией селектогенеза. Хиатусы, наблюдаемая между ныне существующими таксонами и ископаемыми группами, реальны и связаны не с неполнотой данных, а с естественным отсутствием переходных форм. Поскольку новый морфологический тип рождается всегда в форме видов, которые лишь в таксономическом плане могут быть неравноценными, между процессами видообразования и макроэволюции нет принципиального различия.

Все эти положения, постулирующие качественное различие между макроэволюцией, только и признаваемой собственно эволюционным процессом, и адаптивной внутривидовой дивергенцией в сущности идентичны концепциям Гольдшмидта и де Фриза. На идейное родство с ними указывают сами авторы [Алтухов, Рычков, 1972. С. 186]. Ивановский [1976. С. 17, 20] предпочитает солидаризироваться с Шиндевольфом.

Причиной сальтаций Ивановский считает наличие свободных адаптивных зон (или множества сходных экологических ниш). Соответствие между новым морфологическим типом и новой адаптивной зоной возникает в результате случайной преадаптации на основе одной или нескольких последовательных удачных сальтаций, дающих почему-то все более совершенную адаптацию (значение естественного отбора в ее выработке полностью отвергается). Масштаб возникающего таксона непосредственно зависит от величины сальтаций, а скорость макроэволюции - от наличия свободных ниш. Принимая такое объяснение причин сальтаций в качестве одного из

распространенных в природе случаев, Красилов [1972, 1977] связывает вообще возникновение макромутаций с ослабленным давлением отбора, периодически наблюдаемым при нарушении гомеостаза закрытых экологических систем под действием тектонических диастроф и изменений климата (см. гл. 5). Ивановский также допускает, что освобождение экологических ниш могло быть следствием глобальных катастроф. Макроэволюционные процессы, приводящие к увеличению емкости генетической системы и морфологическому усложнению, Красилов [1969] назвал некогерентной эволюцией.

Алтухов и Рычков [1972] трактуют системные мутации как проявление дупликаций генов, полиплоидии (и политемии) и хромосомных перестроек, а Красилов [1977] - как перестройку полигенных регуляторных систем. Красилов полагает, что, если гипотеза о разуплотнении участков ДНК повторной ДНК, вкрапленной между структурными локусами, верна, то делеции участков повторной ДНК могут вызвать наложение последовательных событий онтогенеза с макромутационными последствиями.

Подобно Любищеву, Алтухов, Рычков, Красилов и Ивановский считают, что периоды образования новых видов и высших таксонов путем качественной реорганизации генома (кладогенез) сменяются периодами длительной стабильности, на протяжении которых новые виды и филумы не возникают. Поскольку эта идея была высказана Любищевым, Алтуховым и Рычковым не позднее 1972 г., можно говорить о предвосхищении ими аналогичного утверждения теории прерывистого равновесия. Красилов [1977] отмечал также невозможность понимания макроэволюционных событий вне совместного действия внутривидового и межвидового отбора.

Весьма существенное значение в макроэволюции придают упомянутые авторы явлению педоморфоза, описанному Гарстангом [Garstang, 1922] и де Биром [Beer de, 1930], и отчасти архаллаксису, выделенному Северцовым. Педоморфоз представляет собой акцелерацию полового созревания (педогенез) или ретардацию соматического роста (собственно неотения, или фетализация). Многие считают педоморфоз и неотению синонимами. В обоих случаях за счет завершения онтогенеза на более ранней стадии и превращения личиночной формы в половозрелую особь, способную к размножению, а также наследственного закрепления этого новшества в филогенезе достигается известная деспециализация, возрастает эволюционная пластичность, активизируются скрытые потенции. Тем самым неотеническая форма выходит из тупика специализации на магистральный путь эволюции. Литература об эволюционной роли неотении и педоморфоза огромна. Значение этих явлений для макроэволюции в той или иной степени признавали и сторонники синтетической теории (Хаксли, Рент, Харди, Стеббинс, Майр, Ромер, Шмальгаузен, Завадский, Тахтаджян и др.).

По мнению Красилова [1977], за неотению ответственны мутации регуляторных генов, контролирующие темпы роста (аллометрия) и степень развития органа. Иными словами, к неотении

приводит часть системных макромутаций, которую он именуется "фетализирующими мутациями". Последние приобретают решающее значение при захвате группой в условиях жесткого отбора новой адаптивной зоны и характеризуют некогерентную эволюцию. Участие педоморфоза в формировании многочисленных групп животных подтверждено многими авторами.

Генеральной линией эволюции основных отделов растений вот уже в течение более трех десятилетий считает А. Л. Тахтаджян [1943, 1948, 1954, 1964, 1983] неотению и архаллакисис. Вероятно, никто из ботаников до него не придавал столь широкого значения этим явлениям. Он показал, что путем неотении появились многие высшие таксоны сосудистых растений - вплоть до классов и отделов. Таким путем древесные формы превратились в травянистые, из стробила голосеменных предков возник цветок, а вместе с ним сформировались цветковые растения. В итоге своих филогенетических исследований Тахтаджян [1983. С. 1598] имел все основания заявить, что "макроэволюционная роль неотении исключительно велика". Важнейшее преимущество этого модуса морфологической эволюции растений Тахтаджян справедливо видит в том, что генотип, дающий неотеническую форму, сохраняет всю свою нативную сложность, тогда как фенотип претерпевает выгодное упрощение и деспециализацию. Равноценную макроэволюционную роль придает Тахтаджян и архаллакисисам⁵³.

В широком использовании модуса неотении при объяснении макроэволюционных новшеств крупного масштаба у растений заключены истоки сальтационистских представлений Тахтаджяна и причина его обращения к механизму макромутаций. Благодаря макромутациям неотенические превращения быстры и прерывисты и возникают в небольших периферических изолятах (идея Майра). Путь к макроэволюционным новшествам лежит через "многообещающих монстров". Как ни редки случаи их возникновения и как ни ничтожна вероятность их успешного развития, но при длительности геологического времени даже очень редких случаев успеха достаточно, чтобы объяснить многие скачкообразные события макроэволюционного характера. Тахтаджян полагает, что "именно таким путем возникли высшие растения от зеленых водорослей, голосеменные - от примитивных разноспоровых папоротников, цветковые растения - от примитивных голосеменных, однодольные - от двудольных, некоторые порядки и семейства цветковых растений, а также многие роды" [Тахтаджян, 1983. С. 1600]. По мнению Тахтаджяна, "многообещающие монстры" бывают представлены только единичными особями и потому основателем популяции может быть только единичная особь (оплодотворенная самка или диаспора обоеполого растения). В этом вопросе Тахтаджян сходится, как мы видим, с Алтуховым, Рычковым, Шиндевольфом и Гольдшмидтом. Макрогенетическую концепцию Тахтаджяна отличают от других рассмотренных концепций два существенных момента. Говоря о перспективных макромутантах, Тахтаджян замечает, что их появление еще не означает автоматического становления нового крупного таксона. Для этого необходимо, чтобы макромутанты подверглись действию естественного отбора, для которого они - всего лишь сырой материал. Многие макрогенетики недооценивают этого обстоятельства. Развивая

свою концепцию, Тахтаджян не противопоставляет ее синтетической теории, а рассматривает как дополнительную: "Постепенный, вполне градуалистический процесс микроэволюции, основанный на накоплении мелких мутаций,- пишет Тахтаджян,- представляет основную и безусловно наиболее распространенную форму эволюции, на фоне которой время от времени происходят редкие макрогенетические скачки" [Тахтаджян, 1983. С. 1601].

9

Глава

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О НЕКОТОРЫХ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Труды Ч. Дарвина и Ф. Мюллера заложили основы для понимания истинного значения онтогенеза для эволюции. Стало известно, что онтогенез способен не только отражать филогенез, в той или иной степени воспроизводя признаки предков, но и одновременно закладывая новые особенности организации. Тем самым он может и должен служить источником новых направлений филогенеза. После того как под влиянием Геккеля на эту творческую сторону онтогенеза длительное время не обращалось должного внимания, представление об онтогенезе как единственном источнике эволюционных новообразований вновь возрождается в начале XX в. В настоящее время можно считать общепризнанным, что все эволюционные новшества имеют отправной точкой онтогенез. Но как возникают сами эволюционные новшества? Ошибочно было бы полагать, что они всякий раз появляются *de novo* и что их аналогом может служить конструирование человеком новых, более совершенных машин, воплощающих совершенно новую технологию. В отличие от того, что происходит в технике, где устаревшие машины просто отстраняются от производства, предковые организмы, прежде чем сойти со сцены жизни, должны породить более жизнеспособные формы, не прекращая своей жизнедеятельности. И тут возможности их "самотворчества" ограничены историей, т. е. их собственной организацией. Поэтому, по меткому выражению Ф. Жакоба, эволюция действует главным образом путем "перелицовки старого": новшества возникают, как правило, за счет видоизменения существующих структур.

Все существующие способы "перелицовки", описанные еще Геккелем, могут быть сведены к двум: 1) смещение места закладки органа; 2) сдвиг сроков или последовательности их развития по сравнению с предками. Первый способ был назван гетеротопией, второй - гетерохронией.

Изучение гетерохроний

Из числа изменений, происходящих в индивидуальном развитии и способных повлечь за собой серьезные эволюционные последствия, гетерохрония, возможно, наименее болезненное и часто встречающееся. При гетерохронии, приближающей или отодвигающей момент наступления соответствующих формообразовательных реакций, происходят временные сдвиги в закладке и темпах развития органов. Мутации, вызывающие гетерохронии, изменяя временные параметры созревания взаимодействующих систем, нарушают обычные индукционные зависимости, а следовательно, и соответствующие морфогенетические процессы. В результате индуцированная структура может увеличиться в размерах или, наоборот, сократиться и вовсе исчезнуть. Это последнее явление происходит не потому, что от индуктора не последовало привычного сигнала или индуцируемая ткань утратила компетентность, а потому, что обеим тканям не удалось вступить в контакт в нужное время.

На примеры гетерохроний и их огромные макроэволюционные возможности уже давно было обращено внимание [Rabaud, 1908; Guyenot, 1921; Garstang, 1922; Beer de, 1922; и др.]. Следствием рассогласования морфогенетических процессов во времени Шмальгаузен считал, например, образование хохла и перьев на ногах у кур и курдюка у овец. Подобный же механизм лежит, по его мнению, в основе редукции органов и атавизма [Шмальгаузен, 1942, 1982]. Типичный случай распада онтогенетических корреляционных систем, вызванного гетерохронией, - domestикация [Беляев, 1972, 1983].

Первым, кто недвусмысленно указал, что причиной гетерохроний выступают мутации, был Гольдшмидт [Goldschmidt, 1927]. Он предположил, что гены воздействуют на ход индивидуального развития через изменения в процессах клеточного обмена, а их агентами выступают, как уже было сказано в гл. 6, различные гормоны или формообразующие субстанции. Последние сами видовой специфичностью не обладают, специфика же реакций зависит в основном от реагирующего клеточного материала. Вскоре "ген скорости" развития открыли Э. Форд и Дж. Хаксли [Ford, Huxley, 1929]. Последний объяснял действием этих генов явления аллометрии.

Системность реорганизации онтогенеза обеспечивается, по Гольдшмидту [Goldschmidt, 1940], либо действием генов-модификаторов, либо макромутациями, способными изменять функционирование желез внутренней секреции и, следовательно, развитие организма в целом. В обоих случаях фенотипический эффект основывается на преобразовании систем межклеточных взаимодействий. В качестве иллюстрации этих положений Гольдшмидт ссылается на такие примеры, как карликовость, гигантизм, ахондроплазия⁵⁴ и акромегалия.

Концепцию Гольдшмидта, хотя и не без оговорок, в целом принял И. И. Шмальгаузен [1982], который считал, что любая мутация, в том числе ведущая к гетерохронии, выражается прежде всего в изменении клеточного метаболизма. Шмальгаузен [1964; см.: 1982] внес уточнение, обратив внимание на тот факт, что зародыши многоклеточных животных на ранних стадиях развития

обладают только одним средством передачи активных веществ и метаболитов - по межклеточным пространствам от одной ткани к соседней. С развитием оформленных полостей тела и сосудов устанавливается новый тип связи - с помощью гормонов.

После работ Гольдшмидта и Шмальгаузена особого прогресса в изучении генетических механизмов гетерохроний достигнуто не было. Вплоть до настоящего момента число исследований по основам временных регуляторов развития крайне невелико. Однако уже выявленные немногочисленные мутации, меняющие скорости процессов развития, дали основание предполагать, что существуют специальные гены, регулирующие сроки и даже сам тип онтогенеза. Примером могут служить гены, от которых зависит, пойдет ли развитие личинки аксолотля по пути метаморфоза или неотении. Наиболее доступными для изучения оказались регуляторные гены гетерохронии, действующие на так называемые гены-переключатели, которые определяют направление развития клеточных линий у нематоды *Caenorhabditis elegans* [Chalfie, Horovitz, Sulston, 1981]. Наряду с единичными генами существуют целые семейства генов такого рода, ассоциированных с обычными структурными, экспрессией которых они заведуют.

Получила распространение и иная трактовка генетических механизмов гетерохроний. Изучение фенотипических эффектов изменения количества гетерохроматина в раннем эмбриогенезе привело некоторых авторов [John, Gabor, 1979] к мысли, что именно гетерохроматин и его важнейший составной компонент - сателлитная ДНК - регулируют скорости клеточных делений, а следовательно, и временные параметры онтогенеза. Было показано, что у самцов дрозофилы гетерохроматиновые участки хромосом воздействуют на экспрессию кластера генов, тесно сцепленных в хромосоме 2, мейотическое поведение хромосом, рекомбинацию, супрессию эффекта положения. Специфические области Y-хромосом подавляют экспрессию X-сцепленных генов в семенниках [Spradling, Rubin, 1981].

Согласившись с этой концепцией регуляции, Л. И. Корочкин [1983] высказал предположение, что, возможно, гетерохроматин и сателлитная ДНК оказывают эффект на время экспрессии генов двояким способом: они могут ассоциироваться с определенным классом белков, влияющих на структуру хроматина, соседнего с транскрибируемыми последовательностями; могут также играть роль в организации трехмерной структуры интерфазного ядра. Сам Корочкин [Корочкин, Полуэктова, 1982] показал, что присутствие гетерохроматинового блока сдвигает время экспрессии изоферментов эстеразы в различных органах дрозофилы в ходе онтогенеза. В свою очередь, изменения в сателлитной ДНК (транспозиции, делеции), по мнению Корочкина и ряда зарубежных авторов (см. подробнее в гл. 10), вызываются подвижными генетическими элементами. Их закономерное перемещение приводит к направленной перестройке функционирования генома в целом, а в итоге и всего процесса индивидуального развития.

Классификация гетерохроний основана на расхождении скоростей развития соматических признаков и созревания половых клеток. С. Гулд в широко известной книге "Онтогенез и филогенез" [Gould, 1977] предложил различать четыре типа гетерохроний (см. табл. 3).

Таблица 3

Типы гетерохронии (из [Gould, 1977] с изменениями)

Изменение сроков

Название по де Биру

Морфологический результат

появления соматического признака

созревания половых органов

Ускорение

Без изменения

Акцелерация

Рекапитуляция (путем ускорения)

Без изменения

Ускорение

Педоморфоз (прогенез)

Педоморфоз (путем урезывания)

Задержка

Без изменения

Неотения

Педоморфоз (путем задержки)

Без изменения

Задержка

Гиперморфоз

Рекапитуляция (путем продления)

Если проявление какого-либо соматического признака опережает развитие репродуктивных органов, то этот признак, характерный прежде для взрослой формы, становится у потомков ювенильным.

Задержка полового созревания может быть причиной того, что признак, ранее свойственный взрослому организму, появившись на той же стадии развития (без ускорения), окажется в силу

общего удлинения периода развития предимагинальным. Этот тип гетерохронии обычно ведет к филогенетическому увеличению размеров тела - гиперморфозу (гипертелии). При обоих указанных типах гетерохронии в эмбриогенезе наблюдается классическая рекапитуляция, а в филогенезе - небольшие структурные преобразования.

Два других типа гетерохронии могут приводить к эволюционным результатам, прямо противоположным рекапитуляции. Наблюдаемое при этом явление сохранения у половозрелых животных признаков, характерных для ювенильных стадий их предков (фетализация), получило название педоморфоза.

Педоморфоз

Педоморфоз может осуществляться двумя различными способами - путем неотении и путем прогенеза. При неотении (термин Жиара и Бонье, 1887; гетерохрония третьего типа), которая лучше всего изучена, половое созревание наступает в обычные сроки, а развитие соматических признаков задерживается. Классическим примером может служить североамериканский аксолотль, остающийся жить в водной среде и достигающий половозрелости на личиночной стадии.

Тот же результат может достигаться и другим способом: соматическое развитие идет с обычной скоростью, а половое созревание ускоряется. Этот четвертый тип гетерохронии, для которого характерно урезанное соматическое развитие, именуют прогенезом.

Как нетрудно догадаться, в практике филогенетических исследований неотения и прогенез трудноразличимы, но, судя по всему, будучи явлениями разной природы, они возникают в ответ на разные условия среды. Не вызывает сомнения, однако, что более раннее наступление половозрелости оказывается селективно выгодным во всех случаях, когда взрослые особи подвержены большей гибели.

Педоморфоз - истинная "находка" для макроэволюции. Как отмечалось в предыдущей главе, путем педоморфоза возникли многие высшие систематические группы животных и растений. Широкое распространение педоморфоза в эволюции связано с целым рядом преимуществ. "Омоложение" организма путем деспециализации при сохранении координированной целостности увеличивает его эволюционную пластичность и позволяет ему, приобретя новые адаптивные особенности, занять новые адаптивные зоны. В случае педоморфоза нет нужды в крупных генетических изменениях типа системных мутаций. Для крупномасштабных преобразований, захватывающих весь организм, оказывается достаточно сравнительно небольшой генетической перестройки. Тем самым снимаются ограничения, обычно выставляемые против возможности появления "многообещающих уродов" и сальтационного возникновения новых таксонов.

С этой точки зрения в качестве одного из модусов макроэволюции особенно перспективным представляется прогенез. Действительно, в силу того, что при прогенезе для достижения необходимого уровня развития достаточно ускорения темпов формирования только одной половой системы, а все остальные системы продолжают сохранять координированное целое, логично допустить вероятность мгновенного сальтационного возникновения новых видов.

Особый модус онтофилогенетических гетерохроний и принцип филогенетического опережения как реальный механизм макроэволюции

Попутно мы уже неоднократно отмечали, что многие исследователи видели источник морфологических сальтаций многоклеточных организмов в коренных изменениях начальных стадий индивидуального развития. Как правило, крупные сальтации связывали с самыми ранними преобразованиями в течении морфогенетических процессов типа архаллакисов.

Изучая способы филогенетического преобразования органов, А. Н. Северцов [1939] выделил 13 модусов филэмбриогенезов⁵⁵. В их числе он назвал и гетерохронии - сдвигания закладок органов во времени. Северцов признал гетерохронии "самостоятельным способом филогенетического изменения взрослых организмов" [Северцов, 1939. С. 527], но практически не обратил внимания на их значение для эволюции.

Этой стороной вопроса специально занялись еще в XIX в. Коп и Гайэтт. Гетерохрониям, приводившим к сдвигу признаков предков на более ранние стадии онтогенеза потомков, они дали название акцелерации. Противоположный процесс был назван ими ретардацией. В середине XX в. было показано, что чаще всего именно эти явления лежат в основе "мозаичности эволюции" [Beer de, 1952] и гетеробатмии [Тахтаджян, 1966].

Далее мы и рассмотрим тот тип филогенетической акцелерации, который выражается в появлении у взрослых предковых форм признаков, свойственных группам животных более высокого систематического положения, возникновение которых часто отделено от этих предковых форм во времени многими миллионами лет. Подобные признаки или группы признаков, опережающие типовое состояние большинства представителей данного филума и как бы предваряющие организацию систематически более высокостоящей группы, которая появится лишь в будущем, внешне воспринимаются как морфологические сальтаций. Данное явление было предложено именовать филогенетическим опережением [Воробьева, 1980]. Прежде чем говорить о его современной оценке и толковании, необходимо вкратце остановиться на истории его изучения. Честь открытия феномена онтофилогенетического опережения принадлежит русскому палеонтологу А. П. Павлову. Исследуя ископаемую фауну аммонитов "русской юры" и нижнего мела, Павлов [Pavlow, 1901] обнаружил, что у рода *Kepplerites* из нижнего келловоя внутренние (молодые) обороты

раковины весьма сходны с дефинитивными оборотами взрослых представителей рода *Cosmoceras* группы *Jason* из среднего келловея (в частности, по структуре раковин). Если бы о времени жизни обеих форм ничего не было известно, то, как отмечает Павлов [Ibid. С. 62], в соответствии с биогенетическим законом можно было бы утверждать, что *Keplerites* проходит стадию *Cosmoceras* и, следовательно, происходит от этой формы. На самом деле *Keplerites* - предковая форма, а *Cosmoceras* принадлежит к потомкам. В отношениях между их онто- и филогенезом обнаруживается, таким образом, закономерность, прямо противоположная принципу рекапитуляции: признаки исходной формы не повторяют признаков своих непосредственных предков, а предвещают таковые потомков на более ранних стадиях онтогенеза. Павлов назвал открытое им явление филогенетическим ускорением, а соответствующие раннеонтогенетические стадии предков - "пророческой фазой" (*phase prophétique*). Этому открытию он придавал широкое эволюционное значение, считая профетические фазы новообразованиями перспективного значения. Не противопоставляя его дарвинизму, Павлов в то же время не дал ему никакого теоретического освещения.

Алексей Петрович Павлов (1854-1929)

В дальнейшем явление предварения филогении в онтогенезе аммонитов было описано Д. Н. Соколовым [1912], Б. М. Житковым [1922], Н. Смородиной [1928] и др. Но особенно большое внимание этому явлению уделил Л. С. Берг. Свои взгляды он изложил в книге "Номогенез" [1922] и в двух других дополняющих ее работах [Берг, 1922, 1925; см.: Берг 1977]. Под предварением филогении онтогенезом он понимал "появление у организма признаков более высокой организации, отсутствующих у той группы, к которой он принадлежит, но характерной для организмов, стоящих более высоко в системе" [Берг, 1977. С. 318], т. е. то, что теперь называют филогенетическим опережением. Здесь Бергом выделены два случая: 1) или у молодых особей обнаруживаются признаки, исчезающие с возрастом, но снова появляющиеся у взрослых потомков из более молодых отложений (по данным палеонтологии); 2) или низкоорганизованные группы обнаруживают в онтогенезе признаки, которые проявятся в полном объеме в более высоких систематических группах (по данным сравнительной морфологии). В обоих случаях низшие формы - молодые или взрослые - опережают свой век, превосходя по отдельным признакам средний уровень своего таксона, и как бы стремятся "выскочить" на уровень организации вышестоящей группы.

Идею предварения Берг обосновывал на обширном фактическом материале, относящемся к развитию как ископаемых (бенеттиты, аммониты, белемниты), так и ныне живущих групп животных (инфузории, головоногие, оболочники, рыбы, ящерицы, человекообразные обезьяны) и растений (*Ephedra*, *Gnetum*, *Welwitschia mirabilis*, казуарины, ивы и тополя и др.). В числе наиболее

демонстративных примеров Берг описывает средиземноморскую акулу *Mustelus laevis*, у которой зародыш прикрепляется к полости тела матери с помощью особых выростов, снабжённых питающими их сосудами, усматривая в этом образовании зачаток будущей плаценты высших млекопитающих.

По мнению Берга, тип хордовых осуществляют в том или ином отношении кольчатые черви, баланоглоссус, головоногие, прочие моллюски, оболочники, ланцетник; "тип наземных позвоночных" осуществляется дважды - двоякодышащими рыбами и предками тетрапод; "тип птиц" намечался у динозавров, птерозавров, крокодилов и т. д. В свете идеи предварения филогении онтогенезом Берг представлял механизм возникновения макроэволюционных новшеств следующим образом. Сначала в пределах вида появляются отдельные молодые (а затем и старые) экземпляры "с признаками, уклоняющимися в сторону высокой специализации". Они элиминируются естественным отбором, охраняющим норму. Но через какое-то время этот же новый признак (или целый комплекс признаков) захватывает большую часть особей, и новообразование наследственно закрепляется. Совершается мутация в понимании Ваагена. Это может быть образование плаценты, пятипалой конечности, крыла, двуполого цветка и т. п. В массовом одномоментном преобразовании особей вида Берг усматривает, как мы уже видели, преобладающий способ макроэволюции.

Со времени открытия филогенетического опережения наука столкнулась с серьезными методологическими трудностями в его рациональном объяснении. Большинство исследователей-антидарвинистов прибегли для его интерпретации к таинственным нематериальным факторам. С особым энтузиазмом явление опережения было встречено автогенетиками, стремившимися объяснить все макроэволюционные перестройки исключительно внутриорганизменными причинами.

Именно с подобной трактовкой мы встречаемся и у Берга, который считал данное явление наиболее ярким и убедительным доказательством номогенеза, осуществляющегося "вне всяких случайностей" и без какого бы то ни было вмешательства естественного отбора. Косвенно в пользу такого представления, по его мнению, свидетельствуют многие черты организации, возникающие на основе предварения признаков потомков и формирующихся у предков при совершенно иных внешних условиях и имеющие иное адаптивное значение. Вопреки оговорке, что выражение "предварение признаков" употребляется в качестве метафоры и не предполагает чего-либо мистического, Берг придал ему не только мистическую, но и телеологическую окраску.

Берг считал филогенетическое ускорение столь же обычным и широко распространенным феноменом, как и явление рекапитуляции. Кроме того, "закону предварения признаков" он придавал самое широкое толкование, допуская, что онтогенез может предварять филогению не только своей группы, но и другой, даже ей не родственной. Такая расширенная трактовка привела к смешению Бергом природы и механизмов явно различных процессов, породила расплывчатое представление о параллелизмах и конвергенциях в близких и далеких филумах.

Близкий единомышленник Берга - Д. Н. Соболев [1924] трактовал явление предварения признаков в свете представлений о цикличности и обратимости эволюции. Остановка в развитии, недоразвитие до конечной стадии (неотения, педоморфоз и т. п.) приводят к тому, что ранее пройденные в филогенезе стадии, сохраняемые онтогенезом, возвращаются во взрослое состояние. К подобным остановкам в развитии Соболев относит и "проphetические фазы", отмеченные Павловым. Сходство молодых оборотов раковин аммонитов-предков с взрослыми оборотами аммонитов-потомков он трактует как "простой возврат к прошлому", к регрессивной стадии деспециализации [Соболев, 1924. С. 108]. Много позднее, изучая изменчивость скорости онтогенеза у аммонитов, А. Н. Иванов [1945] объяснил явление "предварения" замедленным темпом развития признаков в онтогенезе потомков, приводящим к брадигении, описанной А. Грабау [Grabau, 1910]. Под брадигенией подразумевается удержание потомками онтогенетической стадии предка в более позднем возрасте, в крайнем выражении - дефинитивно.

Закономерности в соотношении онто- и филогенеза, открытые Павловым на аммонитах, гораздо позднее и, по-видимому, независимо были установлены на Западе. Наибольшую известность среди палеонтологов получила разработанная на их основе теория протерогенеза Шиндевольфа [Schindewolf, 1925].

Суть протерогенеза в том, что резкие качественные изменения эволюционного процесса возникают первоначально на ранних стадиях индивидуального развития, а затем в длительной череде поколений передвигаются на все более поздние стадии, достигая, наконец, дефинитивного состояния. В дальнейшем, опираясь на данные палеонтологии, сравнительной анатомии, эмбриологии и генетики, Шиндевольф [Schindewolf, 1936] пытался обосновать свою теорию на примерах эволюции фораминифер, наutilus, приматов и особенно аммонитов. Теория протерогенеза вошла составной частью в его концепцию типострофизма.

Шиндевольф допускал два пути реализации раннеонтогенетических преобразований в филогенезе. При одном эти преобразования вызывают непосредственно изменение взрослых форм - осуществляется архаллаксис, по Северцову, но возможен и их переход во взрослое состояние по прошествии многих поколений благодаря постепенному сдвиганию на все более поздние стадии индивидуального развития. В последнем случае имеет место протерогенез. Полагая, что между этими способами эволюции нет принципиального различия, Шиндевольф подчеркивал, что в основе возникновения крупных таксонов (особенно типов) лежит именно протерогенез, тогда как мелкие систематические подразделения эволюируют путем палингенеза.

В объяснении причин протерогенеза Шиндевольф до конца своих дней стоял на антидарвинистских и, по сути дела, идеалистических позициях. Это проявилось в его стремлении представить протерогенез исключительно как автогенетический процесс, оторванный от каких бы то ни было воздействий внешней среды. Такая позиция принципиально отличается от точки зрения дарвинистов,

тракующих раннеонтогенетические изменения как адаптивный процесс. Кроме того, с позиций автогенеза постепенное сдвигание признаков ранних стадий в сторону дефинитивного состояния становится трудно объяснимым.

После публикации теории протерогенеза явление филогенетического ускорения было описано у многих групп животных, но в его интерпретации не произошло существенных изменений. Зато в дальнейшем было установлено, что тот же конечный результат может быть достигнут и с помощью обратного механизма - путем ретардации, когда развитие соответствующих признаков у потомков замедляется или вовсе приостанавливается на более ранних стадиях. На принципиальную равноценность этих процессов в смысле достижения конечного результата обратил внимание Гулд [Gould, 1977a].

В современной литературе явно доминирует представление о морфологической эволюции путем ретардации: считается, что сдвигание признаков с дефинитивных стадий на более ранние происходило чаще [см., например: Alberch, Gould, Oster, Wake, 1979]. В отечественных работах в этом случае говорят об отрицательной анаболии Северцова, "эмбрионализации" Шмальгаузена или фетализации Болька.

Принципиально важным результатом ретардации, или филогенетического "отставания", оказывается деспециализация, которую следует рассматривать не как регресс, а скорее, как выход из тупиков эволюции за счет "сбрасывания" слишком специальных черт организации, малоприспособленных в новых условиях жизни. Существование процессов деспециализации наряду с опережениями свидетельствует о пластичности тех или иных организменных систем и вместе с тем демонстрирует диалектическое единство процессов ускорения и замедления развития в создании эволюционного резерва и многообразия форм организмов.

После первой обстоятельной критики теории протерогенеза Шиндевольфа И. И. Ежиковым [1940] существенное значение имело выступление Д. В. Обручева [1972] против протерогенетической трактовки возникновения "паркета" кожных зубов в дермальных покровах рыбообразных и рыб, содержащейся в работе западногерманского палеоихтиолога В. Гросса [Gross, 1956]. Обручев показал, что появление паркета, так же, как и его утрата, могут быть связаны с определенными адаптациями, в частности с усилением опорной функции экзоскелета, а также с приобретением им определенных гидростатических и защитных функций. Дальнейшие исследования палеоихтиологов показали, что совершенствование морфофункциональных особенностей экзоскелета могло достигаться путем как прогрессирующей дифференциации с последующей консолидацией, так и вторичного упрощения [Воробьева, 1975].

В настоящее время известно множество фактов структурных "опережений". Наиболее яркие примеры дают переходные группы, связывающие крупные и в особенности экологически близкие таксоны. Таковы кистеперые рыбы, во многих отношениях предвосхищающие черты тетрапод; древнейшие

полуптицы-полурептилии типа археоптерикса; зверозубые ящеры - териодонты, по ряду морфофизиологических особенностей предварившие млекопитающую организацию. Общей чертой всех этих групп является то, что признаки таксономически вышестоящей группы "вкрапливаются" в большей или меньшей степени в исходную организацию.

Палеонтологи пришли к заключению, что формирование признаков вышестоящего таксономического уровня может происходить в параллельных пучках филогенетических ветвей [Татаринов, 1976; Воробьева, 1971, 1980, 1985]. Такие пучки прослеживаются, например, при выработке признаков "тетраподности" у рыб, птичьих и млекопитающих - у рептилий. Так, отдельные птичьи черты выражены у динозавров; гистоструктура зубов у некоторых кистеперых воспроизводит структуру зубов то амфибий (ихтиостегид), то рептилий (ихтиозавров); сильная разветвленность затылочных вен у кистеперой рыбы эустеноптерон напоминает таковую у ехидны; длинная тетраподная плечевая кость в отличие от остальных кистеперых имеется у пандерихта и т. д.

Судьба опережающих признаков, а вместе с ними и их носителей бывает различной. Они могут сразу приобретать филогенетическую устойчивость, а могут вначале оказаться неустойчивыми, и в таком случае их первичное и повторное появления будут разделены временным интервалом. Опираясь на уже упоминавшееся представление А. Н. Северцова о больших потенциальных возможностях эктосоматических органов по сравнению с эндосоматическими, А. С. Северцов [1981] обратил внимание на то, что в сходных условиях среды преимущество в борьбе за существование на первых порах получает группа, у которой быстрее вырабатывается нужное приспособление. В то же время параллельно, но медленнее эволюирует группа с тенденцией к аналогичной адаптации. При более медленном темпе эволюции координационные системы такой группы перестраиваются полнее и надежнее, что и позволяет ей в дальнейшем выйти победительницей в конкурентной борьбе.

В обоих случаях судьба опережающих признаков и соответствующих "пионерских" групп определяется естественным отбором, который приведет либо к их стабилизации, либо к устранению со сцены жизни. Однако и в последнем случае признаки не обязательно исчезнут бесследно, они могут сохраниться в "памяти" филома и при соответствующих благоприятных условиях не только реализоваться, но и филогенетически закрепиться. Это говорит за то, что помимо внешних регуляторов в формировании признаков, опережающих типовое состояние, значительную, а подчас и главенствующую роль играли и внутренние факторы развития.

Рис. 20. Параллельное сходство микроструктуры зубов [Воробьева, 1980]

А - кистеперая рыба *Ruspocentron*; Б - ихтиозавр; d - складка дентина; о - остеодинтин пульпарной полости; zn - периферические костные перекладины

Рис. 21. Параллелизмы в структурах нижней челюсти [Воробьева, 1980]

А - кистеперая рыба из остеолепидид; Б - териодонт; Ang - ангулярный фланг; ifa, ifp - передний и задний инфрадентальные фланги

Таким образом, филогенетическое опережение, равно как и филогенетическое отставание, представляют собой реальные биологические феномены. Их можно рассматривать как особый модус филэмбриогенеза и как механизм, вызывающий глубокие филогенетические преобразования групп на надвидовом уровне. Оба эти феномена составляют, следовательно, важное звено в механизме макроэволюции. Если не задаваться сознательным намерением видеть в этих явлениях процесс, направляемый какими-то исключительно имманентными таинственными причинами, а воспринимать их с позиций реальных и общепринятых закономерностей эволюции, то они получают вполне рациональное объяснение.

Действительно, в силу неравномерности темпов развития органов и их систем в параллельных филетических линиях исторически неизбежно возникают ситуации, при которых виды одной линии по ряду признаков "забегают" вперед, опережая типовое состояние большинства представителей филума. Если вновь приобретенные признаки не обеспечивают им реального селективного преимущества и оказываются к тому же "помехонеустойчивыми" в конкретных условиях среды и развития, то эти "пионеры" будут устранены естественным отбором.

Однако в силу канализованности эволюционного процесса, с одной стороны, разного рода конституционными и морфогенетическими ограничениями, а с другой - вектором естественного отбора признаки, ранее выступавшие в качестве опережающих, могут вновь появиться через весьма длительный геологический промежуток времени и, выдержав борьбу за существование, стабилизироваться в качестве нормы. Тем самым "пионеры" из вымершей филетической линии, у которой данные признаки появились впервые, нарекаются носителями мнимого явления "предварения" признаков, протерогенеза и т. п. В действительности же никакого предварения здесь нет, а есть проявление определенной пластичности природы организмов и широты потенций канализованного развития.

Следовательно, в повторном появлении сходных признаков в группах, связанных даже далеким родством, нет ничего сверхъестественного. Скорее, это закономерный процесс, проявляющийся с большей или меньшей частотой на всех уровнях структурной организации. Проблема в другом - в исчезновении пионерской группы предков из палеонтологической летописи, в возникновении палеонтологического разрыва - хиатуса.

Однако и здесь, как нам представляется, нет особого парадокса. Многократный численный перевес совокупности форм, вымерших на протяжении геологической истории, над общим числом видов ныне живущих организмов - неоспоримый факт. Для того чтобы группа выжила и достигла состояния процветания, ее представителям нужна гармоничная, "уравновешенная" организация, оцененная

отбором по всей совокупности структур и органов. А это значит, что любой новый, в том числе и прогрессивный признак, должен преодолеть конституционные запреты и под действием стабилизирующего отбора войти в корреляционную систему организма. Процесс этот может быть длительным, растянутым на большое число поколений. Поэтому в эволюции нередки случаи, когда появление какой-то новой структуры оказывается всего лишь "пробой", первым "испытанием" на пригодность в сложившихся жизненных условиях. Такая впервые возникшая структура обычно далека от состояния стабилизации, и ее носители зачастую подвергаются вымиранию. Вспомним, как много вымерло боковых ветвей лошадиных, даже обладавших прогрессивными изменениями в строении конечностей.

Известно также, что у высших организмов, наделенных повышенной эволюционной пластичностью, новые признаки первоначально возникают в виде онтогенетических модификаций. Модификации же - это своеобразные индикаторы пути, по которому в дальнейшем может пойти эволюционное развитие, причем, согласно некоторым новейшим исследованиям, использование модификаций - это "главный путь" эволюции [Шишкин, 1984. С. 214]. Что же касается палеонтологической летописи, то ей "безразлично", какова природа новаций. Ее "задача" их просто сохранить.

Не исключено, что признаки, демонстрирующие опережение, были коррелятивно связаны у их носителей с какими-то другими, не слишком благоприятными особенностями строения, которые нарушали целостность гармоничной и сбалансированной организации, либо сами по себе были помехонеустойчивыми. С большой долей вероятности можно также предполагать, что и окружающая среда в течение всего времени, соответствующего палеонтологическому разрыву (а это миллионы и десятки миллионов лет), не могла не изменять своих требований к развивающимся группам или, что то же самое, естественный отбор не мог не менять своего вектора. Нельзя скидывать со счетов, наконец, и возможную неполноту летописи, способную исказить представление о действительной частоте хиатусов и их реальной величине.

Разумеется, в каждом конкретном случае в качестве причин палеонтологических разрывов могут выступать разные факторы и в различном сочетании. Их изучение составляет обширное поле деятельности для дальнейших исследований.

10

Глава

СОВРЕМЕННЫЕ МОДЕЛИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ И ДИСКУССИЯ ПО ПРОБЛЕМАМ ЕЕ ФАКТОРОВ И МЕХАНИЗМОВ

Рубеж 60-70-х годов - это переломный момент в развитии эволюционного учения. Начиная с этого момента, оно приобретает черты, характерные для наших дней. Прежде всего надо отметить, что синтетическая теория в значительной мере утрачивает лидирующее положение в науке и ее

постулаты подвергаются острой критике. В разных биологических дисциплинах и в первую очередь в молекулярной и биохимической генетике возникает ряд альтернативных гипотез видообразования и макроэволюции, отвергающих постепенный кумулятивный характер формирования эволюционных новшеств, порывающих с творческой формообразующей ролью естественного отбора и адаптивным характером видообразовательного процесса. В этих гипотезах утверждается, что большую часть времени биологические виды и весь органический мир благодаря действию нормализующего отбора остаются стабильными, а наблюдающийся в редких случаях переход в новое качественное состояние осуществляется скачком. Иными словами, живая природа живет в ритме прерывистого равновесия. В связи с возникновением новых концепций в эволюционной теории в последние два десятилетия развернулась широкая дискуссия по кардинальным проблемам, касающимся природы эволюционной изменчивости, эволюционной роли организации генетического материала, характера и темпов эволюционного процесса, соотношения моно- и полифилии, дивергенции и параллелизмов, зависимости морфологической эволюции от генетических факторов и др.

Пожалуй, самая парадоксальная черта современного периода заключается в его безоговорочном подчинении "спирали" диалектического развития: новейшие эволюционные концепции строятся на идеях, еще недавно считавшихся окончательно отвергнутыми, а их творцы раскритикованными и высмеянными. Теперь мы снова встретимся со старыми знакомыми из предыдущих глав, но они предстанут уже не "блудными сынами" науки, а ее настоящими героями-ясновидцами.

Среди современных гипотез макроэволюции, которые нам предстоит кратко рассмотреть, гипотеза прерывистого равновесия - наиболее целостная, всеобъемлющая и серьезная. К тому же по крайней мере формально она не порывает с синтетической теорией и дарвинизмом. С нее и целесообразно начать обзор.

Возникновение гипотезы прерывистого равновесия

В самом начале 70-х годов, изучив эволюцию девонского рода трилобитов штата Нью-Йорк, американские палеонтологи Н. Элдридж и С. Гулд обнаружили отсутствие постепенности в переходах между последовательно сменявшимися друг друга формами. Вид, существовавший в течение миллионов лет без каких-либо существенных изменений, в вышележащих слоях внезапно исчезал и заменялся новым с совершенно иной количественной характеристикой главного морфологического признака. Аналогичную закономерность установил Гулд на одном из подвидов наземной улитки из плейстоцена Бермудских островов, только для более короткого отрезка геологического времени. В совместной публикации [Eldredge, Gould, 1972] описанный процесс чередования стабильного состояния (стазиса) вида и его быстрой замены новым был назван "прерывистым равновесием". Согласно этой новой модели, эволюция происходит редкими и быстрыми толчками, она как бы

"пульсирует", а сами толчки составляют по времени доли процента от стазиса. Авторы отмечали, что "картина прерывистого равновесия находится в большем соответствии с процессом видообразования, как он понимается современными эволюционистами" [Ibid. P. 99]. Новый вид развивается не в той области, где жили его предки, а приходит со стороны.

Новая концепция разрабатывалась всего тремя палеонтологами - Гулдом, Эддриджем и Стэнли - на протяжении 10 лет, и в ее основу легли, кроме уже упомянутой, пять основных публикаций [Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1975; 1979; Gould, 1980, 1982в]. Поначалу скептически встреченная даже палеонтологами, она получила признание только ближе к концу 70-х годов, когда фактически сомкнулась с идеями молекулярных генетиков Карсона, Буша, Вилсона, цитогенетика Уайта.

Мысль о длительности стазиса и краткости скачка к новому виду, как мы могли убедиться, отнюдь не нова. Она не была чужда даже Дарвину, в первоначальной эволюционной модели которого признавалось исключительно внезапное появление новых видов посредством сальтаций [Галл, 1987]. Впоследствии Дарвин перешел на позиции градуализма и в "Происхождении видов" многократно подчеркивал постепенность эволюционного процесса. При этом, однако, он считал целесообразным во всех изданиях этого труда, начиная с 3-го, сохранить следующую фразу: "Периоды, в продолжение которых каждый вид подвергался изменениям, многочисленные и продолжительные, если измерять их годами, были, вероятно, непродолжительны по сравнению с теми периодами, в течение которых каждый вид оставался в неизменном состоянии" [Дарвин, 1939. С. 560]. Известно, что Т. Гексли, будучи горячим приверженцем дарвинизма, упрекал Дарвина за отрицание скачков [Huxley, 1901. P. 189].

Нильс Эддридж (род. в 1940 г.)

Стивен Митчелл Стэнли (род. в 1941 г.)

Мы видим, однако, заслугу "пунктуалистов" в том, что они показали контраст между продолжительностью времени, приходящегося на стазис и видообразование, и впервые поставили вопрос о структуре эволюционного процесса. Принципиально важно установление самого факта существования стазиса, противостоящего ложной идее о непрерывной эволюционной текучести форм жизни. Пожалуй, впервые было осознано, что история любой группы организмов, по выражению геолога Д. Эйгера, подобно жизни солдата, "состоит из долгих периодов скуки и коротких периодов страха" [цит. по: Уэбб, 1986. С. 413].

По признанию самих создателей теории прерывистого равновесия [Stanley, 1979; Гулд, 1986], отправным моментом послужили для них непосредственно работы Майра, Гольдшмидта, Симпсона, Гранта и отчасти Райта. У Майра они заимствовали аллопатрическую модель географического видообразования, идущего на основе быстрого преобразования малых периферических изолятов,

концепцию "генетической революции" и принцип основателя. Особо ценным источником послужила работа Майра [Mayr, 1954] об изменении генетической среды, где фактически была выдвинута идея прерывистости эволюции на основе быстрой реконструкции генофонда изолированной популяции и дано рациональное объяснение многочисленных пробелов в палеонтологической летописи. Однако если у Майра это был частный и редкий модус видообразования, в целом не получивший тогда признания, то "пунктуалисты" превратили его в универсальный и заслуживающий доверия. Термин "генетическая революция" был понят достаточно прямолинейно - как быстрое преобразование отпочковавшейся субпопуляции на основе единичных мутаций с крупным фенотипическим эффектом (макрмутаций). Такое преобразование стали чаще всего описывать как квантовое видообразование, которое и вошло в "прерывистую" модель в качестве ее важнейшей составной части.

Другим источником модели послужили практически полностью реабилитированные идеи Гольдшмидта о возникновении нового таксона от "обнадеживающих уродов" и о полном разрыве микро- и макроэволюции. Так, считая первую идею вполне приемлемой, Г. Буш [Bush, 1975a] и С. Гулд [Gould, 1977b] допускают, что основателем высшего таксона могла явиться даже одна уродливая особь. Отсюда недалеко до известного примера Шиндевольфа о первой птице, вылупившейся из яйца рептилии. По мнению Стэнли [Stanley, 1979. P. 145], в предельном случае квантовый скачок к новому виду может совершить в течение одного или немногих поколений популяция всего из десяти особей. Корни пунктуализма уходят и в доктрину де Фриза о кратких периодах мутаций, когда, подобно взрыву, рождается множество новых видов, чтобы затем немногие из них, выдержавшие испытание на жизнеспособность, надолго остановились в своем развитии.

Через несколько лет Гулд и Элдридж [Gould, Eldredge, 1977] опубликовали новый, существенно видоизмененный вариант гипотезы. Если в первой публикации они ограничились описанием характера процесса видообразования, то теперь расширили рамки своей концепции, включив в нее гипотезу отбора видов Стэнли [Stanley, 1975], и заявили, что в этом новом виде их концепция должна стать основой целостной теории макроэволюции.

Стефан Джей Гулд (род. в 1941 г.)

Как неоднократно отмечали Гулд и Элдридж, внутривидовые дифференцировки, описываемые классической популяционной генетикой, имеют к видообразованию и макроэволюции очень малое отношение. Глубина и быстрота морфологических преобразований, связанных с последними, зависят главным образом от изменений регуляторных систем генома. Этим положением перечеркивалась идея Симпсона о необходимости синтеза данных палеонтологии с генетикой

популяций и возродился путь к альянсу с биохимической генетикой, провозглашенный Шиндевольфом.

В статье приводился новый палеонтологический материал, относящийся к радиоляриям, аммонитам, трилобитам и отчасти гоминидам, и подчеркивалась важность изучения эволюционного стазиса, темпов эволюции, а также сопоставления данных палеонтологии с выводами наук о ныне живущих организмах.

Идея прерывистого равновесия возникла как альтернатива градуалистической модели эволюции, идеально воплощенной в теории Дарвина. В XX в. оплотом градуализма традиционно оставалась классическая популяционная генетика и соответственно синтетическая теория. На позициях градуализма до сравнительно недавнего времени стояли и молодые палеонтологи.

Градуализм органически связан с представлением об эволюции как филетическом процессе. На первый взгляд может показаться, что подобное представление противоречит дарвиновской схеме дивергентного формообразования. Вспомним, однако, что у Дарвина промежуточные формы вымирают, а крайние сохраняются, продолжая эволюционировать в направлении однажды начавшейся изменчивости. В работах Райта 30-х годов доказывалось математически, что наиболее благоприятные условия для успешной работы естественного отбора создаются в больших сложных популяциях, а это эквивалентно утверждению, что филетическая эволюция является наиболее быстрой⁵⁷. Надо сказать, что важной опорой градуализма была трактовка эволюции исключительно как процесса прогрессирующего адаптациогенеза: если первичные полезные изменения очень малы, значит, весь процесс видообразования складывается из последовательной аккумуляции огромного их числа.

Против этих особенностей градуалистической концепции как раз и выступили создатели "прерывистой" модели. Весь пафос их критики сосредоточился на доказательстве того, что, если бы эволюция шла исключительно путем филетического градуализма, органический мир современной эпохи, вероятно, не поднялся бы в своем развитии выше уровня палеозойских организмов.

Имеющийся фактический материал свидетельствует, что филетическая эволюция реально существует, но происходит крайне медленно. Прямые наблюдения [Ehrlich, Raven, 1969; Endler, 1973, 1977; Stanley, 1979; и др.] подтверждают факт весьма слабого обмена генами между внутривидовыми популяциями многих ныне живущих видов и соответственно очень медленное распространение в них удачной комбинации генов, что и препятствует быстрой филетической эволюции. А без обмена генами объяснить такую эволюцию можно было бы только с помощью допущения, что параллельные (однонаправленные) и быстрые генетические изменения претерпевают все субпопуляции вида.

Рис. 22. Графические модели пунктуалистского и градуалистского видообразования

Виды обозначены буквами. Расстояние по оси абсцисс соответствует степени морфологических различий [Майр, 1982]

"Пунктуалисты" противопоставляют филетическому градуализму модель прерывистого квантового видообразования, утверждая, что видообразовательный, или кладистический, процесс составляет большую часть содержания эволюции. Самое оригинальное в этой модели - всегда множественное видообразование, дающее целую гамму разных видов, из которых только один выживает и будет существовать в неизменном состоянии в течение миллионов лет - до нового видообразовательного события. Схематично прерывистое видообразование изображается в виде линий, ветвящихся под прямыми углами, почему гипотезу прерывистого равновесия называют еще "прямоугольной [rectangular] эволюцией".

Полемика между сторонниками модели "экстраполяционного-адаптивного филетического градуализма" и приверженцами пунктуализма [Gould, 1982a. P. 137] в течение последних 10-15 лет заполнила страницы многих периодических изданий, неизменно возникала на международных научных форумах и пока еще не привела к определенному результату. Градуализм или пунктуализм? Это, бесспорно, все еще центральный вопрос дискуссии в современном эволюционном учении. Для того чтобы дать более полное представление об обеих моделях, мы приводим их основные положения в виде табл. 4.

Таблица 4

Сравнение гипотез постепенного и прерывистого видообразования

Фактор

Постепенное видообразование

Прерывистое видообразование

Источник изменчивости

Главным образом точковые мутации структурных генов

Мутации регуляторных генов и макромутации

Дивергенция

Медленная, непрерывная, пропорциональная числу поколений

Быстрая и непропорциональная числу поколений

Изоляция

Вторична; обычно аллопатрическая

Чаще первична

Отбор

Внутри видовых популяций

Между видовыми популяциями

Адаптации

Очевидные и совершенные

Не столь очевидные и менее совершенные

Следует, конечно, признать, что вопрос о соотношении прерывистой (быстрой) и постепенной (медленной) эволюции прежде всего эмпирический, и попытки его решения с помощью косвенных соображений и теоретических спекуляций вряд ли можно признать правомерными. Приоритетное значение должен иметь поэтому скрупулезный анализ палеонтологического материала. Для доказательства того, что эволюция, той или иной группы была прерывистой, необходимо располагать непрерывными палеонтологическими сериями за длительный отрезок геологического времени, которые позволили бы зафиксировать периоды как стазиса, так и быстрой видообразовательной эволюции. Нужно также иметь возможность точно датировать (обязательно по абсолютной шкале) короткие интервалы в пределах данной последовательности.

Все эти условия были соблюдены в подробном исследовании кайнозойских брюхоногих и двустворчатых моллюсков из мощной толщи пресноводных отложений озера Туркана (Кения), осуществленном П. Уильямсоном [Williamson, 1981]. Приблизительно из ста слоев осадочных пород, прослоенных вулканическими туфами точно установленного возраста, им был добыт и биометрически изучен массовый материал (около 3700 раковин), относящийся к 13 филумам. Благодаря этому Уильямсон имел возможность достоверно документировать все переходы в изменении морфологических признаков.

В итоге оказалось, что после периода стазиса, длящегося в течение 2-3 млн. лет, новые виды возникают в интервале от 5 до 50 тыс. лет. Для медленно эволюционирующих моллюсков это достаточно короткий срок. Уильямсон констатировал, что ни в одной из изученных линий не было отмечено постепенных переходов. В моменты стрессовых ситуаций, создававшихся периодическими пересыханиями озер, у моллюсков наблюдалась сильная морфологическая изменчивость, на базе которой быстро формировались новые виды.

Работа Уильямсона, показавшая и наличие в эволюции моллюсков всех признаков пунктуализма, вошла в арсенал наиболее веских доказательств справедливости модели прерывистого равновесия. Однако интерпретация, данная Уильямсоном описанным фактам, тут же подверглась критике. В том же номере журнала наряду с исследованием Уильямсона была опубликована полемическая статья генетика Дж. Джонса [Jones, 1981], стремившегося показать, что видообразование у данных групп моллюсков может быть истолковано и в духе градуализма. Судя по продолжительности генерации ныне живущих родичей этих моллюсков, для зарегистрированных морфологических изменений

раковин ископаемых форм потребовалось 20 тыс. поколений. По Джонсу, это эквивалентно тысячелетнему эксперименту на дрозофиле, 6000-летней селекционной работе на мышах или выведению пород домашних животных в течение 40 тыс. лет. В обычной же селекции резкие морфологические изменения достигаются иногда всего за 20-50 поколений. Иными словами, в истории с моллюсками, описанной Уильямсоном, Джонс не склонен видеть сальтационистских превращений.

К аналогичному заключению после ревизии данных Уильямсона пришел Татаринев [1983, 1985б, 1987], показавший, что в ряде случаев старые и новые виды соединены полной серией переходных форм.

В числе наиболее убедительных примеров, демонстрирующих прерывистую эволюцию и квантовое видообразование, Стэнли [Stanley, 1979] упоминает цехлидовых рыб из геологически молодых озер Центральной Африки, возникновение видов позднекрейцбергских млекопитающих, в том числе белого носорога (*Ceratotherium*), полярного (белого) медведя (*Ursus maritimus*) и большой панды (*Ailuropoda melanoseuca*) из Китая. Согласно пионерской работе Д. Дэвиса [Davis, 1964], эта абберрантная форма медведя, известная только с плейстоцена, возникла благодаря единичному видообразовательному акту в силу плейотропной эволюции неадаптивных признаков и заслуживает статуса отдельного подсемейства.

Одновременно росло число публикаций, в которых обосновывалась градуалистическая модель эволюции. Здесь следует прежде всего назвать исследования американских палеонтологов: Дж Гингерича [Gingerich, 1974, 1975, 1980, 1983] на млекопитающих эоцена, Г. Скотта [Scott, 1976] на фораминиферах, Дж. Джонсона [Johnson, 1982] и К. Эмильяни [Emiliani, 1982, 1984] на планктонных микроорганизмах шельфа, а также француза Ж. Шалина [Chaline, 1984] на грызунах неогена и четвертичного периода. Вновь укрепилась идея постепенности в эволюции гоминид [Cronin et al., 1981; Wolpoff, 1982; Alien, 1982].

Дискуссия между защитниками пунктуализма и сторонниками градуализма особенно обострилась после специальной конференции по проблемам макроэволюции, собравшейся в Чикаго в 1980 г., и впоследствии продолжала идти с переменным успехом для обеих сторон. На Чикагской конференции тон задавали "пунктуалисты", и практически все выступавшие высказались за особые механизмы макроэволюции⁵⁸.

Рис. 23. Большая панда (*Ailuropoda melanoleuca*)

Рис. 24. Белый носорог (*Ceratotherium simum*)

В 1983 г. в Париже прошла конференция, посвященная проблемам прерывистого равновесия, организованная Французским Национальным центром научных исследований (CNRS). Большинство

участников этой конференции поддержало представление либо о преобладании в природе градуалистического. видообразования, либо высказалось в пользу типа эволюционных преобразований, промежуточных между градуализмом и пунктуализмом.

Надо сказать, что уже вскоре после создания "прерывистой" модели многие эволюционисты выступили против ее противопоставления градуализму. Так, Х. Харпер [Harper, 1975] полагает, что оба способа эволюции представляют собой два крайних случая целого спектра возможностей.

Появились компромиссные промежуточные концепции, названия которых - "полифазная эволюция" [Chaline, 1984] или "прерывистый градуализм" [Berggren, Lohmann, Malmgren, 1984] - говорят сами за себя. Добавим, что непосредственно творцы пунктуализма отнюдь не являются "экстремистами".

Какого рода данные вообще нужны для решения спора между градуализмом и пунктуализмом?

Стэнли [Stanley, 1979] считает, что здесь требуется, с одной стороны, определение продолжительности существования хроновидов и степени систематического различия между крайними формами ряда, с другой - сопоставление темпов макроэволюции в группах со слабой и сильной радиацией. Подобный выбор, по нашему мнению, вполне оправдан.

Данные первой категории по большей части свидетельствуют в пользу пунктуализма. Данные второй призваны подтвердить ожидание, что скорость макроэволюции (т. е. скорость возникновения семейств и отрядов, отражающих крупные морфологические изменения) должна быть, согласно градуалистической модели, пропорциональна времени или числу поколений, необходимых для достижения видового разнообразия; а согласно модели прерывистого равновесия, пропорциональна степени ветвления (видообразования). Стэнли сопоставляет по этим показателям млекопитающих и двустворчатых моллюсков. Первые осуществили радиацию с образованием приблизительно 100 семейств в течение 30 млн. лет, вторые дали равное число семейств в течение более чем 400 млн. лет, т. е. эволюционировали в 13 раз медленнее. Отсюда Стэнли делает вывод, что темп макроэволюции непосредственно зависит от темпа видообразовательных событий. Другое подтверждение этого правила - существование живых ископаемых (шесть видов двоякодышащих рыб, два вида аллигаторов и один вид трубкозубов), незначительные эволюционные изменения которых на протяжении длительного геологического времени хорошо коррелируют со слабым видообразованием. Подобного рода факты подтверждают модель прерывистой эволюции, но их все же нельзя считать решающими, ибо и на их достоверности сказываются субъективность подходов систематиков к разделению ископаемых таксонов и общие пределы "разрешающей способности" палеонтологических методов, о которых уже говорилось в предыдущих главах. Это означает, что характер добываемых фактических данных не позволяет рассчитывать на окончание дискуссии в ближайшее время. Не исключено также, что макроэволюция одних групп протекала в большей мере в соответствии с одной моделью, других - с другой.

Рис. 25. Диаграмма скоростей макроэволюции семейств у млекопитающих (А) и моллюсков (Б)
[Стэнли, 1979]

Но вернемся к существу пунктуализма. Как уже отмечалось в первой главе, эта концепция сделала видообразование центральным событием в структуре эволюции и основным звеном в макроэволюции. Видообразование имеет всегда квантовый характер и происходит скачком: "...мы должны отвергнуть градуализм как ограничительную догму. Пунктуационное изменение с резкими скачками между стабильными состояниями характерно для большей части нашего мира", -заявляет Гулд [1986. С. 39]. Его мнение разделяет большинство крупнейших генетиков: "...эпизоды видообразования включают в себя ... значительные генетические скачки, так что формирование новых видов осуществляется в серии катастрофических, стохастических генетических событий" [Carson, 1975. P. 87-88].

Продолжительность скачка может быть самой различной - от превращения вида в одном поколении до ступенчатых преобразований, растягивающихся на несколько десятков тысяч лет. Вероятно, для пунктуализма в большей мере характерно признание первичности, исходности репродуктивной изоляции, которая рассматривается не как продукт адаптации, а как стохастическое явление. В этой связи Гулд [Gould, 1980], например, считает, что традиционные понятия алло- и симпатрического видообразования утратили свое значение. Если демы оказываются разобщенными, новые виды могут возникать в любой точке ареала предкового вида. Вместе с тем, очевидно, что само видообразование становится неадаптивным стохастическим процессом, практически совершающимся независимо от естественного отбора.

Масштабы видообразовательных актов и способы их реализации, допускаемые "прерывистой" концепцией, достаточно разнообразны. Внезапно возникающие новые формы могут не выходить за рамки видового статуса, и тогда, согласно Гулду, анагенез оказывается просто "аккумулированным кладогенезом"⁵⁹ [Gould 1982a. P. 139]. Но Стэнли [Stanley, 1979] допускает и даже считает правилом возникновение родов и более высоких таксонов "главным образом благодаря квантовому видообразованию" и притом в течение нескольких поколений. Так, он пишет: "Чтобы возникли новые роды, подсемейства и семейства достаточно единственного акта видообразования или краткой последовательности событий" [Ibid. P. 141]. Однако главный механизм макроэволюции, по Стэнли, иной, и о нем будет сказано отдельно.

Карсон [Carson, 1975, 1978] разработал оригинальную теорию ("founder-flush-theory") чрезвычайно быстрого видообразования, опираясь на принцип основателя и генетический дрейф. По этой теории, видовые популяции последовательно переживают состояния взрыва ("flush"), когда внезапно возникает много особей, и крушения ("crash"), когда большинство их гибнет. Единичные выжившие демы в предельном случае могут состоять из одного индивида-основателя, претерпевающего

вынужденную генетическую реорганизацию. Это так называемый диахронный эффект "бутылочного горлышка". По Карсону, он составляет "сущность процесса видообразования" [Carson, 1975. P. 88]. Стэнли трактует этот способ как "потенциальный механизм ускорения филетической эволюции", родственной действию катастрофического отбора, и на этом основании (ввиду "чрезвычайной редкости") фактически его отвергает [Stanley, 1979. P. 98]. Действительно, при данном способе увеличения числа видов не происходит, а факты длительного существования хроновидов заставляют исключить его из числа важных путей макроэволюции. Стэнли отстает ключевую роль в макроэволюции очень малых популяций, оказавшихся просто изолированными от нормальных популяций предшествующих видов, что и следует считать типичным для гипотезы прерывистого равновесия. Вместе с тем он положительно относится к идее возникновения нового вида (например, у брюхоногих моллюсков) от единственной гермафродитной самки, испытавшей зародышевую мутацию.

Пунктуализм полностью восстановил в правах и фактически дал новую жизнь идее Гольдшмидта о макроэволюционной роли "обнадеживающих уродов" [Steenis, 1969; Frazzetta, 1970; Bush 1975; Gould, 1977b; Stanley, 1979]. Теоретики пунктуализма Гулд и Стэнли лишь формально делают оговорки о "крайности" и "фантастичности" этой идеи, но принимают ее по существу. Констатируя возвращение гипотезы Гольдшмидта об "уродах", Буш резюмировал, что она "больше не является полностью неприемлемой" [Bush, 1975. P. 357]. Главное затруднение, с которым гипотеза встречалась еще в 60-х - начале 70-х годов, - проблематичность нахождения уродом пары для производства плодovитого потомства - ныне в значительной степени преодолено, Установлено, например, что резко абберрантная форма способна закрепиться, если она происходит через зародышевую мутацию самки, как это было показано в упоминавшихся работах Карсона о видообразовании у дрозофил на Гавайских островах.

Рис. 26. Схема видообразования на основе реорганизации "закрытой" генетической системы [Карсон, 1975]

Популяция после фазы отбора (А) проходит стадии расцвета (Б) и краха (В). Пережившие катастрофу особи-основатели (Г) дают новую популяцию, снова стабилизируемую естественным отбором (Д)

Пунктуализм всецело принял и другое положение Гольдшмидта - о полном разобщении микро- и макроэволюции, которое теперь именуется "разрывом Гольдшмидта" [Gould, 1982a. P. 137] или еще "главным положением" теории прерывистого равновесия [Maynard Smith, 1982. P. 126]. Считается, что Гольдшмидт предугадал прерывистое видообразование и его кладистический характер. Действительно, принцип "разобщенности" микро- и макроэволюции в "прерывистой" концепции - основной, определяющий ее структуру и само содержание. Обосновывается он, как и в свое время Гольдшмидтом, приведением в действие в случаях микро- и макроэволюции различных типов

изменчивости и механизмов ее осуществления. Макроэволюционное значение внутривидовой изменчивости и полиморфизма, как правило, отрицается⁶⁰. К природе изменчивости и генетике видообразования вообще проявляется особый интерес, о чем речь пойдет впереди. Но одним фактором изменчивости дело не ограничивается. При объяснении макроэволюции не менее важен отбор, только он перенесен на другие уровни организации.

Один из веских доводов за разобщенность микро- и макроэволюции - зависимость их темпов от разных причин, подмеченная многими специалистами. Вспомним основополагающую работу Симпсона [1948]. В ней ясно показано, что ни одна из причин, обычно определяющих темп микроэволюции, на скоростях макроэволюции не сказывается. Можно привести показательный пример. Род дрозофилы, появившийся в эоцене, хотя и представленный многочисленными видами (с вымершими более двух тысяч), несмотря на быструю смену поколений и высокую насыщенность популяций мутациями, так и не дал нового рода, тогда как у хоботных, размножающихся на несколько порядков медленнее и едва ли столь насыщенными мутациями, за то же геологическое время сменилось несколько родов. Следовательно, макроэволюция у хоботных проходила в несколько раз быстрее, чем у дрозофил.

Как свидетельствуют данные палеонтологии, темпы макроэволюции зависят от таких показателей, как размер популяции, частота видообразования, изменение общей биоценотической обстановки. Отсюда закономерен вывод, что различие причин, от которых зависят темпы микро- и макроэволюции, говорит о различии на этих уровнях движущих сил эволюции.

Основной вклад в разработку механизмов возникновения высших таксонов и макроэволюционных направлений (trends) внес Стэнли. Его эволюционная концепция, первоначально сжато изложенная в краткой статье [Stanley, 1975], а затем в развернутом виде в книге [Stanley, 1979] органично вошла в модель прерывистого равновесия Гулда - Эдриджа.

По мнению Стэнли, имеются три источника макроэволюции: 1) филогенетический дрейф, 2) направленное видообразование и 3) отбор видов. Филогенетический дрейф - случайный процесс, аналогичный генетическому дрейфу в популяциях. Его содержание составляют стохастические флуктуации. При нем направление видообразования также случайно. Как было показано на моделях, проверенных на компьютерах [Raup, Coull, 1974], этот тип эволюции способен создавать филогенетическую направленность только в маленьких кладах, подобно тому как генетический дрейф проявляет свою эффективность в малых популяциях.

Направленное видообразование, как и процесс мутационного давления в популяциях, - тенденция ряда последовательных событий квантового видообразования направлять эволюцию филума в одном адаптивном направлении. Одним из авторов данной макроэволюционной концепции и ее горячим приверженцем, как мы уже знаем, является Грант [Grant, 1963]. При этом типе макроэволюции также доминирует случайность.

Но самым главным способом осуществления макроэволюции, ответственным за формирование устойчивых направлений филогенеза, Стэнли провозглашает отбор видов. Это простая, стройная и очень широкая концепция, логично достраивающая теорию Дарвина на надвидовом уровне.

Стержневая идея концепции: направления макроэволюции возникают не в результате филетической эволюции под действием длительно не меняющегося вектора естественного отбора, как обычно полагают, а благодаря отбору среди генеалогических линий. Они оказываются продуктом дифференциального выживания части видов из их общего числа, возникшего в краткие периоды видообразования. Сами виды выступают как сырой материал макроэволюции и лишь отбор определяет, кому из них суждено внести лепту в непрерывающуюся нить жизни филума. Одобрив эту концепцию, Гулд пишет, что макроэволюция "есть аккумулятивный кладогенез, профильтрованный через направляющую силу отбора видов - райтовский высокого уровня аналог естественного отбора" [Gould, 1982a. P. 139].

Воспроизведем данные, иллюстрирующие механизмы, создающие макроэволюционные направления в "прерывистой" модели и аналогичные механизмы, порождающие микроэволюционные явления [из Stanley, 1979].

Макроэволюция

1. Филогенетический дрейф
2. Направленное видообразование
3. Отбор видов

Микроэволюция

Генетический дрейф

Мутационное давление

Естественный отбор

По Стэнли, при описании и объяснении макроэволюции можно провести полную аналогию с популяционными процессами. Механизм макроэволюции станет понятным, если особи заменить видами, события рождения и смерти - соответственно видообразованием и вымиранием, индивидуальную изменчивость (мутации и рекомбинации) - видообразованием, а естественный отбор - отбором видов. Агентами отбора видов выступают обычные ограничивающие экологические факторы - конкуренция, хищничество, изменения среды и случайные флуктуации в размерах популяций. Направляющими (неслучайными) компонентами отбора видов выступают дифференциальные темпы видообразования среди имеющихся линий, по-разному скоррелированные между собой. Сказанное Стэнли наглядно отображает в следующей таблице.

Компоненты индивидуального отбора и отбора видов

Процесс
Микроэволюция
Макроэволюция
Единица отбора
Индивид
Вид
Источник изменчивости
Мутация/рекомбинация
Видообразование
Тип отбора
Естественный отбор
А. Выживание против смерти
Б. Темп размножения
Отбор видов
А. Выживание против вымирания
Б. Темп видообразования

Отбор видов, связанный с дифференциальными темпами видообразования и вымирания, является "доминирующим источником длительных филогенетических направлений в больших кладах" [Stanley, 1979. P. 211].

При разработке своей концепции Стэнли опирался на известное "правило Райта" [Wright, 1967] о случайном (ненаправленном) характере морфологических особенностей вида по отношению к господствующему направлению эволюции филума. Райт утверждал, что здесь наблюдается полная аналогия со случайностью мутационной изменчивости по отношению к направлению естественного отбора. Стэнли убежден, кроме того, что Гольдшмидт со своей идеей "уродов" был предтечей и в этом вопросе. В представлении Стэнли, в понятии "уродов" "молчаливо утверждаются как случайность направления видообразования, так и суровая форма межвидового отбора. Схема Гольдшмидта,- продолжает Стэнли,- доходила до ясной посылки, что вид представляет собой единицу макроэволюции и что макроэволюция отграничена от микроэволюции. Все это иллюстрирует историческое разъединение отбора на уровне видов и отбора на уровне особей" [Stanley, 1979. P. 193-194].

Значение книги С. Стэнли [1979]

Книга Стивена Стэнли "Макроэволюция. Структура и процесс" [Stanley, 1979] - последняя по времени фундаментальная сводка по проблемам структуры, движущих сил и механизмов макроэволюции.

Особое внимание уделено в ней способам видообразования, темпам видообразования и вымирания и факторам, контролирующим поддержание органического разнообразия.

Как уже говорилось, в этой книге изложена собственная концепция макроэволюции Стэнли, принятая Гулдом и Элдриджем. Но она включена здесь в общий контекст гипотезы прерывистого равновесия, изложению теоретических основ которой, собственно, и посвящена книга.

Не только тема, всесторонность анализа, обоснования и широта охвата предмета, но и многие теоретические положения, развиваемые автором, заставляют компетентного читателя этой монографии вспомнить старую книгу Симпсона "Темпы и формы эволюции". Стэнли широко пользуется идеями и методами Симпсона, в особенности при оценке скоростей макроэволюции. Он подробно развивает его модель квантового видообразования. По этим и многим другим чертам Стэнли выступает в этом труде достойным преемником Симпсона.

Но в то же время концептуальная стратегия Стэнли совсем иная. Этому и не приходится удивляться. Ведь с момента выхода работы Симпсона прошло 35 лет! За это время возник пунктуализм, родилась новая эволюционная молекулярная генетика. Опираясь на их данные, Стэнли делает нечто прямо противоположное Симпсону: он отделяет палеонтологию от популяционной генетики, пользуясь последней лишь в качестве аналога, и отделяет макро- от микроэволюции. Наиболее подходящую основу для эволюции через прерывистое равновесие Стэнли ищет в иных формах изменчивости.

Можно сказать, что он возрождает традицию синтеза, осуществленного Шиндевольфом.

Стэнли утверждает новую модель макроэволюции в полемике с градуализмом. Эта полемика становится, пожалуй, лейтмотивом книги, который неизменно звучит при анализе самых различных аспектов эволюции. Всестороннему обоснованию пунктуализма, собственно, посвящены четыре из десяти глав монографии. В числе доказательств хотелось бы особо выделить факт несоответствия длительности существования хроновидов (1.2 млн. лет для плейстоценовых млекопитающих) степени радиации класса млекопитающих по отрядам и родам. Взрывоподобность такой радиации не может быть объяснена на основе филетического градуализма. Единственная возможность совместить высокие скорости возникновения таксонов и их длительное выживание - это допустить кладогенез, при котором виды возникают прерывисто.

Сам автор определяет цель своей книги как попытку показать значение данных палеонтологии для эволюционной теории. Ему хотелось бы убедить своих читателей, что палеонтологическая летопись вовсе не столь неполна, как об этом привыкли думать, и что ее пробелы соответствуют реальным разрывам в эволюционной иерархии.

Еще одна не менее важная цель Стэнли - привлечь внимание эволюционистов к видообразованию как главному событию в макроэволюции и на этой основе добиться объединения усилий палеонтологов и

неонтологов в разработке механизмов его осуществления. При этом он отмечает, что количество ископаемого материала и качество его анализа позволяют в настоящее время вести филогенетические исследования на видовом уровне. Изымая видообразование из сферы микроэволюции и делая его основным звеном макроэволюции, Стэнли четко проводит новую границу между этими уровнями эволюционного процесса.

Ключевым вопросом в изучении видообразования автор книги, подобно своим многочисленным единомышленникам, считает исследование его генетической базы. Обосновывая быстрое, скачкообразное возникновение новых видов и более высоких таксонов, он проявляет особую благосклонность к мысли о решающей роли в этих событиях крупных хромосомных перестроек и мутаций регуляторных генов. По Стэнли, ускоренному видообразованию способствует и половой процесс, рассмотрению которого под этим углом зрения посвящена специальная глава.

Стэнли трансформировал традиционное представление о роли отбора в эволюции, сделав отбор главным механизмом макроэволюции. Практически он устранил отбор от участия в формировании видов и объявил его подлинной ареной надвидовой уровень. Виды возникают по воле случая и формируют высшие таксоны и эволюционные направления благодаря дифференциальным темпам рождения и вымирания.

Справедливости ради надо сказать, что, проводя свою линию, Стэнли соблюдает достаточную объективность. В его книге можно встретить немало фактов и суждений, противоречащих доктрине пунктуализма. В ряде мест Стэнли, в частности, указывает, что "прерывистая" модель эволюции не предполагает особых факторов или механизмов, которых нет в синтетической теории, но лишь по-иному расставляет на них акценты. Он допускает даже, что полиморфизм может служить первым шагом к видообразованию [Ibid. P. 171-172]. И тем не менее именно эти суждения оказываются слабо подкрепленными фактическим материалом и воспринимаются как простая декларация. Они, вероятно, мало у кого могут вызвать уверенность в искренности автора.

Возможна ли окончательная оценка гипотезы?

В заключение разбора гипотезы прерывистого равновесия целесообразно несколько дополнить ту оценку, которая уже была ей дана в гл.1.

Оригинальность гипотезы видится нам в утверждениях множественного видообразования с выживанием единственного вида, образования высших таксонов путем отбора видов, непопуляционной генетики видообразования.

Интересно, что Симпсон [Simpson, 1976], заставший возникновение пунктуализма, не увидел в нем ничего такого, что шло бы вразрез с принципами синтетической теории. На точке зрения

совместимости пунктуализма с дарвинизмом стоят Грант, Стеббинс, Айала, Мейнард Смит, Паавер, Татаринов и многие другие исследователи.

Однако целый ряд специалистов [Lovtrup, 1977; Blanc, 1982; Ruse, 1985; Корочкин, 1984] полагает, что теория прерывистого" равновесия создает самую серьезную альтернативу дарвинизму. Выступая на международном симпозиуме в Пльзене (ЧССР, 1984), Рьюз говорил, что эта теория "наносит удар прямо в сердце дарвиновскому механизму эволюции... Отрицая постепенность... Гулд и его единомышленники... делают дарвинизм одним из частных механизмов эволюции" [Ruse, 1985. P. 148]. В гл. 1 уже отмечалось, что подобная оценка имеет веские основания. Не обращать внимания на утверждения о первичности и неадаптивности репродуктивной изоляции о том, что внутривидовая изменчивость не ведет к видообразованию и что микро- и макроэволюция несвязаны друг с другом, означает не замечать в глазу бревна, Тут уже несогласованность оценок нельзя объяснить слабой разработанностью в синтетической теории проблем структуры и динамики эволюционного процесса, как пытается представить дело Паавер [1983].

Однако выносить окончательное суждение о том, являются ли пунктуализм и синтетическая теория альтернативами, было бы преждевременным. На наш взгляд, решение этого вопроса будет всецело зависеть от установления типа изменчивости, лежащей в основе видообразования, и выяснения того, в какой мере тот или иной тип распространен в природе. В последнем разделе этой главы мы и постараемся показать, какие надежды подает в этом отношении генетика.

Идея макроэволюции через дупликацию генов

С фактом существования в геноме эукариотных организмов и особенно позвоночных животных многих нефункционирующих копий одного и того же гена знакомы теперь не только генетики. Он стал достоянием биологов самых разных специальностей. По мере изучения строения хромосом и генома в целом (а этот процесс особенно ускорился благодаря разработке новых методов молекулярно-генетических исследований) вырисовывалась все более четкая картина общего соответствия между увеличением количества ДНК в геноме, с одной стороны, и высотой организации и положения организма в системе - с другой⁶¹. Отсюда само собой напрашивался вывод, что между этими явлениями должна существовать прямая эволюционная связь. Обратившись к данной проблеме, специалисты занялись поиском способов увеличения количества наследственного материала в процессе эволюции. Было установлено, что одним из таких способов могло быть умножение (амплификация) числа генов путем их многократного удвоения (дупликации). Само явление удвоения известно генетикам давно. Оно было открыто на рубеже 20-30-х годов одновременно с открытием кроссинговера. Источником изменения строения хромосом, включавшим возникновение повторов их отдельных участков, оказался неравный кроссинговер [Стертевант, 1925].

На Западе одним из первых к изучению таких повторов в полигенных хромосомах слюнных желез дрозофилы приступил К. Бриджес [Bridges, 1935]. При этом он отметил, что дубликации могли нередко приобретать в эволюции положительное значение. К осознанию важной роли дубликации генов в эволюции еще до Бриджеса пришел Дж. Б. С. Холдейн [Haldane, 1932].

В нашей стране изучением дубликации генов занимались в 30-е годы в лаборатории генетики Московского университета (Серебровский, Косиков, Меллер, Прокофьева, Рапопорт, Грюнеберг и др.). А. С. Серебровский [1938] посвятил исследованию возникновения генов путем дубликации и их роли в эволюции специальную статью, основные идеи которой до сих пор сохранили свое значение. Анализируя одинаковые функции генов *scute* и *achaete* у *Drosophila melanogaster*, заведующих образованием щетинок на теле мухи, Серебровский пришел к выводу, что эти гены являются "эволюционно разошедшимися потомками общего гена-предка" [Там же. С. 79]. Их расхождению способствовало накопление в каждом из них последовательных мутаций, которые под покровом удвоения уже не нарушали резко фенотипа мух и, следовательно, не отменялись естественным отбором. В ходе накопления мутаций гены опять-таки благодаря тому, что представлены двумя экземплярами, могли легко расстаться со своими "дуплетными" (общими с гомологом) функциями и приобрести специализацию, при которой каждый из них стал выполнять только одну строго-ограниченную функцию. Так, путем дифференциации в ходе эволюции возникают новые гены. Процесс этот, по мнению Серебровского, чрезвычайно медленный. У дрозофилы дифференциация генов началась не позднее начала третичного периода, а скорее всего, еще в мезозое. За это время предки нынешних генов *achaete-scute* могли претерпеть сотни мутаций.

После исследований Бриджеса и Серебровского дубликации генов, равно как и случаи увеличения генома путем полиплоидизации, продолжали изучать⁶², но эволюционный аспект этих явлений разрабатывался довольно слабо и ограничивался исключительно сферой микроэволюции.

Возникновение молекулярной биологии и соответствующих методов исследования не только не сблизило специалистов, изучавших дубликации генов, с биологами-эволюционистами, но, напротив, углубило существовавший между ними разрыв. А между тем установление природы генетического кода создало реальную основу для того, чтобы по-настоящему оценить значение амплификации генов в эволюции.

Успешную попытку связать процесс макроэволюции (точнее, ее прогрессивный аспект) с явлением дубликации генов и увеличением размеров генома осуществил американский молекулярный биолог японского происхождения Сусуму Оно только в конце 60-х годов. Свои идеи он изложил в двух статьях [Ohno, Wolf, Atkin, 1968; Ohno, 1969], а затем подробно в книге [Ohno, 1970], изданной в русском переводе под измененным названием "Генетические механизмы прогрессивной эволюции" [1973].

Согласно исходной методологической посылке Оно, микро- и макроэволюция разобщены и реализуются разными путями. Простое накопление аллельных мутаций в существующих локусах, осуществляемое естественным отбором ради приспособления организмов к наличным условиям, обеспечивает расовую дифференцировку внутри вида и ведет через адаптивную радиацию от общего предка к возникновению множества новых видов⁶³, но этот микроэволюционный процесс, сколько бы он ни продолжался, не способен привести к крупным эволюционным сдвигам и возникновению высших таксонов. Естественный отбор по своей природе "чрезвычайно консервативен", и если бы эволюция всецело зависела от него, то, скажем, от бактерий ничего кроме разнообразных форм бактерий не могло бы возникнуть.

Для осуществления грандиозных макроэволюционных скачков типа появления многоклеточных, позвоночных, млекопитающих нужна избыточность генетического материала. Его неуклонное увеличение мы и наблюдаем при ретроспективном анализе результатов органической эволюции. Но и одного увеличения общего количества ДНК недостаточно - необходимо возникновение новых генов с новыми, ранее не существовавшими функциями. Осветить вопрос об их возникновении и обосновать значение в прогрессивной эволюции увеличения генома методами геносистематики и биохимии на позвоночных животных - вот основная цель книги Оно.

Согласно концепции Оно, новые гены возникают только за счет глубокой перестройки структуры и функции "старых" генов, происходящей в результате медленного процесса постепенного накопления новых замен нуклеотидов. Если бы старый ген был представлен единственным локусом, ни о каких заменах не могло бы быть и речи. Отбор как бдительный охранитель не мог бы допустить "экспериментирования" с жизненно важными функциями. Но в случае, когда ген представлен большим числом копий, образующихся в процессе дупликации, отбор перестает отмечать происходящие в них изменения, ибо они не касаются главной функции основного локуса. В результате, в избыточных копиях накапливаются ранее запрещенные ("нейтральные") мутации и появляется новый ("бесполезный") ген с несуществовавшей ранее функцией. Таким путем должны были возникать как структурные, так и регуляторные гены, ответственные за крупные морфологические изменения. Отсюда ясна исключительная роль дупликации генов. Она и выступает, по словам Оно, "как основная движущая сила эволюционного процесса" [Оно, 1973. С. 100].

К числу запрещенных мутаций Оно относит в основном так называемые нейтральные мутации, заставляющие мутировавший ген синтезировать совершенно иную, но абсолютно безвредную для организма полипептидную цепь. Подобные мутации возникают хотя и редко, но многократно и фиксируются совершенно случайно.

Заметим, что в те же годы, когда Оно разрабатывал свою концепцию, эволюционная роль нейтральных мутаций как раз стала активно обсуждаться среди молекулярных генетиков. Идея об их случайном закреплении в популяциях вследствие достаточности оказываемого ими давления легла в

основу гипотезы "нейтральной", или "недарвиновской эволюции" [Kimura, 1969; King, Jukes, 1969; Fitch, Margoliash, 1970]. Хронологическое совпадение момента появления этой гипотезы с публикациями Оно свидетельствует о том, что в своих макроэволюционных построениях последний шел собственным путем, опираясь исключительно на эмпирические данные молекулярной биологии и геносистематики.

Каков же механизм видообразования?

По представлениям Оно, новый вид возникает "только из потомства ... отдельного мутанта в результате интенсивного инбридинга" между небольшим числом особей родительского вида благодаря которому устанавливается гомозиготность по новому признаку [Оно, 1973. С. 93]. Оно особо подчеркивает, что переход изменения в гомозиготное состояние (фиксация мутаций) может происходить только в очень маленьких популяциях, в которых гарантирован инбридинг. А при таких условиях процесс видообразования неизбежно сопровождается также закреплением целого ряда случайных нейтральных мутаций. Необходимой предпосылкой видообразования выступает также репродуктивная изоляция "меньшинства от большинства" популяции, реализуемая преимущественно благодаря предшествующей географической изоляции (аллопатрическая модель Майра). Таким образом, взгляды Оно по данному вопросу в основном совпадают с уже рассмотренными концепциями Симпсона, Майра, Гранта и Карсона.

Главная и оригинальная сторона гипотезы Оно связана с макроэволюционной ролью дупликации генов и увеличением на этой основе количества ядерной ДНК организмов. Дупликации могут осуществляться тремя способами: тандемными дупликациями, полиплоидией и вирусной трансдукцией⁶⁴.

Тандемные дупликации генов возникают вследствие неравного обмена между хроматидами в митозе или в результате неравного кроссинговера в мейозе. Неограниченное увеличение размеров генома исключительно за счет тандемных дупликаций в эволюционном отношении малоперспективно. При этом типе дупликации становится затруднительной функциональная дивергенция возникающих копий гена и в связи с пропорциональным увеличением размеров клеток тела копии всех цистронов оказываются полностью поглощенными выполнением своих непосредственных "обязанностей". Геном как бы "замораживается", и соответствующая филогенетическая ветвь попадает в эволюционный тупик. Примером могут служить двоякодышащие рыбы и хвостатые амфибии, размеры геномов отдельных представителей которых в десятки раз превосходят таковые у плацентарных млекопитающих.

Полиплоидия означает дупликацию всего генома. При ней не возникают проблемы нарушения дозовой взаимозависимости функционально связанных генов и дупликации каждого структурного гена соответствует дупликация гена-регулятора. В этом ее большое преимущество перед тандемными дупликациями. Но и полиплоидия накладывает на процесс макроэволюции свои ограничения.

Поэтому макроэволюционный процесс достигает своего оптимума при чередовании обоих способов увеличения геномов, которые дополняют друг друга во имя получения наиболее выгодного уровня дупликаций. Руководствуясь этими соображениями, Оно утверждает, что предки рептилий, птиц и млекопитающих по крайней мере однажды на протяжении своей истории должны были пройти этап тетраплоидной эволюции на стадии либо рыб, либо амфибий.

По достижении предками амниот уровня организации рептилий путь дальнейшей полиплоидией эволюции оказался закрытым. Дело в том, что, начиная с рептилий, у амниот формируется высокоспециализированный механизм определения пола, который делает невозможным половое размножение полиплоидных индивидов. С этой стадии эволюции позвоночных увеличение генома могло продолжаться только путем тандемных дупликаций генов. Но и их чрезмерному "размножению" стал противодействовать естественный отбор. Этим объясняется тот факт, что размеры генома в общем стабилизировались на стадии рептилий. Данное соображение подтверждается сходством размеров генома у потомков группы Diapsida: у змей и ящериц он колеблется в пределах от 60 до 67%, а у птиц - от 44 до 59% от размера генома плацентарных млекопитающих. Класс млекопитающих также отличается единообразием размеров генома, будь то однопроходные, сумчатые или плацентарные. Подводя итог этому сравнительному анализу геномов в пределах позвоночных и учитывая тот факт, что тандемные дупликаций эволюционно малоперспективны, Оно делает окончательное заключение, что "великий эксперимент природы с дупликациями генов прекратился на стадии рептилий" [Оно. С. 205], т. е. в самом конце палеозоя. Становление и адаптивная радиация плацентарных млекопитающих, при которых появление новых локусов путем тандемных дупликаций почти не происходило, заставили Оно признать, что на некоторых этапах макроэволюция может идти и без заметных количественных изменений генома - только за счет запаса дублицированных генов, накопленного ранее. Более того, видообразование в этой группе могло осуществляться путем выпадения "ненужных" генов (их "делеции", или "умолкания").

Такова макроэволюционная концепция Оно. Какой же оценки она заслуживает? Отношение к ней сторонников синтетической теории, как правило, отрицательное. Не вызывает сомнений, что Майр [1974], раскритиковавший гипотезы нейтральной эволюции Кимуры, Кинга и Джукса, попытался бы развенчать и родственную им концепцию Оно. Подобно Майру, Завадский (устное сообщение) считал эволюционные концепции, основанные на идее нейтральных мутаций, недарвиновскими. И тем не менее книгу Оно он отнес к сенсационным событиям.

Нам представляется, что для правильной оценки концепции Оно нужно прежде всего учитывать два обстоятельства. Заключительный раздел книги имеет многозначительный заголовок: "Эволюционный механизм, способный предвидеть потребности будущего". Рассматривая особенности организации предков человека и, в частности, формирование иммунной системы, автор видит зачаток такого

механизма в приобретении отдельными аллелями этой системы высокой специфичности в результате накопления допустимых мутаций. От иммунной системы Оно переходит к рассмотрению роли любого гена, претерпевающего мутации в избыточных копиях, ненужные в данный момент, но могущие оказаться полезными в будущем при иных обстоятельствах. Попутно Оно высказывает весьма плодотворную мысль о накоплении и действии таких мутантных цистронов в поколениях соматических (т. е. дифференцированных) клеток, вероятно, имея в виду, что именно соматические клетки формируют новые органы и структуры. Справедливость такого предположения следует из признания Оно, что подобный механизм как раз и мог отделить позвоночных от беспозвоночных, млекопитающих и даже человека от остальных позвоночных. С чем, как не с явлением преадаптации, трактуемом на молекулярно-генетическом уровне, мы имеем дело здесь и в гипотезе дубликаций генов в целом?! Но, как мы видели, явление преадаптации после Симпсона было признано современными дарвинистами и прочно включено в синтетическую теорию.

И второе обстоятельство. Наряду с трактовкой отбора как "неусыпного стража-хранителя" структуры гена Оно, судя по всему содержанию книги, не мыслит реализации новых функций генов без их оценки отбором при изменившихся условиях жизни. Кроме того, дубликация генов часто оказывается полезной организму сама по себе, поскольку в случае потребности в большем -количестве какого-либо генного продукта наличие множества копий соответствующего гена обеспечивает увеличение его синтезирующей способности. Мы видели также, что в ряде случаев Оно признает контроль со стороны отбора и самого процесса дубликаций. Так, именно естественный отбор, по его мнению, воспрепятствовал чрезмерному увеличению числа тандемных дубликаций у Amniota. Создается впечатление, что вопреки собственным односторонним оценкам естественного отбора как исключительно охранительного фактора Оно, несомненно, признает и его роль в закреплении возникающих изменений.

Гипотеза Оно о роли дубликаций в эволюции получила в последующие годы убедительное подтверждение в целом ряде областей молекулярно-генетических исследований. Прежде всего следует указать на многочисленные достоверно зарегистрированные случаи приобретения новых функций белком, кодируемым одной из мутантных копий дублицированного гена. В этой связи обрела прочное обоснование идея о том, что радикальная смена функций у белка, особенно если она происходит после дубликаций соответствующего гена, может служить важным добавочным механизмом обогащения набора генов наряду с постепенными градуалистическими изменениями их свойств [см.: Антонов, 1983]. Утвердилось представление, что целые классы генов (в том числе так называемые химерные) возникли от одного или немногих предковых генов за счет дубликаций или амплификации и что дубликации генов прямо способствуют их адаптации. Роль амплификации генов в быстрой реорганизации генома подтвердила в многолетних исследованиях на кукурузе Б. Мак-Клинтон [McClintock, 1978].

Прямым развитием концепции Оно можно считать установление явления магнификации генов при генетическом стрессе и их постепенное (в течение пяти-семи поколений) наследование по типу, отличному от фиксации обычных мутаций. Наконец, механизм дупликации и амплификации оказался источником формирования целого класса так называемых подвижных (мобильных) генетических элементов, определяющих нестабильность генома и обеспечивающих, в отличие от мутаций классической генетики, резкое ускорение темпов эволюции [Хесин, 1980, 1981, 1984; Ко-рочкин, 1983; Голубовский, 1982, 1985а, в]. Р. Б. Хесин назвал дупликацию генов "столбовым путем эволюции геномов" [Хесин, 1984. С. 73].

Новейшие исследования на растениях, беспозвоночных, а также на рыбах и амфибиях в равной мере подтвердили важнейшую роль дупликации генов в макроэволюции этих групп путем полиплоидизации.

Л. И. Корочкин [1985], проанализировав большой литературный материал, пришел, однако, к заключению, что в пределах эукариот не обнаруживается какой-либо четкой закономерности в направлении изменений размеров генома в ходе эволюции (фактически в пределах каждого крупного таксона этот показатель обнаруживает большой разброс), а в классе рыб происходило даже уменьшение количества ДНК. Нет такой закономерности и в изменениях структуры генома.

Так или иначе, исследования Оно и его макроэволюционная концепция имели важные последствия. Они привлекли внимание специалистов к избыточности генетического материала и поставили проблему ее эволюционного значения. Эти исследования оказались в числе тех новаторских работ, которые открыли совершенно новую эпоху в познании движущих сил и механизмов макроэволюционных процессов - эпоху "отторжения" классической популяционной генетики и стремительного проникновения в эволюционную теорию молекулярной биохимической генетики с ее поразительными сюрпризами.

Новейшие представления о генетике видообразования и макроэволюции

Можно считать, вероятно, общепризнанным, что любое эволюционное изменение имеет отправной точкой изменение генетическое. Почти ни у кого не вызывает также сомнений, что первоисточником макроэволюционных превращений оказываются события молекулярно-генетического уровня. С некоторых пор исследования, анализирующие эти события в историческом аспекте оформились в отдельные стремительно развивающиеся области биохимии и генетики, такие, как молекулярная эволюция или эволюция генома. Само собой встал вопрос, как эволюция на молекулярно-генетическом уровне соотносится с обычной биологической эволюцией эукариотного мира, описываемой в терминах морфологии и анатомии. А возник этот вопрос потому, что как раз соответствие между эволюционными процессами на названных уровнях не обнаружилось.

Поскольку морфологическая эволюция все же чаще всего связана с видообразованием, а видообразование - с установлением репродуктивной изоляции, изучение генетики этих феноменов имеет самое непосредственное отношение к теории макроэволюции. Между тем колоссальный и все увеличивающийся фактический материал наглядно продемонстрировал, что все попытки выяснить, какие именно генетические изменения и в каком количестве необходимы для видообразования, до сих пор не привели к какой-либо единой схеме. Обнаружилось, что в одних случаях и у одних групп организмов для этого нужны геномные мутации, в других - хромосомные перестройки, в третьих - достаточно изменений всего нескольких генов. Скорее всего, генетические процессы, сопутствующие видообразованию у разных организмов, обладают значительной спецификой и какие-либо обобщения принципиально невозможны. Неудивительно поэтому, что генетика видообразования все еще остается нетронутой целиной и, по выражению Буша [Bush, 1975], составляет "науку ad hoc". Однако кое-какие общие ориентиры уже имеются. Одни из них можно считать более или менее достоверными положениями, другие - рабочими гипотезами. Рассматривая ниже самые существенные открытия, мы постараемся показать, какой из теорий - синтетической или прерывистого равновесия - они больше соответствуют.

К числу прочно обоснованных положений относится идея Бриттена и Дэвидсона [Britten, Davidson, 1969, 1971] о зависимости макроэволюции исключительно от мутаций регуляторных генов в отличие от микроэволюции, вызываемой мутациями структурных генов. Основная заслуга в экспериментальном доказательстве этого положения принадлежит Вилсону и его сотрудникам. Выше уже рассматривалась его эпохальная работа [King, Wilson, 1975], выявившая высокую степень сходства в строении белков человека и шимпанзе. Наряду с некоторыми другими исследованиями она убедительно показала, что морфологическая эволюция отнюдь не связана с заменой нуклеотидов в структурных генах, на что в основном ориентировалась популяционно-генетическая модель синтетической теории.

Независимость морфологической эволюции от эволюции структурных генов выявилась в гипотезе "молекулярных часов". Основная идея таких "часов" была высказана Э. Марголиашем [Margoliash, 1963], а затем разработана Дикерсоном [Dicherson, 1971] и Вилсоном с сотр. [Wilson, Carson, White, 1977]. Проанализировав аминокислотные последовательности нескольких белков с вполне сложившимися функциями у большого числа видов разной степени родства, исследователи установили с большой долей вероятности, что замены аминокислот, а следовательно, и нуклеотидов кодирующих их генов на протяжении длительного времени происходили с относительно постоянной скоростью, подобно тому как идет распад радиоактивных атомов. Отсюда было сделано заключение, что скорость замен подобна часовому механизму и позволяет измерять время, прошедшее с момента дивергенции любых двух видов. Это можно сделать совершенно точно, если поставить "часы" по нескольким надежно датированным ископаемым видам.

Значит, молекулярные часы свидетельствуют о полной равномерности возникновения точковых мутаций структурных генов, чего отнюдь нельзя сказать о морфологической эволюции. Правильнее считать, что несоответствие скоростей молекулярной и морфологической эволюции - обычное явление. Так, скорость эволюции млекопитающих на уровне организмов примерно в 10 раз выше, чем скорость эволюции бесхвостых амфибий, тогда как скорости, с которыми в обеих группах накапливаются точковые мутации, примерно одинаковы. Молекулярные часы лягушек показывают то же время, что и гомологичные часы млекопитающих. Подобные факты говорят об одном: морфологическая эволюция не зависит от мутаций структурных генов.

Из этого открытия следует, что в эволюции эукариотных организмов исключительная роль принадлежит регуляторным генам, не кодирующим белков, но контролирующим работу структурных генов. С этой ролью хорошо согласуется то обстоятельство, что у эукариотных организмов из регуляторных генов состоит большая часть генома. Полезно тут же напомнить, что действие этой категории генов еще очень слабо изучено и что основные исследования по молекулярной эволюции относятся к структурным генам.

Суммируя все эти данные, Вилсон с сотр. [Wilson, Maxon, Sarich, 1974; Wilson et al., 1977в] высказал убеждение, что существует два типа молекулярной эволюции. Один тип - это процесс эволюции белков, который протекает примерно с одинаковой скоростью у всех видов. Другой тип - процесс, скорость которого варьирует в широких пределах и который ответствен за изменения морфологии и образа жизни на видовом и надвидовом уровнях. В основе его лежат эволюционные изменения регуляторных систем. О всеобщем согласии с таким заключением, пожалуй, всего красноречивее говорит следующее признание Майра: "Тот факт, что макромолекулы наиболее важных структурных генов остаются столь сходными от бактерий до высших организмов, можно понять гораздо лучше, если мы припишем регуляторным генам основную роль в эволюции... Придет день, когда значительную часть генетики популяций придется переписать в терминах взаимодействия между регуляторными и структурными генами" [Майр, 1974. С. 205].

Рис. 27. Молекулярные часы эволюции на примере генов 11 пар видов млекопитающих
На оси абсцисс - время дивергенции таксона данной пары. Неопределенность в оценке времени дивергенции обозначена барами [Вилсон, 1985]

Но каким образом эволюция регуляторных систем может совершаться независимо от замены нуклеотидов в структурных генах? По этому поводу Вилсон и его соавторы выдвинули гипотезу, что морфологическая эволюция происходит главным образом за счет "перераспределения генов", т. е. перегруппировки последовательностей ДНК и обмена ими между членами популяции [Dover, 1980; Дулиттл, 1986; Флейвелл, 1986]. Явление перераспределения генов складывается из многих и

разнообразных процессов, последовательность которых пока не поддается анализу. Полагают, что наблюдаемые при этом хромосомные перестройки или изменения в числе самих хромосом являются всего лишь внешним выражением этих процессов, но они обладают тем преимуществом, что их намного легче изучать.

Предпринимались попытки [Wilson et al., 1975] выяснить зависимость между хромосомными изменениями и морфологической эволюцией путем сравнения скоростей кариотипических и морфологических изменений у разных классов позвоночных. Оказалось, что скорость изменения числа хромосом у плацентарных млекопитающих в 10-20 раз выше скорости изменения этого показателя у морфологически более консервативных рептилий, амфибий и рыб. Это позволило вывести некую общую закономерность, согласно которой скорость изменения хромосом коррелирует со скоростью морфологической эволюции и видообразования. Было высказано предположение, что именно эволюция хромосом является тем механизмом, который и влечет необходимую для видообразования перестройку генома внутри дема [Bushel al., 1977; White, 1979; Stanley, 1979; Gould, 1982a]. В то же время есть и прямо противоположные суждения, что хромосомные перестройки, приводящие к репродуктивной изоляции, могут быть всего лишь побочным продуктом скачкообразной перестройки генома [Dover, Doolittle, 1980].

В последнее время все большее число исследователей утверждает в мысли, что в морфологической эволюции и видообразовании решающее значение имеют гораздо более тонкие механизмы перестройки генома, чем геномные мутации или хромосомные перестройки [Engels 1981; Корочкин, 1984, 1985a; Миклош, 1986]. Предполагается, что далеко не последнюю роль, как мы увидим дальше, играют в этих процессах мобильные генетические элементы и изменения регуляторных генов могут контролироваться сателлитной ДНК [White, 1979]. Как видим, процессы видообразования связываются разными авторами с многочисленными и разнообразными типами мутаций и перестройки генома. Общая ситуация в современной эволюционной генетике характеризуется тем, что "мы освободились от концепции эволюции путем... постепенного замещения нуклеотидов и вынуждены искать механизмы эволюции на уровне организации генов и их экспрессии в процессе онтогенеза..." [Рэфф, Кофмен, 1986. С. 74].

Как правило, с изменениями в регуляторной системе генома связывают быстрые и резкие морфологические преобразования. Мы уже говорили, что мутации регуляторных генов, в том числе гомеозисные, а также хромосомные перестройки рассматривают теперь как генетический эквивалент системных мутаций Гольдшмидта. Системные же мутации, о которых сейчас особенно много пишут, как раз тем и отличаются, что перестраивают работу генома скачком.

Гипотезе о роли регуляторных генов противостоит в известной мере альтернативная идея полигенной детерминации морфологических признаков [Wright, 1978; Lande, 1980; и др.]. Ее сторонники считают, однако, что одновременное изменение частот многих генов с малым плейотропным эффектом

позволяет локусам "компенсационного действия" ослаблять выражение вредных проявлений макромутаций.

С начала 70-х годов ведущее место в разработке молекулярно-генетических основ видообразования и макроэволюции заняли советские исследователи. Наиболее радикальный вклад в познание механизмов видовой и надвидовой эволюции внесли, как нам представляется, Ю. П. Алтухов и Ю. Г. Рычков [1972; Алтухов, 1974, 1983 и позднее].

Эти авторы также полностью разделяют общий взгляд о двойственности в структурно-функциональной организации генома у высших организмов, но при этом распространяют принцип двойственности и на уровень структурных генов. По данным их исследований, в каждой популяции обследованных видов наряду с полиморфными белками-маркерами соответствующих генов всегда обнаруживаются и мономорфные, инвариантные белки. При всей необозримости наследственного полиморфизма в популяциях на долю полиморфной части генома приходится примерно одна треть всех изученных локусов. Остальные две трети не обнаруживают изменчивости, не позволяют судить о генетической дивергенции популяций и по этой причине не рассматриваются в рамках традиционных методов популяционно-генетических исследований. Эта мономорфная часть генома ответственна за видоспецифические признаки, отличающиеся высокой степенью константности. Алтухов и Рычков [1972. С. 288] определяют генетический мономорфизм как "отсутствие изменчивости заведомо наследуемого признака на всем видовом ареале или наличие в нем качественно отличающихся вариантов с частотой, не превышающей вероятность повторного мутирования". В противоположность этому генетический полиморфизм такой специфичностью не обладает, и одни и те же аллели представлены у разных, нередко далеких видов. Таким образом, мономорфная часть генома кодирует сугубо видоспецифические белки, ответственные за развитие видовых признаков.

Благодаря мономорфизму виды по всем признакам столь же дискретны и уникальны, сколь и генотипы разных особей. Поскольку каждая особь обладает всеми инвариантными свойствами вида, виды адекватны не популяциям, а отдельным особям, причем проблема идентификации видов решается одинаково применительно к бисексуальным и однополым формам. Авторы отмечают также, что видовые признаки ведут себя как "целостные генетические единицы". Когда удается сопоставить редкие межвидовые гибриды или виды гибридного происхождения с родительскими видами, то видовые признаки гибридов обнаруживают простое суммирование родительских типов, либо даже отношение доминантности - рецессивности.

Исследования Алтухова и Рычкова свидетельствуют об универсальности генетического мономорфизма в природе. В этом авторы имели возможность убедиться, изучая массовый материал по многим видам рыб и просматривая многочисленные литературные данные, относящиеся к моллюскам, насекомым, амфибиям, рептилиям, птицам и млекопитающим.

Из факта двойственности в организации генома, подтвержденного в недавних публикациях Алтухова [1983, 1985], логично выводится и механизм видообразования. Согласно гипотезе этих авторов [Алтухов, Рычков, 1972; Алтухов, 1974], в основе происхождения видов лежат преобразования мономорфных признаков. Совершаются же эти преобразования не постепенно и не на популяционном уровне, а резким скачком в результате качественной реорганизации мономорфной части генома. Фактически инициирующим генетическим событием выступает системная мутация, затрагивающая одновременно большое число генов и связанная с тандемными дупликациями, полиплоидией и другими изменениями. Предположение об участии в реорганизации большого числа генов находит подтверждение в том, что мономорфные белки как жизненно особо важные кодируются множественными генами. Важнейший биологический смысл резких генетических перестроек авторы видят в том, что они скачком переводят все или значительную часть генов генома в константно-гетерозиготное состояние и, следовательно, обеспечивают особым преимуществом качественно иного адаптированного уровня, избавляя популяцию будущего вида от груза менее приспособленных генотипов.

В силу указанных особенностей видообразование может быть представлено лишь как единичное событие, сопряженное с репродуктивной изоляцией отдельных особей, испытывающих превращение. С этой точки зрения - и, по нашему мнению, только так можно допустить, что пути возникновения видов, как утверждают авторы, оказываются "однозначными, безотносительно к системе размножения, как для растений, так и для животных" [Алтухов, Рычков, 1972. С. 297]. Вместе с тем совершенно ясно, что сами генетические механизмы преобразования мономорфных признаков, лежащие в основе видообразования и макроэволюции, в разных систематических группах различны. Они вообще отличаются большим разнообразием, чего наши авторы, по-видимому, вовсе не собираются отрицать.

Важно отметить, наконец, что, помимо трактовки видообразовательного акта как резкого скачка, Алтухов и Рычков сближаются с пунктуализмом и в понимании характера самого эволюционного развития. От идеи двойственности в организации генетического материала они переходят к представлению о неоднородности эволюционного процесса, в котором периоды "видовой трансформации через системные реорганизации генома" чередуются с "периодами длительной стабильности видов" [Там же С. 297].

С аналогичной гипотезой видообразования, но только позднее выступил Карсон [Carson, 1975]. По его взглядам, геномы организмов бисексуальных видов состоят из двух чередующихся генетических систем. Одна из них - "открытая" - построена из свободно расщепляющихся аллелей, способных заменяться под действием отбора. Эта система обеспечивает различные формы внутривидовой изменчивости и существенно не влияет на жизнеспособность особей. Другая - "закрытая" - представлена коадаптированными блоками генов ("супергенов"), нечувствительных к естественному

отбору. Супергены⁶⁷ чрезвычайно консервативны, они не разделяются при кроссинговере и сохраняют свою целостность благодаря сильным эпистатическим взаимодействиям. От системы супергенов в столь огромной степени зависит приспособленность, что отбор не допускает ни малейшей их перестройки. Карсон считает, что процесс замены аллелей не способен затронуть закрытую систему и она может перейти к новой закрытой системе только вследствие ряда радикальных и катастрофических по масштабу генетических событий. При этом происходит "неожиданная вынужденная реорганизация эпистатических супергенов закрытой системы изменчивости" [Ibid. P. 88]. Ее запускает в ход уже описанный выше демографический цикл, включающий быструю экспансию и последующее резкое сокращение популяции. "Я предполагаю,- заключает Карсон,- что этот цикл дезорганизации и реорганизации следует рассматривать как сущность процесса видообразования" [Ibid.]. В целом Карсон считает, как мы видели, что начало новому виду дают немногие или даже одна особь-основательница.

В 60-х годах цитогенетиками было обращено внимание на ту часть генетического материала, которая не кодирует белки. Ее стали называть по-разному - сателлитная, "эгоистическая", "сорная" или "бросовая" ДНК и т. п. Эта инертная и более простая по строению часть ДНК, состоящая преимущественно из совокупности высокоповторяющихся последовательностей, объединена в блоки, называемые гетерохроматином⁶⁸. Не участвуя в биосинтезе непосредственно, гетерохроматин способен инактивировать соседние структурные гены и тем самым контролировать время появления в клетке тех или иных генных продуктов.

М. Е. Лобашев [1967] назвал совокупность всех наследственных факторов ядра нуклеотипом, а совокупность всех ДНК и РНК носителей цитоплазмы - цитотипом. Для упорядочения целого ряда данных цитогенетики и молекулярной генетики С. Браун [Brown, 1966] разделил гетерохроматин на конститутивный и факультативный. Это деление генетической системы на два структурные компонента, приложимое к любому виду эукариотных организмов, приняли Р. Б. Хесин [1980, 1984] и М. Д. Голубовский [1985а, в]. Последний разработал новое представление о структурно-функциональной организации генов и формах изменчивости.

Согласно системе Голубовского, облигатный (конститутивный) компонент (ОК) ядра представлен совокупностью генов, локализованных в хромосомах, а ОК цитоплазмы - генами органелл.

Факультативный компонент (ФК) составляют внутривхромосомные и внехромосомные элементы нуклеотида, представленные многими фракциями. В числе первых элементов следует прежде всего назвать высокоповторяющиеся фракции сателлитной ДНК и умеренно повторяющиеся последовательности, к которым относятся различные семейства мобильных генетических элементов (МГЭ). В общем в ФК генов входят последовательности ДНК, количество и локализация которых в нуклеотипе и цитотипе могут свободно варьировать у разных особей одного вида и даже в разных

клетках одного организма. ОК можно назвать структурной памятью генотипа, а ФК - его динамической, или оперативной памятью.

Самое интересное - это взаимодействие ОК и ФК, постоянная и относительно свободная миграция генетических элементов между ними. Как они осуществляются?

Переход ОК в ФК может происходить в процессе амплификации генов, в том числе путем их захвата ретровирусами. Примером обратного перехода ФК в ОК могут служить так называемые инсерционные мутации - продукт внедрения самых разных элементов ФК, способных к взаимопревращениям. Голубовский особенно акцентирует внимание на вирусах (ретровирусах), которые, как многие полагают, способны выступать не только в роли усилителя мутационного процесса, но также в качестве доноров и переносчиков мобильных генетических элементов, осуществляющих генетический обмен между разными видами (так называемый горизонтальный перенос генов).

Рассмотрев все эти переходы, Голубовский [1978] высказал принципиально важное предположение, что взаимодействие ОК и ФК служит "основным источником наследственных изменений в природе". В дальнейшем [Голубовский, 1983, 1985а, в] он выделил три формы наследственной изменчивости: мутационную, вариационную и динамическую. Первые две связаны с изменением структурных компонентов генома, третья - с особыми регуляторными механизмами его оперативной памяти. Все три формы изменчивости изучались автором на природных популяциях *Drosophila melanogaster* в течение 20 лет.

Обычная мутационная изменчивость, общепринятая в классической генетике, непосредственно затрагивает ОК. Это лишь часть существующей в природе изменчивости и далеко не самая важная. Со структурными особенностями ФК связана специфическая форма изменчивости, которую Голубовский предлагает именовать вариационной. Он подчеркивает, что эта форма изменчивости возникает при таких изменениях абиотической, биотической или генетической среды, при которых обычные мутации наблюдаются редко. Соответствующие взаимодействия среды и двух компонентов генотипа он изображает в виде следующей схемы.

Рис. 28. Схема взаимодействия среды и двух компонентов генотипа [Голубовский, 1985]

На ней толщина стрелок передает степень влияния одного члена триады на другой.

В классической генетике связь среды и ОК принимается, как правило, за единственную или ведущую форму наследственной изменчивости. Обнаруженные новые связи - среда и ФК, и ФК и ОК - отражают более мощные потоки, приводящие к наследственным изменениям, доминирующим в природной обстановке [Golubovsky, 1980]. В свете данного открытия проясняется весьма существенное для генетики и эволюционной теории обстоятельство: изменения, получаемые у

лабораторных животных с помощью искусственных мутагенов, могут сильно отличаться от изменений, наблюдаемых в естественных популяциях⁶⁹.

Причинами вариаций Голубовский вслед за Ю. Я. Керкисом [1940] считает нарушения внутриклеточного метаболизма и физиологического гомеостаза, непосредственно сказывающиеся на ФК, т. е. отнюдь не мутационные факторы. Вариации могут никак не отражаться на генотипе или фенотипе, а могут приводить к наследственным физиолого-генетическим изменениям, вызывать инсерционные мутации и генетическую нестабильность и давать, например, изменения, наследуемые по типу длительных модификаций.

В вариационной изменчивости особенно важен количественный состав ФК, процентное отношение его фракций к ОК, которое у разных видов нередко поддерживается на постоянном уровне. В случае генетических стрессов, когда активность генов в ФК повышается, происходит магнификация генов и возрастает вероятность включения их дополнительных копий в ОК. Вначале магнифицированные копии генов наследуются в половых клетках нестабильно. Если стрессовое давление снимается, происходит быстрая реверсия к норме. Система как бы проверяет, насколько серьезны и регулярны неблагоприятные факторы. Но, если они действуют долго (более пяти-семи поколений), происходит стабильное включение магнифицированных копий в состав ОК. Голубовский подчеркивает, что данный процесс носит направленный и определенный характер, захватывая сразу большое число особей, чем принципиально отличается от мутаций.

Наконец, под динамической, или эпигенетической, изменчивостью Голубовский понимает наследуемые изменения генной активности (в отличие от мутаций, изменяющих структуру генетического материала). Прототипом динамической формы хранения и передачи информации послужила предложенная Моно и Жакобом [1964] простая модель, состоящая из двух оперонов, циклически связанных друг с другом таким образом, что система может работать в двух режимах. На основе этой модели Р. Н. Чураевым [1975] была создана концепция об единицах динамической памяти - эпигенах, представляющих собой циклическую систему из двух или нескольких генов, имеющих не менее двух режимов функционирования, сохраняемых в ряду клеточных поколений. Выбор режима функционирования зависит от регуляторных молекул (белка или РНК), циркулирующих между ядром и цитоплазмой.

Вариационная и динамическая формы изменчивости отличаются от мутационной тем, что порождаемые ими изменения могут быть массовыми и определенными, наследуемыми не по законам Менделя, и их легко индуцировать обычными факторами среды (например, температурой).

Представляется оправданным видеть в реализации этих форм изменчивости механизм, позволяющий подвести научную основу под законы наследования Ламарка⁷⁰.

Подытоживая результаты собственных исследований и опираясь на многочисленные данные других авторов, Голубовский имеет полное основание утверждать, что "организация генотипа эукариотов как

системы взаимодействующих между собой информационных макромолекул, деление наследственной памяти на постоянную и оперативную, воплощенную в виде ОК и ФК, наконец, динамический способ кодирования, хранения и передача наследственной информации - все это обеспечивает такие разнообразные формы и пути наследственной изменчивости и эволюции генотипа, которые не знала или не допускала классическая генетика и основанная на ней синтетическая теория эволюции" [Голубовский, 1985в. С. 337].

Настоящую революцию в молекулярной генетике произвело открытие мобильных генетических элементов (МГЭ), подтвердившее существовавшие соображения о непостоянстве генома. Открытие это было сделано в 1978 г. на дрозофиле и млекопитающих в Институте молекулярной биологии АН СССР в лаборатории Г. П. Георгиева и одновременно в США группой исследователей во главе с Г. Хоггнесом на дрозофиле [Plyin et al., 1978; Finnegan et al., 1978]. Аналогичное открытие в том же году опубликовала Мак-Клинток [McClintock, 1978]. Первоначально в геноме исследованных групп был обнаружен один тип мобильных диспергированных генов. В настоящее время открыто уже около 20 семейств таких генов, которые у дрозофилы и млекопитающих составляют от 10 до 20% их геномов [Rubin et al., 1982, 1983; Bender et al., 1983; O'Hare et al., 1983; Захаров, Юрченко, 1985; Ильин и др., 1985].

Эти вирусоподобные МГЭ, получившие обиходное название "прыгающих генов", способны свободно перемещаться по ДНК и встраиваться в различные ее участки. Они могут, в частности, вторгаться в блоки сателлитной ДНК, захватывать их отдельные фрагменты и переносить в другие участки генома. Неудивительно, что новейшие гипотезы видообразования, в особенности создаваемые генетиками, не обходятся без участия МГЭ. Не имея возможности их специально рассматривать, ограничимся упоминанием только некоторых гипотез, предложенных советскими исследователями, которым принадлежит в этом отношении ведущая роль.

Тот же Голубовский, развивающий представление о превращении вирусов и симбиотических микроорганизмов в МГЭ и одобряющий идею горизонтального переноса генов между разными видами, отмечает, что транспозиции МГЭ происходят еще до мейоза и поэтому в потомстве отдельных особей сразу возникает пучок мутантов, что резко повышает шансы их размножения в природе. По личным наблюдениям Голубовского на дрозофиле, вспышки мутаций затрагивают практически одновременно множество географически удаленных популяций, т. е. носят массовый и определенный характер.

Соображения о спонтанном видообразовании с участием прыгающих генов получили полную поддержку и развитие в работах Р. Б. Хесина, Л. И. Корочкина, Т. И. Герасимовой и многих зарубежных исследователей.

Работами Т. И. Герасимовой с сотр. [1984а, в; Герасимова, 1985] на дрозофиле было подтверждено, что мобильные элементы являются одним из главных источников спонтанного мутагенеза,

приводящего к скачкообразным превращениям генома, названным автором "транспозиционными взрывами"⁷¹. Лежащий в основе активации МГЭ гибридный дисгенез наблюдается в природе на границах ареалов разных популяций дрозофилы [Thompson, Woodruff, 1978]. Транспозиционные взрывы связаны с множественными перемещениями МГЭ, осуществляющимися одновременно в одних и тех же герминативных клетках нестабильных линий. В результате "взрывов" возникают особи, сильно отличающиеся от своих родителей сразу по большому числу признаков и оказывающиеся репродуктивно изолированными. Поскольку транспозиции происходят на премейотической стадии, измененные организмы появляются пучками. В случае образования селективно нейтральных аллелей, а тем более обладающих селективным преимуществом эти организмы получают быстрое распространение в природных популяциях. Соображения Герасимовой, таким образом, полностью совпадают с выводами Голубовского.

Их всецело разделяет также Л. И. Корочкин [1984, 1985а, в; Корочкин, Ивановский, 1983], считающий, что в пользу сальтационистского пути эволюции (при котором новый вид или род рождается в одном поколении от "счастливых монстров") свидетельствуют экспериментальные данные не только молекулярной биологии, но и морфологии. Он прямо указывает, что такой механизм совместим лишь с гипотезой прерывистого равновесия [Корочкин, 1984. С.81].

Общую схему взрывного видообразования и триадической структуры генома Корочкин дополняет интересной гипотезой об эволюции как смене программ индивидуального развития, преформированных в геноме или, точнее, в сателлитной ДНК. Записанные в ней несколько вариантов морфогенеза, возможные в рамках данного молекулярного "архетипа", реализуются по мере устранения из генетического материала каких-то "тормозящих" элементов. Иными словами, морфологическая эволюция связана (в отличие от того, что утверждает Оно) с утратой генетической избыточности и обеднением генома, неизбежных при его реорганизации с помощью прыгающих генов. Это и придает ей закономерный, направленный и имманентный характер. Корочкин признает, что подобная трактовка эволюции, когда ничего подлинно нового не возникает, а происходит только развертывание предсуществующего, означает перевод на молекулярный язык гипотезы, в общей форме высказанной в начале нашего века Лотси и Бэтсоном [Там же. С. 79].

И еще один интересный аспект гипотезы, согласующийся с позицией палеонтологов-пунктуалистов. Развертывание генетических программ может иметь следствием не только успешную филетическую макроэволюцию органических типов (без вымирания), но и вымирание значительных групп организмов из-за неблагоприятного изменения структуры генома. В некоторые критические периоды истории биоты, когда в силу неизвестных причин увеличивались активность мобильных элементов и частота появления "монстров", вымирание групп выливалось в вымирание целых фаун и флор ("катастрофы" Кювье). В такой ситуации новые виды легко находили пригодные для себя экологические ниши, высвободившиеся после массовой гибели видов-предшественников.

* * *

Подведем теперь некоторые итоги. Проанализировав новейшие гипотезы по генетике видообразования и макроэволюции, мы обнаружили их совпадение с главным постулатом теории прерывистого равновесия о скачкообразности эволюционных превращений. Соответственно они сходятся с пунктуализмом и в недвусмысленном отрицании постепенного видообразования на основе полиморфных популяций. Надо сказать, что, по всей вероятности, гипотезы, разработанные молекулярными генетиками, обладают даже большей силой доказательности, поскольку они опираются на более достоверный и солидный фактический материал.

Палеонтологические методы исследования, несмотря на их постоянное совершенствование, не могут и никогда не смогут точно определить протяженность скачка, отделяющего один вид от другого. Они в состоянии его только зафиксировать. Молекулярная генетика, вскрывающая интимный механизм видообразования, делает такое определение реальным, и, как мы видели, наиболее радикальные гипотезы сокращают длительность скачка до одного или нескольких поколений.

Проследив историю взаимоотношений палеонтологии и генетики с первых робких попыток из взаимного знакомства в 30-х годах, мы смогли убедиться, как, постепенно укрепляя сотрудничество, обе дисциплины достигли в наши дни столь органического партнерства в конструировании эволюционных концепций, что сплошь и рядом стали появляться совместные публикации палеонтологов и генетиков. В этом плодотворном союзе на более выигрышных позициях оказалось сальтационистское направление, которое повело наступление против градуализма новыми средствами и значительно преуспело в его дискредитации. В итоге обнаружилось, что если синтетическая теория и может претендовать на объяснение механизмов макроэволюции, то лишь в своих далеко не типичных вариантах и к тому же в весьма ограниченных масштабах.

В заключение следует специально остановиться на некоторых принципиальных моментах складывающейся модели макроэволюции. Попутно хотелось бы также высказать общие соображения о вероятной судьбе подвидовых (расовых) признаков.

Эволюция таксонов видового и надвидового уровня есть преимущественно следствие сдвигов, происходящих в соответствующих экосистемах и биосфере в целом. В отсутствие существенных перемен в физических характеристиках среды обитания саморегуляция биоценозов обеспечивает стабильность биотических условий, и любые случайные индивидуальные отклонения от сложившейся адаптивной нормы отменяются нормализующим отбором. В стабильных условиях среды биологические виды остаются постоянными в течение неограниченного времени.

Экосистема может быть выведена из равновесия внешними по отношению к ней причинами (космическими, геофизическими, геологическими и т. п.). Происходящие при этом изменения

биотических условий, носящие цепной характер, бросают "вызов" многочисленным видам, образующим эту экосистему. Последние должны его или принять, или погибнуть. Из всех способов ответа на вызов, предложенных к настоящему времени, более всего внушает доверие тот, что реализуется в феномене преадаптации.

Приняв изменения в экосистемах за первопричину макроэволюции, мы обнаруживаем логическую связь периодически повторяющихся крупных биотических кризисов и сходных событий меньшего масштаба с идеей прерывистого видообразования, выдвинутой современным пунктуализмом. Как мы смогли убедиться, эта идея получила подтверждение в открытиях молекулярной генетики. Перед нами показательный пример того, как одна менее достоверная гипотеза находит поддержку в другой, более достоверной.

Новые виды, возникающие в ответ на требования среды, формируются в результате превращения специфических видовых признаков, кодируемых мономорфной частью генома, но не путем перехода признаков внутривидовых подразделений в видовые. Новый комплект видовых признаков, независимо от того, возник ли он у единичных особей или у значительной части видовой популяции, сразу обеспечивает его носителям репродуктивную изоляцию и исключает возможность возвратных скрещиваний. Чтобы преобразованная группа особей смогла стать новым видом, необходимо занятие ею свободной адаптивной зоны.

Таким образом, ни возникновение особей-основательниц новых видов, ни распространение их потомков в популяции не происходит по законам популяционной генетики, которая к видовым признакам (разве что за исключением участвующих в скрещиваниях при межвидовой гибридизации) неприложима. Иными словами, новые видовые признаки могут распространяться благодаря дифференциальному размножению их носителей, победе в конкурентной борьбе, занятию свободной экологической ниши, но не через захват родительской популяции. Поэтому их нивелировки, неизбежной при возвратных скрещиваниях⁷², не наблюдается. Утрачивает также смысл выделение понятий аллопатрического и симпатрического видообразования.

Дивергентная макроэволюция могла осуществляться различными путями. Их специфика определялась систематической принадлежностью организмов, способами их размножения, величиной и положением исходной популяции и, по-видимому, даже в разные геологические эпохи в зависимости от масштабов и глубины планетарных событий новые таксоны возникли разными способами. Вероятно, чаще всего процесс макроэволюции, проявлявшийся в формировании устойчивых трендов, шел ступенчатым путем - через последовательные видообразовательные акты - с участием межвидового отбора как главного направляющего механизма. Это был путь суммирования результатов отдельных кладогенезов. Допустим и другой, более быстрый способ, при котором рождающийся новый вид сразу оказывался обладателем комплекса признаков, по которым систематики выделяют таксоны более высокого ранга (роды, семейства и т. д.). Второй способ

макроэволюции, по всей вероятности, был более характерным для переломных моментов истории органического мира.

Одним из препятствий к принятию идеи сальтационного возникновения видов считается отсутствие у макромутантов какой бы то ни было адаптации к новым условиям. Анализ разнообразного фактического материала привел нас к выводу, который частично снимает это затруднение, но может показаться несколько парадоксальным. По нашему мнению, признаки, характеризующие экологические или географические формы полиморфных видов существуют гораздо дольше самих видов и могут передаваться в неизменном состоянии от вида к виду. Данное заключение непосредственно вытекает из факта стабильности генетической структуры системы видовых популяций во времени и пространстве. В случае возникновения нового вида на основе массовой трансформации особей по всему видовому ареалу адаптивные комплексы признаков его подразделений непосредственно переходят к виду-потомку от предкового вида. В случае рождения вида от единичных макромутантов происходит восстановление исторически сложившегося полиморфизма на основе реализации имеющихся в генотипе каждой особи нескольких программ развития фенотипа, причем полиморфизм устанавливается в течение одного поколения.

По существу, к такому же выводу независимо от нас пришел недавно Б. М. Медников [1987]. Он указывает, что за широтой нормы реакции генотипов, проявляющейся в так называемой модификационной изменчивости, скрывается факт наличия у каждого организма нескольких программ индивидуального развития, из которых в данных конкретных условиях реализуется только одна. В случае длительного сохранения стабильных условий среды нереализованные программы развития утрачиваются. Но при перемене условий или попадании организма в новое местообитание происходит переход от одной дискретной адаптивной нормы к другой. Автор подчеркивает, что данный переход осуществляется обычно на протяжении одного поколения и на организменном уровне.

При переключении развития с одной адаптивной нормы на другую среда действует как сигнал, включающий или выключающий соответствующий механизм генома организма. Помимо этого, при попадании в новые условия индивиды способны к случайному поиску ответа методом проб и ошибок. Обе способности носят наследственный характер и возникли под действием отбора за длительный срок, охватывающий существование многих предковых видов.

Признание большей древности существующих адаптивных комплексов признаков по сравнению с возрастом соответствующих видов автоматически снимает дилемму Холдейна, поскольку предоставляет на селективные процессы огромные промежутки времени. Это же обстоятельство делает излишним привлечение гипотезы об эволюции на основе нейтральных мутаций. В то же время получает простое объяснение факт широкого распространения в природе всевозможных параллелизмов, в том числе наблюдаемых на генетическом уровне. Известно, что он остается камнем

преткновения для синтетической теории эволюции. Комплексы фенотипических признаков, которыми характеризуются внутривидовые группировки, как раз и оказываются основным материалом для возникновения гомологических рядов в наследственной изменчивости. Способен ли адаптивный комплекс внутривидовых подразделений стать материальной базой для формирования новых видов? Б. М. Медников отвечает на этот вопрос утвердительно. Нам же такая возможность представляется нереальной. Но это вовсе не означает, что наличие прочно сохраняющегося комплекса адаптивных признаков для видообразования лишено всякого значения. По-видимому, есть все основания полагать, что он облегчает участь нарождающегося вида, помогая ему вживаться в новую адаптивную зону.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. НУЖЕН ЛИ "НОВЫЙ СИНТЕЗ"?

Этот вопрос поставлен в повестку дня всем ходом развития эволюционной теории. Не первый год его задает себе любой критически мыслящий эволюционист. Разумеется, характер ответа на него зависит от позиции ученого, от того, как он оценивает синтетическую теорию и альтернативные гипотезы. Здесь существуют три точки зрения: в синтетическую теорию никаких принципиальных изменений вносить не нужно и ее необходимо всеми силами защищать от нападков идейных противников; эту теорию следует дополнить и расширить, но сохранить ее существо; синтетическую теорию необходимо заменить новой эволюционной моделью.

Показательно, что в современной кризисной ситуации представители дарвинизма уподобились витьязам на распутье. В их некогда единых рядах произошло расслоение. Одни предпочли двигаться в прежнем направлении и составили в синтетической теории консервативное крыло. В их числе, естественно, оказались сторонники прямой или скрытой редукции макроэволюции к микроэволюции. Не приняв идею самостоятельности движущих сил макроэволюции и ее разобщенности с микроэволюцией, они стали ратовать за необходимость сопряжения эволюционных моделей различных уровней, включая популяционно-видовой и надвидовой в качестве первоочередной задачи эволюционной теории.

Другая группа "синтетистов" стала двигаться разными путями навстречу новым открытиям. В рядах этих "новаторов" мы видим создателей гипотезы прерывистого равновесия и многих ведущих западных генетиков, начиная с Левонтина и Карсона. Даже наиболее умеренные представители эволюционного "модернизма" вынуждены признать, что генетическая изменчивость оказалась более сложным явлением и что новые данные о ней вместе с рядом других открытий необходимо включить в существующий синтез. В результате "при соответствующей модернизации и традиционные точки зрения, и конкурирующие с ними теории найдут свое место в рамках расширенного представления синтетической теории" [Стеббинс, Айала, 1985. С. 38].

Радикально настроенная группа эволюционистов, считающая синтетическую теорию совершенно несостоятельной и отжившей свой век, в основном представлена специалистами, которые никогда не были ее сторонниками. Они ратуют за замену этой теории складывающимся на наших глазах союзом молекулярно-генетических концепций с пунктуализмом и даже выносят мысль о необходимости нового синтеза в заголовки своих публикаций [Gould, 1980; Красилов, 1984]. Помимо западных ученых, в числе таких "радикалов" многие крупные советские генетики, взгляды которых были только что рассмотрены, и отчасти палеонтологи, зоологи и ботаники.

Какая же из трех точек зрения ближе к истине? Все, что было изложено в этой книге, позволяет ответить на этот вопрос достаточно определенно. На это есть тем большие основания, поскольку, как мы видели, проблему макроэволюции нельзя решать в отрыве от рассмотрения микроэволюции, составляющей фундамент синтетической теории. Уже сейчас, когда еще ряд альтернативных молекулярно-генетических гипотез ожидает окончательного подтверждения, можно констатировать, что имеющаяся совокупность данных, говорящих против основ синтетической теории, явно перевешивает противоположные свидетельства и аргументы. К тому же надо заметить, что последние получены в основном старыми, традиционными методами, не учитывающими требований современной генетики, в том числе и популяционной.

Как мы убедились, уровни микро- и макроэволюции, по-видимому, четко разграничены и происходящие на них процессы управляются совершенно различными факторами. Так были открыты новые способы кодирования, хранения и передачи наследственной изменчивости и новые формы самой изменчивости. Выяснилось, что в отличие от внутривидовых процессов видообразование и вся надвидовая эволюция основаны не на канонических мутациях, а на совершенно иных типах изменчивости, с которыми генетика до недавнего времени не сталкивалась. Была установлена буферная роль регуляторной генетической системы и стабилизирующего отбора по отношению к средовым воздействиям. Существенному пересмотру подверглась формообразующая роль естественного отбора. В большинстве современных концепций работа отбора внутри видов отрицается и его действие переносится, с одной стороны, на геномный, а с другой - на надвидовый и надвидовой уровни. Соответственно было показано, что те типы популяционно-генетических процессов, которые описываются синтетической теорией, прямого отношения к видообразованию и макроэволюции не имеют и должны уступить место изучению распространения носителей иных признаков.

В свете новых альтернативных концепций неизбежному пересмотру подвергаются природа, роль и место случайности в эволюционных изменениях и ее соотношение с необходимостью. В ряде таких концепций значение случайных процессов значительно возросло и они расширили сферу своей деятельности уже на уровне генома. Действительно, множественность генов, гомологичных по функции, с которой столкнулись молекулярные биологи и генетики, создает условия для их

независимой эволюции в пределах одного генома. Осознание этого факта означает признание, что геномы эволюционируют как динамические сообщества популяций организмов. На более высоком уровне обширным "царством" случайности пока что предстает вся "мистерия" видообразовательного скачка. Где оно заканчивается и где начинается "царство" необходимости, остается совершенно неясным.

В других гипотезах роль случайности, наоборот, резко сокращена или даже полностью вытеснена представлением о закономерных формообразовательных реакциях организмов или о последовательном разворачивании "преформированных" программ. Такие неопределенности и противоречия в понимании детерминации эволюционного процесса и, в частности роли в нем случайности при создавшихся обстоятельствах вполне естественны и могут быть оправданы. Они лишней раз свидетельствуют о коренной ломке понятий, переживаемой в настоящий момент эволюционной теорией.

Все изложенное указывает на то что "новый синтез" назрел. Стихийно он уже складывается на наших глазах. От прежней теории в него переходит в новой редакции концепция отбора, которая вместе с выводами молекулярной эволюционной генетики и палеонтологии составляет костяк новой модели макроэволюции.

Яркий представитель советской эволюционной мысли С. В. Мейен [1984] в одной из своих последних работ, посвященной будущему эволюционной теории, попытался дать общую оценку революционного и эволюционного путей развития науки. Признав важную роль научных революций, или смены научных парадигм, он тем не менее пришел к выводу, что аддитивное накопление научного знания представляется для науки наиболее продуктивным способом ее развития и соответственно на выработку такой стратегии исследований должна быть направлена общая методология науки. Преимущества подобного способа развития науки вполне понятны. При нем, как показывает исторический опыт, не происходит выпадения многих ценных наблюдений и обобщений, неизбежного в случае смены господствующей системы взглядов, прежние результаты не приносятся в жертву эгоистичности новых гипотез и в развитии знаний сохраняется необходимая преемственность. Говоря конкретно о судьбе синтетической теории, Мейен признает что под напором новых обобщений она рано или поздно претерпит существенные изменения, несмотря на все попытки сопротивления из престижных соображений. Но при этом он обращает внимание на то, как важно было бы позаботиться о сохранении всего в ней ценного, чтобы процесс внедрения новых идей не был "сменой парадигмы", а означал бы продолжение начавшегося полвека назад "нового синтеза". Важно не допустить и переименования теории.

Авторитет С. В. Мейена как одного из давних и талантливых критиков синтетической теории придает этим соображениям особый вес. Соглашаясь с ними по существу, мы все же в данном конкретном случае не можем их принять. Ошибки можно и нужно исправлять, но когда большинство постулатов

теории и сама теория в целом перестают соответствовать фактам или признаются годными для объяснения ограниченного круга явлений, такую теорию надо менять на новую с соответствующим новым названием. Иначе возникает риск отрыва от реальности.

Сохранение старого названия было бы равнозначным следующей ситуации. Допустим, что старый городской дворец после внутренней реконструкции заселен многочисленными семьями самых обычных людей и от первоначального облика дворца сохранился один фасад. Кого-то из его новых жильцов спрашивают на улице, где он живет, на что получают ответ: "Я живу в западной анфиладе дворца". С точки зрения топографической и исторической такой ответ, может быть, и совершенно точен, но в житейском смысле это настоящая дезинформация, ибо дворца как такового и его прежних анфилад уже не существует. Наука в данном случае сходна с обыденной жизнью и отлична от "консервирующих" наклонностей топонимики. Удержание старых названий ей противопоказано. После того как мы разъяснили нашу точку зрения на перспективы эволюционной теории, правомерно поставить вопрос и о будущем учения о макроэволюции, точнее, о его названии. Сохранится ли оно? Ответ на этот вопрос, как нам представляется, опять-таки всецело зависит от укрепления статуса новой эволюционной модели. Если гипотезы, которые в нее должны войти, будут окончательно подтверждены, деление эволюционного процесса на микро- и макроуровни само собой отпадет, поскольку учение о микроэволюции как таковое прекратит свое существование. Его нынешнее содержание будет отражать всего лишь популяционные процессы видовой адаптации. Тогда то, что мы сегодня именуем макроэволюцией, предстанет единым и неделимым процессом, начинающимся с видообразования, а в курсе новой эволюционной теории рядом с именем Дарвина будут стоять имена Кювье, Ламарка, де Фриза и Гольдшмидта. Кое-кто из ныне здравствующих творцов новой теории, вероятно, уже заслужил того, чтобы пополнить этот блистательный ряд, но пусть они не торопятся переходить в историю.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Д. А. Юрий Александрович Филипченко как генетик-эволюционист // Эволюционная генетика: (К 100-летию со дня рождения Ю. А. Филипченко). Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. С. 3-21.
- Алексеев А. С. Вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя // Природа. 1986. № 1. С. 57-60.
- Алешин А. И. Теоретико-познавательные аспекты идеи глобальной эволюции // О современном статусе идеи глобального эволюционизма: Преп. Ин-та философии АН СССР. М., 1986. С. 16-35.
- Алтухов Ю. П. О соотношении моно- и полиморфизма гемоглобинов в микроэволюции рыб // ДАН СССР. 1969. Т. 189, № 5. С. 1115-1117.
- Алтухов Ю. П. Генетика популяций рыб // Природа. 1971. № 3. С. 44-57.
- Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 245 с.

- Алтухов Ю. П. Биохимическая генетика популяций и эволюция // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1982. С. 89-112.
- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Алтухов Ю. П. Молекулярная эволюция популяций // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1985. С. 100-131.
- Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн общ биологии. 1970. Т. 31, № 5. С. 507-526.
- Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Там же. 1972. Т. 33, № 3. С. 281-300.
- Амалицкий В. П. О геологическом развитии организмов и земного рельефа. Варшава, 1896. 27 с.
- Антонов А. С. Генетические основы эволюционного процесса М.: Знание, 1983. 59 с.
- Баглай Е. Б. Формирование представлений о причинах индивидуального развития. М.: Наука, 1979. 154 с.
- Бадюков Д. Д. Подтверждение гипотезы космической катастрофы // Природа. 1986. № 1. С. 114-115.
- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 388 с.
- Борзенков В. Г. Философские основания теории эволюции. М.: Знание, 1987. 64 с.
- Борзенков В. Г., Северцов А. С. К вопросу о специфике детерминирующих факторов и закономерностей макроэволюции // Диалектика в науках о природе и человеке: Эволюция материи и ее структурные уровни. М.: Наука, 1983. С. 346-350.
- Будыко М. И. К теории влияния климатических факторов на фотосинтез // ДАН СССР. 1964. Т. 158, № 2. С. 331-337.
- Будыко М. И. О причинах вымирания некоторых животных в конце плейстоцена // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1967а. № 2. С. 28-36.
- Будыко М. И. Изменения климата // Метеорология и гидрология. 1967б. № 11. С. 18-27.
- Будыко М. И. Климат и жизнь. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 472 с.
- Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 328 с.
- Будыко М. И. Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 352 с.
- Будыко М. И. Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 77 с.
- Будыко М. И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 488 с.
- Валлизер О. Глобальные события и эволюция // XXVII Междунар. геол. конгр.: Доклады. Палеонтология. М.: Наука, 1984. Т. 2. С. 67-71.
- Вилсон А. К. Молекулярные основы эволюции // В мире науки. 1985. № 12. С. 122-132.
- Виноградов И. С. К вопросу о предках покрытосеменных // Учен. зап. Сев.-Осет. пед. ин-та. 1956. Т. 20. С. 287-298.

- Волькенштейн М. В. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. 1984. Т. 143, № 3. С. 429-466.
- Воробьева Э. И. К эволюции рипидистных кистеперых рыб // Палеонтол. журн. 1971. № 3. С. 3-16.
- Воробьева Э. И. К вопросу о соотношении хряща и кости в филогенезе древнейших низших позвоночных // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 3. С. 361-372.
- Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М.: Наука, 1977. 239 с.
- Воробьева Э. И. Параллелизмы и конвергенция в эволюции // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980. С. 7-28.
- Воробьева Э. И. Вопросы структурной перестройки позвоночных в связи с выходом на сушу//Морфологические исследования животных. М.: Наука, 1985. С. 34-54.
- Воронцов Н. Н. Виды хомяков Палеарктики (*Cricetinae-Rodentia*) in statu nascendi // ДАН СССР. 1960. Т. 132, № 6. С. 1448-1451.
- Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее истоки, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. 1980. Т. 25, № 3. С. 295-314.
- Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М.: Знание, 1984. 64 с.
- Воронцов Н. Н. Адаптивность и нейтрализм в эволюции // Экологическая генетика и эволюция. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 74-102.
- Воронцов Н. Н. Макромутация и эволюция: фиксация гольдшмидтовских макромутаций как видовых и родовых признаков // Генетика. 1988. Т. 24, № 6. С. 1081-1087.
- Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Широкая изменчивость хромосом и вспышки хромосомного видообразования в сейсмически активных районах // ДАН. 1984. Т. 277, № 1. С. 214-218.
- Габуния Л. К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси: Мецниереба, 1969. 234 с.
- Галл Я. М. Исследования причин эволюции в трудах: И. И. Шмальгаузена // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 252-266.
- Галл Я. М. Вьюнки Дарвина - "яблоко Ньютона" // Природа. 1987. № 12. С. 46-57.
- Галл Я. М., Георгиевский А. Б., Колчинский Э. И. Дарвинизм: История и современность//Биология в шк. 1983. № 1. С. 13-21.
- Галл Я. М., Колчинский Э. И. Общая характеристика развития эволюционной теории в СССР // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 62-78.
- Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 5-105.
- Георгиевский А. Б. Проблема преадаптации. Л.: Наука, 1974. 147 с.
- Георгиевский А. Б. Дарвинизм. М.: Просвещение, 1985. 272 с.
- Герасимова Т. И. "Транспозиционные взрывы" при дестабилизации генома у *Drosophila melanogaster* // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1985. С. 13-20.

- Герасимова Т. И., Малютина Л. В., Мирзохи Л. Ю. и др. Множественные транспозиционные события в отдельных герминативных клетках в нестабильных линиях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1984а. Т. 20, № 9. С.1434-1443.
- Герасимова Т. И., Мирзохи Л. Ю., Георгиев Г. П. "Транспозиционные взрывы" в отдельных зародышевых клетках при генетической дестабилизации у *Drosophila melanogaster* // ДАН СССР. 1984б. Т. 274, № 6. С. 1473-1476.
- Гёрдон Дж. Б. Пересадка ядер и дифференцировка клеток. М.: Знание, 1971. 32 с.
- Геринг В. И. Молекулярные основы развития // В мире науки. 1985 № 12 С. 112-121.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 280 с.
- Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование, 2-е изд. М.: Сов. наука, 1947. 156 с.
- Голубовский М. Д. Мутационный процесс и микроэволюция // Тез. докл. XIV Междунар. генет. конгр. М.: Наука, 1978. С. 94-95.
- Голубовский М. Д. Некоторые аспекты взаимодействия генетики и теории эволюции // Методологические и философские проблемы биологии. Новосибирск: Наука, 1981. С. 69-92.
- Голубовский М. Д. Критические исследования в области генетики // Александр Александрович Любищев. Л.: Наука, 1982. С. 52-65.
- Голубовский М. Д. Организация гено типа и формы наследственной изменчивости эукариот // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1985а. С. 146-162.
- Голубовский М. Д. Организация гено типа и формы наследственной изменчивости эукариотов // Успехи соврем. биологии. 1985б. Т. 100, № 3(6). С. 323-339.
- Голубовский М. Д., Иванов Ю. Н., Захаров И. К., Берг Р. Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1974. Т. 10, № 4. С. 72-83.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 408 с.
- Гулд С. Дж. В защиту концепции прерывистого изменения // Катастрофы и история Земли: Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 13-41.
- Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 264 с.
- Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 576 с.
- Давиташвили Л. Ш. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 228 с.
- Давиташвили Л. Ш. Современное состояние эволюционного учения на Западе. М.: Наука, 1966. 243 с.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969.

- Давиташвили Л. Ш. Учение об эволюционном прогрессе: (Теория ароморфоза). Тбилиси: Мецниереба, 1972. 324 с.
- Даке Э. Палеонтология, систематика и эволюционное учение // Общие вопросы эволюции. Пг.: Образование, 1915. С. 40-72. (Новые идеи в биологии; № 8).
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // Соч. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3. С. 253-666.
- Депере Ш. Превращения животного мира. Пг.: Тип. Стасюлевича, 1915.
- Джולי Дж. История поверхности Земли. М.; Л.: Госиздат, 1929. 190 с.
- Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций // Журн. общ. биологии. 1948. Т. 9, № 3. С. 203-244.
- Дубинин Н. П., Соколов Н. Н. Хромосомные мутации и система вида // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 4. С. 543-564.
- Дубинин Н. П., Соколов Н. Н., Тиняков Г. Г. Внутривидовая хромосомная изменчивость // Биол. журн. 1937. Т. 6, № 5/6. С. 1007-1054.
- Дубинин Н. П. Синтетическая теория эволюции // Экологическая генетика и эволюция. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 7-49.
- Дулиттл У. Ф. Четырнадцать месяцев концепции "эгоистической" ДНК // Эволюция генома. М.: Мир, 1986. С. 13-39.
- Дэвидсон Э. Действие генов в раннем развитии. М.: Мир, 1972. 342 с.
- Ежиков И. И. "Протерогенез" Шиндевольфа // Успехи соврем биологии. 1940. Т. 13, № 1. С. 164-167.
- Ефремов И. А. Выпадение переходных форм в условиях захоронения древнейших четвероногих // Тр. Ин-та палеонтологии АН СССР. 1935. Т. 4. С. 281-288.
- Жакоб Ф., Моно Ж. Регуляция активности генов // Регуляторные механизмы клетки. М.: Мир, 1964. С. 278-306.
- Житков Б. М. Возрастная изменчивость и эволюция. М.: Печат. техник, 1922. 70 с.
- Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе // Проблема развития в природе и обществе. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 79-120.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Завадский К. М. К исследованию движущих сил арогенеза // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 5. С. 515-529.
- Завадский К. М. О причинах эволюции в сторону арогенеза // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 135-148.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л.: Наука, 1973. 424 с.
- Завадский К. М., Георгиевский А. В. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. С. 7-42.

- Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л.: Наука, 1977. 236 с.
- Захаров И. К., Юрченко Н. Н. Генетика нестабильных аллелей гена *singed* у *Drosophila melanogaster* // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1985. С. 5-12.
- Иванов А. Н. К вопросу о так называемой профетической фазе в эволюции *Cosmoceratidae* // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1945. Т. 20, № 1/2. С. 11-32.
- Иванова Е. А. К вопросу о связи этапов эволюции органического мира с этапами эволюции земной коры // ДАН СССР 1955. Т. 105, № 1. С. 154-157.
- Ивановский А. Б. Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск: Наука, 1976. 78 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 331).
- Ильин М. М. Основные принципиальные положения к построению новой системы растений // Ботан. журн. 1951а. Т. 36, № 2. С. 128-145.
- Ильин М. М. Против идеализма в филогении растений // Там же. 1951б. Т. 36, № 6. С. 565-574.
- Ильин М. М. Филогенез покрытосеменных с позиций мичуринской биологии // Там же. 1958. Т. 38, № 1. С. 97-118.
- Ильин Ю. В. Повторяющиеся гены эукариот // Молекуляр. биология. 1982. Т. 16, № 2. С. 229-257.
- Ильин Ю. В., Шуппе Н. Г., Архипова И. Р. и др. Организация и транспозиция мобильных диспергированных генов дрозофилы // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1985. С. 20-27.
- Иорданский Н. Н. Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы // Природа. 1977. № 6. С. 36-46.
- История биологии: С начала XX века до наших дней / Л. Я. Бляхер. М.: Наука, 1975. 660 с.
- Камшилов М. М. Преобразование информации в ходе эволюции. М.: Знание, 1974а. 64 с.
- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974б. 254 с.
- Канаев И. И. Жорж Луи Леклер Бюффон. М.; Л.: Наука, 1966. 267 с.
- Канаев И. И. Жорж Кювье. Л.: Наука, 1976. 212 с.
- Кейлоу П. Принципы эволюции. М.: Мир, 1986. 128 с.
- Керкис Ю. Я. Физиологические изменения в клетке как причина мутационного процесса // Успехи совр. биологии. 1940. Т. 12. № 1. С. 143-159.
- Кириллов М. Почему пропали ящеры? // Химия и жизнь. 1970. № 3. С. 98
- Конклин Э. Г. Наследственность и среда. М.; Л.: Госиздат, 1928. 333 с.
- Короткова П. К., Токин Б. П. Эмбриология и генетика // Биол. науки. 1976а. № 2. С. 21-35.
- Короткова П. К., Токин Б. П. О синтезе эмбриологии и генетики // Там же. 1976б. № 3. С. 7-20.
- Корочкин Л. И. Эволюционное значение генетических подвижных элементов: Гипотеза // Цитология и генетика. 1983. Т. 17, №4. С. 67-78.

- Корочкин Л. И. Генетика развития и некоторые молекулярные моменты эволюции: (гипотеза) // Молекулярная генетика и биофизика Киев: Вища шк., 1984. Вып. 9. С. 75-82.
- Корочкин Л. И. К вопросу о направленности молекулярных и формообразовательных событий в онто- и филогенезе // Там же. 1985а. Вып 10. С. 82-96.
- Корочкин Л. И. Параллелизмы в молекулярной организации генома и проблемы эволюции // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1985б. С. 132-146.
- Корочкин Л. И., Ивановский А. Б. Скачки в эволюции // Химия и жизнь. 1983. № 10. С. 40-47.
- Красилов В. А. Филогенез и принципы систематики современных и ископаемых кораллов // Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12-30.
- Красилов В. А. К вопросу о прогрессе в развитии органического мира // закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 196-211.
- Красилов В. А. Этапность эволюции и ее причины // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34, № 2. С. 227-240.
- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Красилов В. А. Предисловие // Эволюционные исследования: Макроэволюция / В. А. Красилов. Владивосток, 1984а. С. 3.
- Красилов В. А. Теория эволюции: необходимость нового синтеза // Там же. 1984б. С. 4-12.
- Красилов В. А. Меловый период: Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток, 1986. 140 с.
- Красовский В. И., Шкловский И. С. Возможное влияние вспышек сверхновых на эволюцию жизни на Земле // ДАН СССР. 1957. Т. 116, № 2. С. 197-199.
- Кузнецов С. С. Катастрофы на земле. М.: Атеист, 1930. 46 с.
- Кьюье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 368 с.
- Ламарк Ж.-Б. Философия зоологии // Избр. произв. М.: Изд-во АН СССР, 1955 Т 1
- Ламарк Ж.-Б. Способность // Там же. 1959. Т. 2. С. 313-326.
- Лёб Ж. Организм как целое с физико-химической точки зрения. М.; Л.: Госиздат, 1926. 290 с.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 352 с.
- Леонов Г. П. Основы стратиграфии. М.: Изд-во МГУ, 1973. Т. 1. 530 с.
- Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира: Анализ организации главнейших типов многоклеточных животных. М.: Сов. наука, 1955. 400 с.
- Линдберг Г. У. Островная фауна и колебания уровня Мирового океана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, № 4. С. 33-41.
- Личков Б. Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 3. С. 157-182.
- Личков Б. Л. К основам современной теории Земли. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 119 с.

- Лобашев М. Е. Генетика. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 544 с.
- Лопашов Г. В. Что лежит в основе развития организма. М.: Знание, 1968. 32 с.
- Лопашов Г. В., Хоперская О. А. Механизмы индукции и программирование дифференцировки // Онтогенез. 1977. Т. 8, № 6. С. 563-581.
- Лукин Е. И. Неравномерность темпов органической эволюции // Философские проблемы эволюционной теории: (Материалы к симпозию.). М., 1971. Ч. 2. С. 31-40.
- Любищев А. А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3. С. 31-56.
- Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982.
- Любищев А. А. О некоторых противоречиях общей таксономии // Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 84-112.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Маур Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Макменамин М. Э. С. Возникновение разнообразия животных // В мире науки. 1987. № 6. С. 60-68.
- Макроэволюция // Биол. энцикл. словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. С. 337.
- Масайтис В. Л. Ударные события и развитие биосферы // Природа. 1986. № 1. С. 60-62.
- Медников Б. М. Исследование эволюции генома // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 449-464.
- Медников Б. М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 15-26.
- Медников Б. М., Антонов А. С. О статусе двоякодышащих рыб (Dipnoi) и их положение в системе // ДАН СССР. 1974. Т. 218, № 6. С. 1485-1487.
- Мейен С. В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 3. С. 353-364.
- Мейен С. В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1975. Т. 7. С. 66-117.
- Мейен С. В. Будущее эволюционной теории - продолжение синтеза // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту: АН ЭССР, 1984. С. 173-175.
- Мейен С. В. Филогения высших растений и флорогенез // XXVII Междунар. геол. конгр. Доклады. Палеонтология: М.: Наука. 1984. Т. 2. С. 75-80.
- Мейен С. В. Флорогенез и эволюция растений // Природа. 1986. № 11. С. 47-57.
- Мейен С. В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 291-309.
- Мейен С. В., Чайковский Ю. В. О работах А. А. Любищева по общим проблемам биологии // Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 5-23.

- Микитенко Д. А. Влияние генетики на формирование и развитие синтетической теории эволюции // Методологические аспекты эволюционного учения. Киев: Наук. думка, 1986. С. 122-137.
- Миклош Дж. Л. Г. Определение последовательности и другие эксперименты с множественными повторами ДНК // Эволюция генома. М.: Мир 1986. С. 51-78.
- Мирзоян Э. Н. От теории зарождения к учению об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии // Эволюционные идеи в биологии. Л., 1984. С. 9-21. (Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей; Т 85 № 1).
- Мирзоян Э. Н. Стратегия эволюционного синтеза // Бюл. МОИП Отд биол 1986. Т. 91, № 2. С. 3-15.
- Моно Ж., Жакоб Ф. Общие выводы: телеономические механизмы в процессах клеточного обмена, роста и дифференцировки // Регуляторные механизмы клетки. М.: Мир, 1964. С. 477-497.
- Морган Т. Г. Развитие и наследственность. М.; Л.: Госбиомедгиз, 1937. 242 с.
- Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 271 с.
- Назаров В. И. Вклад французских зоологов в экологическую генетику популяций и синтетическую теорию эволюции // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984а. С. 153-165.
- Назаров В. И. Финализм в современном эволюционном учении. М.: Наука, 1984б. 285 с.
- Назаров М. А. Геохимические свидетельства катастрофы // Природа. 1986. № 1. С. 53-57.
- Новоженков Ю. И. Полиморфизм и его эволюционное значение // Природа. 1983. № 3. С. 49-58.
- Ньюэлл Н. Д. Массовые вымирания - уникальные или повторяющиеся явления? // Катастрофы и история Земли: Новый униформизм М.: Мир 1986. С. 122-132.
- Обручев Д. В. Некоторые критерии филогенетических исследований на примере низших позвоночных // Палеонтол. журн. 1972. № 3. С. 56-71.
- Оленов Ю. М. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 163 с.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 228 с.
- Орлов С. А. Необратимость эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983а. С. 399-405.
- Орлов С. А. Неравномерность темпов эволюции // Там же. 1983б. С. 392.
- Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: АН ЭССР, 1965. 497 с.
- Паавер К. Л. Изменчивость остеологической организации млекопитающих: Опыт динамического подхода к морфологической структуре. Таллинн: Валгус, 1973. 242 с.
- Паавер К. Л. Значение субфоссильных популяций для разработки эволюционных проблем // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 4-11.
- Паавер К. Л. Проблема целостного изучения процесса эволюции // Материалы симпозиума "Микро- и макроэволюция". Тарту, 1980. С. 32-36.

- Паавер К. Л. Изучение видообразования и новые модели процесса эволюции // Вопросы современного дарвинизма. Тарту: Тарт. ун-т, 1983. С. 115-133
- Павлова М. В Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.; Пг.: Гос. изд., 1924. 130 с.
- Парамонов А. А. Вступительная статья // Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. С. 5-16.
- Парамонов А. А. Дарвинизм. М.: Просвещение, 1978. 336 с.
- Полянский Ю. И. Развитие эволюционного учения в СССР // Биология в шк. 1977. № 5. С. 24-31.
- Полянский Ю. И. 100 лет со дня смерти Чарлза Дарвина // Эволюционные идеи в биологии / Под ред. Ю. И. Полянского. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. С. 3-9.
- Пригожин И., Николис Ж. Биологический порядок, структура и неустойчивость // Успехи физ. наук. 1973. Т. 109, № 3. С. 517-544.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. М.: Прогресс. 1986. 432 с.
- Развитие эволюционной теории в СССР (1917-1970-е годы) / Под ред. С.Р. Микулинского, Ю.И. Полянского. Л.: Наука, 1983. 614 с.
- Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория: (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46-64.
- Рассел Д. Э. Вымирание крупных рептилий в конце мела // Катастрофы и история Земли: Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 377-387.
- Руженцев В. Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 11. № 3. С. 3-135.
- Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Там же. 1960. Т. 83. С. 1-331.
- Рычков Ю. Г. Реакция популяций на изоляцию // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968. Т. 1. С. 212-236.
- Рычков Ю. Г. Некоторые популяционно-генетические подходы к антропологии Сибири // Вопр. антропологии. 1969. № 33. С. 16-33.
- Рычков Ю. Г. Система древних изолятов человека в Северной Азии в свете проблем стабильности и эволюции популяций // Там же. 1973. № 44. С. 3-22.
- Рьюз М. Философия биологии. М.: Прогресс, 1977. 319 с.
- Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 404 с.
- Рябов А. А. Проблема макроэволюции в эволюционной концепции Б. Рента // Материалы симпоз. "Микро- и макроэволюция". Тарту, 1980. С. 198-202.

- Салоп Л. И. О связи оледенения и этапов быстрых изменений органического мира с космическими явлениями // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1977. Т. 52, № 1. С. 5-32.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 607 с.
- Северцов А. С. Становление ароморфоза // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 34, № 1. С. 21-35.
- Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981. 318 с.
- Северцов А. С. Специализация как основа происхождения таксонов надвидового ранга // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, № 5. С. 586-595.
- Серебровский А. С. Гены Scute и Achaete у *Drosophila melanogaster* и гипотеза их дивергенции / ДАН СССР. 1938. Т. 19, № 1/2. С. 77-81.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 359 с.
- Скворцов А. К. Микроэволюция и пути видообразования. М.: Знание, 1982. 64 с.
- Смородина Н. О систематическом положении рода *Chamoussetia Douv* // Изв. ассоц. науч.-пед. ин-тов при МГУ. 1928. Т. 1, вып. 3/4. С. 417-426.
- Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Госиздат Украины, 1924. 203 с.
- Соболев Д. Н. Земля и жизнь: II. Эволюции и революции в истории органического мира. Киев, 1927. 40 с.
- Соболев Д. Н. Земля и жизнь: III. О причинах вымирания организмов. Киев, 1928. 76 с.
- Современные проблемы радиационной генетики / Под ред. Н. П. Дубинина. М.: Атомиздат, 1969. 350 с.
- Соколов Б. С. Подкласс *Tabulata*. Табуляты // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 192-265.
- Соколов Б. С. Периодичность (этапность) развития органического мира и биостратиграфические границы // Геология и геофизика. 1974. № 1. С. 3-10.
- Соколов В. С. Предисловие // Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Л.: Наука, 1981. С. 5-12.
- Соколов Д. Н. К аммонитовой фауне печорской юры // Тр. Геолкома. Н. С. 1912. Вып. 76. С. 1-65.
- Старобогатов Я. И. Эволюция экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 70-72.
- Стеббинс Дж. Л., Айала Ф. Х. Эволюция дарвинизма // В мире науки. 1985. № 9. С. 38-50.
- Степанов Д. Л. Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней // Палеонтол. журн. 1959. № 4. С. 11-16.
- Стэнли С. С. Массовые вымирания в океане // В мире науки. 1984. № 8. С. 26-35.
- Сушкин П. П. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата // Природа. 1922. № 3/5. С. 3-31.

- Татарина" Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 256 с.
- Татаринев Л. П. Палеонтология и теория эволюции // Вести. АН СССР. 1983. № 12. С. 40-51.
- Татаринев Л. П. Направленность филогенетических процессов и прогнозируемость эволюции // Журн. общ. биологии. 1985а. Т. 46, № 1. С. 3-19.
- Татаринев Л. П. Палеонтология и эволюционное учение. М.: Знание 1985б 64 с.
- Татаринев Л. П. Очерк теории эволюции. М.: Наука, 1987. 252 с.
- Татаринев Л. П. Дарвинизм сегодня // Коммунист. 1988а. № 13. С. 62-72.
- Татаринев Л. П. Эволюция и креационизм. М.: Знание, 1988б. 64 с.
- Тахтаджян А. Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений // Тр. Ерев. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71-176.
- Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: МОИП 1948. 305 с.
- Тахтаджян А. Л. Пути приспособительной эволюции растений // Ботан. журн. 1951. Т. 36, № 3. С. 231-239.
- Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 215 с.
- Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с.
- Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 147 с.
- Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22-32.
- Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593-1603.
- Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 220 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. О взаимоотношениях микро- и макроэволюции // Материалы симпоз. "Микро- и макроэволюция". Тарту, 1980. С. 51-57.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Микроэволюция: Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. М.: Знание, 1974. 64 с.
- Уэбб С. Д. О двух типах быстрых фаунистических переворотов // Катастрофы и история Земли: Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 413-434.
- Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии: Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М.: Сабашниковы, 1923. 288 с. То же. 2-е изд. М.: Сабашниковы, 1926. 244 с.
- Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения, 3-е изд. М.; Л.: Госиздат, 1927. 316 с.
- Филипченко Ю. А. Генетика. М.; Л.: Госиздат, 1929. 379 с.
- Филипченко Ю. А. Генетика мягких пшениц. М.; Л.: Сельхозгиз, 1934. 262 с.

- Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии, 3-е изд. М.: Наука. 1977. 227 с.
- Фишер А. Два суперцикла фанерозоя // Катастрофы и история Земли: Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 133-155.
- Флейвелл Р. Амплификация, делеция и перегруппировка последовательностей: основные источники изменчивости в процессе дивергенции видов // Эволюция генома. М.: Мир, 1986. С. 291-312.
- Фриз Г. де. Теория мутаций: Мутации и мутационные периоды в происхождении видов // Теория развития. СПб., 1904. С. 185-212.
- Фриз Г. де. Филогенетическое и групповое образование видов (1918) // Избр. произв. М.: Медгиз, 1932. С. 118-130.
- Хесин Р. Б. Непостоянство генома // Молекуляр. биология. 1980. Т. 14, № 6. С. 1205-1233.
- Хесин Р. Б. Некоторые неканонические механизмы наследования // Генетика. 1981. Т. 17, № 7. С. 1159-1172.
- Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.
- Хохлов С. С. Перспективы эволюции высших растений. Саратов: Сарат. пед. ин-т, 1950. 198 с.
- Хохряков А. П. К вопросу об аксиомах и постулатах современного селекционизма // Эволюционные исследования: Макроэволюция. Владивосток, 1984. С. 13-23.
- Чайковский Ю. В. Новое в проблеме факторов эволюции организмов // Диалектика развития в природе и научном познании: (к 100-летию кн. Ф. Энгельса "Анти-Дюринг"). М., 1978. С. 88-134.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики (1926) // Классики советской генетики. Л.: Наука, 1968. С. 133-170.
- Чижевский А. Л. Земное эхо солнечных бурь. 2-е изд М.- Мысль, 1976 368 с.
- Чураев Р. Н. Гипотеза об эпигене // Исследования по математической генетике. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1975 С. 77-92.
- Чуянов В. А. Следы космической катастрофы? // Природа. 1982. №. 3. С. 31-
- Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Свердловск, 1960. С. 3-30. (Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР; Вып. 21).
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных: Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969. 199 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР: Вып. 65).
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука 1980. 278 с.
- Шиманский В. Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 5-45.
- Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.: Наука, 1982. 40 с.

- Шишкин М. А. Подотряд Stereospondyli // Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Изд-во АН СССР, 1964. С. 83-122.
- Шишкин М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 196-216.
- Шкловский И. С. Вселенная, жизнь, разум. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 239 с. То же. 3-е изд. М.: Наука, 1973. 336 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Изд-во АН СССР, 1939. 231 с.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1964. 272 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1942. 179 с. 2-е изд.; То же. М.: Наука, 1982. С. 12-228.
- Эволюция генома / Под ред. Г. Доувера, Р. Флейвелла. М.: Мир, 1986. 368 с.
- Энгельс Ф. Диалектика природы: Заметки и фрагменты // Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Т. 20. С. 352, 363-368, 515, 521, 522.
- Югай Г. А. Общая теория жизни. М.: Мысль, 1985. 256 с.
- Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1976. 336 с.
- Adams M. B. La genetique des population etait-elle une genetique evolutive? // Synthese. 1988.
- Alberch P. The generative and regulatory roles of development in evolution// Environmental adaptation and evolution. Stuttgart; N. Y.: Fischer, 1982a P. -19-26.
- Alberch P. Developmental constrains in evolutionary processes // Evolution and development. B.: Springer, 1982Б. P. 313-332.
- Alberch P. Size and pattern in development and evolution // Abstr. Intern. Symp. "Evolution and Morphogenesis". Pizen, 1984. P. 5.
- Alberch P., Coull S. J., Oster G. F., Wake D. B. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. 1979. Vol. 5. P. 296-317.
- Alien G E. Life science in the twentieth century. N. Y.; L.; Sydney; Toronto: Willey, 1975. 258 p.
- Alien L. L. Stasis vs. evolutionary change in Homo erectus//Amer. J. Phys. Anthropol. 1982. Vol. 57, N 2. P. 166.
- Alvarez L. W., Alvarez W., Asaro F., Michel H. V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous - Tertiary extinctions: Experiment and theory // Science. 1980. Vol. 208. P. 1095-1108.
- Alvarez L. W. et al. Current status of the impact theory for the terminal Cretaceous extinction // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1982. N 190. P. 305-315.

- Amadon D. Specialization and evolution // *Amer. Natur.* 1943. Vol. 77. P. 133-141.
- Anthony R., Caenot L. Enquete sur le probleme de l'heredite conservatrice: Les callosites carpiennes du Phacochere // *Rev. gen. Sci.* 1939. Vol. 50, N 12. P. 313-320.
- Arms K. Cytonucleoproteins in cleaving eggs of *Xenopus laevis* // *J. Embryol. and Exp. Morphol.* 1968. Vol. 20, N 3. P. 367-374.
- Avise J C. Is evolution gradual or rectangular? Evidence from living fishes // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1978. Vol. 74. P. 5083-5087.
- Ayala F. J. Genetic polymorphism and interspecific competitive ability in *Drosophila* // *Genet. Res.* 1969a. Vol. 14. P. 95-102.
- Ayala F. J. An evolutionary dilemma: Fitness of genotypes versus fitness of populations // *Canad. J. Gen. Cytol.* 1969b. Vol. 11. P. 439-456.
- Ayala F. J. The mechanisms of evolution // *Sci. Amer.* 1978. Vol. 239. P. 48.
- Barrel J. Rhythms and the measurements of geologic time // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1917. Vol. 28. P. 745-905.
- Baur E. Einführung in die experimentelle Vererlungslehre. B.: Borntraeger, 1919. 410 S.
- Baur E. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus* // *Bibliotheca genetica/ Hrsg. E. Baur.* Leipzig, 1924. Bd. 4. S. 1-170.
- Beer G. R. de. Embryology and evolution. Oxford: Clarendon press, 1930. 116 p.
- Beer G R. de. Archopteryx and evolution//*Adv. Sci.* 1952. Vol 42. P. 78-91.
- Beer G. R. de., Swinton W. E. Prophetic fossils // *Studies on fossil vertebrates. L.: Athlons,* 1958. P. 1-15.
- Bender W. Akam M., Parch F. et al. Molecular genetics of the bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // *Science.* 1983. Vol. 221. P. 23-29.
- Beurlen K. Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena: Fischer, 1937. 264 S.
- Beurlen K Der Faunenschmitte an der Perm-Trias Grenze // *Ztschr. Dt. geol. Ges.* 1956. Bd. 108, N 1. S. 88-99.
- Beurton P. Zum Verhältnis von Mikro- und Makroevolution // *Dt. Ztschr. Philos.* 1976. N 7. S. 810-826.
- Beurton P. Organismic evolution and subject-object dialectics // *The philosophy of evolution.* Brighton: Harvester press, 1981. P. 45-60.
- Beurton P. Methodological aspects of the relation between micro- and macroevolution // *Морфологические исследования животных / Под ред. М. С. Гилярова. М.: Наука,* 1985. С. 28-30.
- Beyond Neo-Darwinism. An introduction to the new evolutionary paradigm / Ed. by M.-W. Ho and P. T. Saunders, L. Oriando, San Diego et al.: Acad. press, 1984. 376 p.
- Blanc M. Les theories de l'evolution aujourd'hui // *Recherche.* 1982. Vol. 13, N 129. P. 26-40.
- Bock W. Preadaptation and multiple evolutionary pathways // *Evolution.* 1959. Vol. 13. P. 194-211.

- Bock W. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models // *Ibid.* 1970. Vol. 24. P. 704-722.
- Bock W. Species interactions and macroevolution // *Evol. Biol.* 1972. Vol. 5. P. 1-24.
- Bock W. The synthetic explanation of macroevolutionary change: a reductionist approach // *Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.* 1979. Vol. 13. P. 20-69.
- Bolk L. *Das Problem der Menschwerdung.* Jena, 1926.
- Bonavia E. *Studies in the evolution of animals.* L., 1895.
- Boucot A. J. Community evolution and rates of cladogenesis // *Evol. Biol.* 1978. Vol. 11. P. 454-655.
- Boule M., Piveteau J. *Les fossiles. Elements de paleontologie.* P.: Masson, 1935. 900 p.
- Boareau Ed. L'evolution de la biosphere dans les rapports avec les reductions ionisantes // *Ann. Sci. Univ. Besancon. Bot.* 1972. N 12. P. 61-68.
- Bridges C. B. Salivary chromosome maps // *J. Hered.* 1935. Vol. 26. P. 60-64.
- Britten R. J., Davidson E. H. Gene regulation for higher cells. A theory // *Science.* 1969. Vol. 165. P. 349-357.
- Britten R. J., Davidson E. H. Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origin of evolutionary novelty // *Quart. Rev. Biol.* 1971. Vol. 46. P. 111-138.
- Britten R. J., Kohne D. C. Repeated sequences in DNA // *Science.* 1968. Vol. 161. P. 529-540.
- Brocchi G. *Conchiologia fossile subapennina, con osservazioni geologiche sugli Apennini e sul suolo adiacente:* In 2 vol. Milano: Stamperia reale, 1814.
- Broom R. Evolution as paleontologist sees it // *S. Afr. J. Sci.* 1932. Vol. 29. P. 54-71.
- Broom R. Evolution-is there intelligence behind it?//*Ibid.* 1933. Vol. 30.
- Brough J. Time and evolution // *Studies on fossil vertebrates.* L.: Athlone press, 1958. P. 16-38.
- Brown S. W. Heterochromatin // *Science.* 1966. Vol. 151, N 3709. P. 417-425.
- Bryson B. A., Baerreis D. A., Wendland W. M. The character of late-glacial and post-glacial climatic changes // *Dep. Geol. Univ. Kansas. Spec. Publ.* 1970. Vol. 3: Pleistocene and present environments of the central Great Plains. P. 53-74.
- Bash G. L. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies. of the genus *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae) // *Evolution.* 1969a Vol. 23. P. 237-251.
- Bash G. L. Mating behaviour, host specificity and the ecological significance of sibling species in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera - Tephritidae) // *Amer. Natur.* 1969b. Vol. 103. P. 669-672.
- Bash G. L. The mechanism of sympatric Host race formation in the true Fruit flies (Tephritidae) // *Genetic, mechanisms of speciation in insects.* Sydney: Austral, and N. Z. Book, 1974. P. 3-23.
- Bash G. L. Modes of animal speciation // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1975a. Vol. 6. P. 339-364.
- Bash G. L. Sympatric speciation in Phytophagous parasitic insects // *Evolutionary strategies of parasitic insects.* L.: Plenum press, 1975b. P. 187.

- Bash G. L., Case S. M., Wilson A. C., Patton J. L. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1977. Vol. 74. P. 3942-3946.
- Carson H. L. Genetic conditions which promote or retard the formation of species // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959. Vol. 24. P. 87-105.
- Carson H. L. Parallel polymorphisms in different species of Hawaiian *Drosophila* // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 323-329.
- Carson H. L. Chromosome tracers of the origin of species // Science. 1970. Vol. 168. P. 1414-1418.
- Carson H. L. Speciation and the founder principle // Stadler Genet. Symp. 1971. Vol. 3. P. 51-70.
- Carson H. L. The genetics of speciation at the diploid level // Amer. Natur. 1975. Vol. 109. P. 83-92.
- Carson H. L. Chromosomes and species formation // Evolution. 1978. Vol. 32. P. 925-927.
- Carson H. L. A provocative view of the evolutionary process // Experientia. Suppl. 1980. N 35. P. 24-36.
- Carson H. L., Kaneshio K. Y. *Drosophila* of Hawaii: Systematics and ecological genetics // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1976. Vol. 7. P. 311-345.
- Carter G. S. Animal evolution: A study of recent views of its causes. L.: Singwick and Jackson, 1951. 368 p.
- Carvalli-Sforza L. L., Bodmer W. F. The genetics of human populations. San Francisco: Freeman, 1971. 262 p.
- Chalfie M., Horovitz H. R., Sulston J. E. Mutations that leads to reiterations in the cell lineages of *C. elegans* // Cell. 1981. Vol. 24. P. 59-69.
- Chaline J. Les roles respectifs de la speciation quantitative et diachronique dans la radiation des arvicolidés (Arvicolidae, Rodentia); consequences au niveau des concepts // Colloq. intern. CNRS. 1984. N 330. P. 83-89.
- Chaline J. Le concept d'évolution polyphasée et ses implications // Geobios. 1984a. Vol. 17, N 6. P. 783-795.
- Charlesworth B., Lande R., Slatkin M. A neodarwinian commentary on macroevolution // Evolution. 1982. Vol. 36. P. 474-498.
- Cherfas J. The difficulties of Darwinism // New Sci. 1984. Vol. 102, N 1410. P. 28-30.
- Cloud P. E. Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates // Evolution. 1948. Vol. 2, N 4. P. 322-350.
- Conklin E. G. Heredity and environment in the development of man. Princeton: Princeton Univ. press, 1915. 533 p.
- Cope E. D. On the origin of genera // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1867. Vol. 20. P. 242-300.
- Cope E. D. The origin of the fittest: Essays on evolution. L.; N. Y., 1887. 467 p.
- Cope E. D. The primary factors of organic evolution. Chicago: Open court publ. co, 1896. 547 p.
- Cornea G. Do satellite DNA's function as sterility barriers in eukaryotes // Evol. Theory. 1976. Vol. 1. P. 261-265.

- Cronin J. E., Boaz N. T., Stringer C. B., Rak Y. Tempo and mode in hominid evolution // Nature. 1981. Vol. 292. P. 113-122.
- Cuenot L. L'evolution des theories transformistes // Rev. gen. sci. 1901. Vol. 12. P. 264-269.
- Cuenot L. Le peuplement des places vides dans la Nature et l'origine des adaptations // Ibid. 1909. Vol. 20. P. 8-14.
- Cuenot L. La genese des especes animales. P.: Alcan, 1911. 495 p. Idem. 2e ed. P.: Alcan, 1921. 496 p.
- Cuenot L. La theorie de la preadaptation // Scientia. 1914. Vol. 16. P. 60-73.
- Cuenot L. L'adaptation. P.: Doin, 1925. 420 p.
- Cuenot L. Le mutationnisme. IV. La genese des especes nouvelles // Science moderne. P., 1929. P. 481-493.
- Cuenot L. Finalite et invention en biologie // Mem. Soc. Sci. Nancy. Ser. 6. 1936. Vol. 4. P. 27-45.
- Cuenot L. Invention et finalite en biologie. P.: Flammarion, 1941. 259 p.
- Cuenot L. Hasard ou finalite. L'inquietude metaphysique. Bruxelles, 1946. 67 p.
- Dacqae E. Organische Morphologic und Palaontologie. B.: Borntraeger, 1935. 476 S.
- Dalcq A. L'apport de l'embriologie causale en probleme de l'evolution // Port. acta biol. 1949. Vol. jub. Prof. Goldschmidt. P. 367-400.
- Dalcq A. Le probleme de revolution est-il pres d'etre resolu? // Ann. Ste. Roy. zool. belg. 1951. Vol. 82. P. 117-138.
- Dalcq A. Les ontomutations a Forigine des mammiferes // Bull. Soc. zool. France. 1954a. Vol. 79. P. 240-255.
- Dalcq A. Preformation et epigenese dans leur acception actuelle//C. r. Acad. Roy. belg. Ser. 5. 1954b. Vol. 39. P. 1124-1138.
- Dalcq A. An introduction to general embryology. Oxford: Oxford Univ. press, 1957. 117 p.
- Darlington C. D. Recent advances in cytology. Philadelphia: Blakiston, 1937. 671 p.
- Davis D. D. The giant panda: a morphological study of evolutionary mechanism // Fieldiana Mem. Zool. 1964. Vol. 3. P. 1-339.
- Dickerson R. E. The structure of cytochrome c and the rates of molecular evolution // J. Mol. Evol. 1971. Vol. 1. P. 26-45.
- Diener K. Mitteilung // Geol. Ges. Vienna. 1917. Vol. 9.
- Dingemans G. Formation et transformation des especes. P.: Colin, 1956. 472 p.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N. Y.: Columbia University Press, 1937. 364 p. 3d Ed. 1951. 403 p.
- Dobzhansky Th. Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1943. T. 28. P. 162-186.
- Dobzhansky Th. A directional change in the genetic constitution of a natural population of *Drosophila pseudoobscura* // Heredity. 1947. T. 1. P. 53-64.

- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N. Y.; L.: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Dobzhansky Th., Socolov D. Structure and variation of the chromosomes in *Drosophila azteca* // J. Hered. 1939. Vol. 30. P. 3-19.
- Dobzhansky Th., Startevant A. H. Inversions in the chromosomes of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1938. Vol. 23. P. 28-64.
- Dover G. A. Ignorant DNA? // Nature. 1980. Vol. 285. P. 618-620.
- Dover G. A. A role for the genome in the origin of species? // Mechanisms of speciation. N. Y.: Lis, 1982.
- Dover G. A., Doolittle W. F. Modes of genome evolution // Nature. 1980. Vol. 288. P. 646-647.
- Dubois E. Die phylogenetische Grobhirnzunahme, autonome Vervollkommnung der animalen Funktionen // Biol. genet. 1930. Vol. 6. P. 247-292.
- Eddington A. Nouveaux sentiers de la science. P.: Hermann, 1936. 436 p.
- Ehrlich P. R., Raven P. H. Differentiation of populations // Science. 1969. Vol. 165. P. 1228-1232.
- Eimer T. Die Entstehung der Arten. Leipzig: Engelmann, 1888. Bd. 2. 461 S. Idem. 2. Aufl. Leipzig: Engelmann, 1897. 513 S.
- Eldredge N. Evolutionary models and biostratigraphic strategies // Concepts and methods of biostratigraphy. Stroudsburg (Pa.): Dowden, Hutchinson and Boss, 1977. P. 25-40.
- Eldredge N., Cracraft J. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. N. Y.: Columbia Univ. press, 1980. 349 p.
- Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in paleobiology. San Francisco: Freeman and Cooper, 1972. P. 82-115.
- Emiliani C. Extinctive evolution: Extinctive and competitive evolution combine into a unified model of evolution // J. Theor. Biol. 1982. Vol. 97, N 1. P. 13-33.
- Emiliani C. The process of evolution // Тез. докл. XXVII Междунар. геол. конгр. 1984. Т. 9, ч. 1. С. 205-207.
- Endler J. A. Gene flow and population differentiation // Science. 1973. Vol. 179. P. 243-250.
- Endler J. A. Geographic variation, speciation, and clines. Princeton; N. Y.: Princeton Univ. Press, 1977. 246 p.
- Engels W. R. Hybrid dysgenesis in *Drosophila* and the stochastic loss hypothesis // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1981. Vol. 45. P. 561-566.
- Evolution now. A century after Darwin / Ed. J. Maynard Smith. San Francisco: Freeman, 1982. 239 p.
- Finnegan D. J., Rubin G. M., Young M. V., Hogness D. S. Repeated gene families in *Drosophila melanogaster* // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1978. Vol. 42. P. 1053-1063.
- Fischer A. G. Climatic oscillations in the biosphere // Biotic crises in ecological and evolutionary time. N. Y.: Acad. press, 1981. P. 103-131.
- Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.

- Fitch W. M., Margoliash E. The usefulness of amino acid and nucleotide sequences in evolutionary studies // *Evol. Biol.* 1970. Vol. 4. P. 67-109.
- Ford E. B. Evolution in progress // *Evolution after Darwin* / Ed. S. Tax. Chicago: Univ. Chicago press, 1960. Vol. 1. P. 181-196.
- Ford E. B., Huxley J. S. Genetic rate-factors in *Gammarus* // *Roux Arch.* 1929. Vol. 117. P. 67-79.
- Frozzetta J. H. From hopeful monster to bolyrine snakes? // *Amer. Natur.* 1970. Vol. 104. P. 55-72.
- Frazzetta J. H. Complex adaptations in evolving populations. Sunderland (Mass.): Sinauer Assoc., 1975. 267 p.
- Fry K., Salser W. Nucleotide sequences of NS - a satellite DNA from Kangaroo rat *Dipodomys ordii* and characterization of similar sequences in other rodents // *Cell.* 1977. Vol. 12. P. 1069-1084.
- Garstang W. The theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law // *J. Linnean Soc. London. (Zool.)*. 1922. Vol. 35, N 232. P 81-103.
- Gaudry A. Les enchainement du monde animal dans les temps geologiques: En 3 vol. P.: Sary, 1883-1895.
- Gaudry A. Essai de paleontologie philosophique. P.: Masson et Cie, 1896. 231 p.
- Genetics, paleontology and evolution / Ed. G. L. Jepsen, E. Mayr, G. G. Simpson. Princeton: Princeton Univ. Press, 1949. XVI+474 p.
- George T. N. The ecology of fossil animals. 1. Organism and environment// *Sci. Progr.* 1958. Vol. 46, N 184. P. 677-690.
- Gingerich P. D. Stratigraphic record of early Eocene *Hyopsodus* and geometry of mammalian phylogeny // *Nature.* 1974. Vol. 248. P. 107-109.
- Gingerich P. D. Paleontology and phylogeny: Patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals // *Amer. J. Sci.* 1976. Vol. 276. P. 1- 28.
- Gingerich P. D. Paleontology, phylogeny and classification: an example from the mammalian fossil record // *Syst. Zool.* 1980. Vol. 28, N 5. P. 451-464.
- Gingerich P. D. Origin and evolution of species: evidence from the fossil record // *Colloq. inter. CNRS.* 1983. N 330. P. 125-130.
- Goldschmidt R. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung // *Roux Vortr. Aufs. Entwicklmech. B.:* Springer, 1920. H. 24. S. 1-163.
- Goldschmidt R. Das Mutationsproblem // *S.-Ber. Dt. Ges. Vererb. (Z. ind. Abst.)*. 1923. H. 30. S. 260-268.
- Goldschmidt R. Physiologische Theorie der Vererbung. B.: Springer, 1927.. 247 S.
- Goldschmidt R. Die Genetik der geographischen Variation // *Proc. Intern. Genet. Congr. Ithaca*, 1932. Vol. 1. P. 173-184.
- Goldschmidt R. Some aspects of evolution // *Science.* 1933. Vol. 78. P. 539-547.
- Goldschmidt R. *Physiological genetics*. N. Y.: McGraw-Hill, 1938. 375 p.
- Goldschmidt R. *The material basis of evolution*. N. Y.; L.: Yale Univ. Press, 1940. 436 p.

Goldschmidt R. Ecotype, ecospecies and macroevolution // *Experientia*. 1948. Vol. 4. P. 465-472.

Goldschmidt R. Evolution as viewed by one geneticist // *Amer. Sci.* 1952. Vol. 40. P. 84-98.

Goldschmidt R. In and out of the ivory tower; The autobiography of Richard B. Goldschmidt. Seattle: Washington Univ. Press, 1960. 352 p.

Goldschmidt R. Ecotype, ecospecies, and macroevolution // *Experientia*. Suppl. 1980. N 35. P. 140-153.

Golubovsky M. D. Mutational process and microevolution // *Genetica*. 1980. Vol. 52/53. P. 139-149.

Gould S. J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge (Mass.): Belknap press of Harvard Univ. Press, 1977a. 501 p.

Gould S. J. The return of hopeful monsters // *Natur. Hist.* 1977b. Vol. 86. P. 22-30.

Gould S. J. This view of life: An early start // *Ibid.* 1978. Vol. 87. P. 10-24.

Gould S. J. A Darwinian paradox // *Ibid.* 1979. Vol. 88. P. 32-44.

Gould S. J. Is a new and general theory of evolution emerging? // *Paleobiology*. 1980. Vol. 6(1). P. 119-130.

Evolution now. A century after Darwin. San Francisco: Freeman, 1982a. P. 129-145.

Gould S. J. Darwinism and the expansion of evolutionary theory // *Science*. 1982b. Vol. 216. P. 380-387.

Gould S. J. Punctuated equilibria - a different way of seeing // *New Sci.* 1982c. Vol. 94, N 1301. P. 137-141.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Paleobiology*. 1977. Vol. 3. P. 115-151.

Grabau A. W. Palaeontology and ontogeny // *Palaeontol. Bec.* 1910.

Grabau A. W. The rhythm of the ages. Peking: Henry Vetch, 1940. 561 p.

Grandjean Fr. Sur les rapports theoriques entre ecartes et mutations // *C. r. Acad. sci.* 1949. Vol. 228. P. 1675-1678.

Grant V. Natural history of the Phlox family // *Systematic botany*. The Hague: Hijhoff, 1959. 280 p.

Grant V. Genetic and taxonomic studies in *Gilia*. XI. Fertility relationships of the diploid *Cobwebby gilia* // *Aliso*. 1960. Vol. 4. P. 435-481.

Grant V. The origin of adaptations. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1963. 606 p.

Grant V. Plant speciation. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1971. 435 p.

Grant V. Population structure in relation to macroevolution // *Biol. Zentr.-Bl.* 1977. Vol. 96, N 2. P. 129-139.

Grant V., Flake R. H. Solutions to the cost-of-selection dilemma // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1974. Vol. 71. P. 3863-3865.

Grant V., Grant A. Genetic and taxonomic studies in *Gilia*. VIII. The *Cobwebby gilia* // *Aliso*. 1956. Vol. 3. P. 203-287.

Grasse P.-P. Evolution // *Precis de biologic generale*. P.: Masson, 1966. P. 753-963.

Grasse P.-P. Evolution of living organism. Evidence for a new theory of transformation. N. Y. etc.: Acad. press, 1977. 297 p

Green H., Torado G. J. The mammalian cells as a differentiated microorganism // *Annu. Rev. Microbiol.* 1967. Vol. 21. P. 574-600.

Green M. Two evolutionary theories // *Brit. J. Philos. Sci.* 1958. Vol. 9. P. 110-127; 185-193.

Greenbaum J. F., Baker R. J., Ramsey P. R. Chromosomal evolution and the mode of speciation in three species of *Peromyscus* // *Evolution*. 1978. Vol. 32. P. 646-654.

Gross W. Über Crosspterrygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusainmenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems palaozoischer Agnathen und Fische // *Kgl. Sven. vetenkapsakad. handl.* 5 ser. 1956. Bd. 5, N 6. S. 1-140.

Guppy H. B. Observations of a naturalist in the Pacific between 1896 and 1899. L.: Macmillan, 1906. Vol. 2: Plant dispersal. 627 p.

Garden J. B. Intracellular communication in early aminal development // *Lang communication in development*. N. Y.: Acad. press, 1969. P. 59-82.

Guyenot E. Mutations et monstrosites // *Rev. Sci.* 1921. N 1. P. 612-613.

Guyenot E. Le mecanisme de revolution et l'experience // *Caullery M., Guyenot E., Rivet P. devolution et biologie*. P., 1929. P. 35-61.

Guyenot E. La variation et l'evolution: En 2 vol. P.: Doin. 1930. Vol. 1 457 p. Vol. 2. 414 p.

Guyenol E. Les problemes de la vie: La vie, creatrice de la forme // *J. Geneve*. 1935. 28 oct.

Guyenot E. La vie comme invention // *Centre intern, synth., 9e semaine intern. synth: L'invention: (discussion)*. P., 1938. P. 175-213.

Guyenot E. La Renaissance du transformisme // *Rev. sci.* 1939. N 1. P. 30-38.

Guyenot E. Les problemes de la vie. Geneve: Les Editions du Cheval aile, C. Bourquin, 1946. 289 p.

Haake W. Gestaltung und Vererbung. Eine Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig: Weigel, 1893. 337 S.

Haldane J. B. S. The causes of evolution. N. Y-: Harper and Bros, 1932. 234 p.

Haldane I. B. S. The cost of natural selection // *J. Genet.* 1957. Vol. 55. P. 511-524.

Haldane J. B. S. More precise expressions for the cost of natural selection // *Ibid.* 1960. Vol. 57. P. 351-360.

Hardy A. C. Escape from specialization // *Evolution as a process*. L.: Alien and Unwin, 1954. P. 122-142.

Harper C. W. (Jr.). Origin of species in geological time: Alternatives to the Eldredge-Gould model // *Science*. 1975. Vol. 190. P. 47-48.

Hatfield G. B., Camp M. J. Mass extinction correlated with periodic glacic events // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1970. Vol. 11. N 3. P. 911-914.

Haug E. Traite de geologic. P.: Colin, 1921. Vol. 1.

Hays J. D. Faunal extinctions and reversals of the Earth's magnetic field // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1971. Vol. 82. P. 2433-2447.

- Heberer G. Theorie der additiven Typogenese // Die Evolution der Organismen. Stuttgart: Fischer, 1957. S. 867-914.
- Heberer G. Zum Problem der additiven Typogenese // Upsala Univ. Arsskr. 1958. N 6. S. 40-47.
- Heberer G. Was heisst heute Darwinismus? Gottingen: Musterschmidt, 1960. 60 S.
- Hecht M. K. Morphological transformation, the fossil record, and the mechanisms of evolution: A debate. Pt II. The statement and the critique // *Evol. Biol.* 1974. Vol. 7. P. 295-303.
- Henbest L. Distribution of evolutionary explosions in geologic time // *J. Paleontol.* 1952. Vol. 26. P. 298-318.
- Hennig E. Wesen und Wege der Palaontologie. B.: Borntraeger, 1932. 512 S.
- Henshaw P. S. Radiation effects and peaceful uses of atomic energy in the animal science radiation and biologic capability // *Radioecology.* 1963.
- House M. R. Bursts in evolution // *Adv. Sci.* 1963. Vol. 19. P. 499-507.
- Hsu K. J., He Q., McKenzie J. A. et al. Mass mortality and its environmental and evolutionary consequences // *Science.* 1982. Vol. 216. P. 249-256.
- Heune F. F. von. Die stammesgeschichtliche Gestalt der Wirbeltiere im Lebensablauf // *Palaontol. Ztschr.* 1940. Bd. 22. S. 55-62.
- Huxley J. S. Evolution, the modern synthesis. L.: Alien and Unwin, 1942. 646p.
- Huxley J. S. The evolutionary process // *Evolution as a process.* L.: Alien and Unwin, 1954. P. 1-23.
- Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades // *Upsala Univ. Arsskr.* 1958. N 6. P. 21-39.
- Huxley L. The life and letters of Thomas H. Huxley. N. Y.: Appleton, 1901. Vol. 1. 539 p.
- Ilyin Y. V., Tchurikov N. A., Ananiev E. V. et al. Studies on the DNA fragments of mammals and *Drosophila* containing structural genes and adjacent sequences // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1978. Vol. 42. P. 959-969.
- Jackob F., Monod J. On the regulation of gene activity // *Ibid.* 1961. Vol. 26. P. 193-211.
- Jacket O. Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena: Fischer, 1902. 60 S.
- Johannsen W. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena: Fischer, 1909. 516 S. Idem. 2. Aufl. Jena: Fischer, 1926. 736 S.
- Johannsen W. Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre // *Kultur Gegenwart.* 1915. Bd. 3, N 1/4.
- John B., Gabor M. G. Functional aspects of satellite DNA and heterochromatin // *Intern. Rev. Cytol.* 1979. Vol. 58. P. 1-114.
- Johnson J. C. Occurrence of phyletic gradualism and punctuated equilibria through geological time // *J. Paleontol.* 1982. Vol. 56, N 11. P. 1329-1331.
- Jones J. S. An uncensored page of fossil history // *Nature.* 1981. Vol. 293. P. 427-428.

- Kimura M. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles // *Genet. Res.* 1968. Vol. 11. P. 247-269.
- Kimura M. The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1969. Vol. 63. P. 1181-1188.
- King J. L., Jukes J. H. Non-Darwinian evolution // *Science.* 1969. Vol. 164. P. 788-798.
- King M.-C., Wilson A. C. Evolution at two levels in Humans and Chimpanzees // *Ibid.* 1975. Vol. 188. P. 107-116.
- Karten B. Observation on allometry in mammalian dentitions; its interpretation and evolutionary significance // *Acta zool. Fenn.* 1954. Vol. 85. P. 1-13.
- Karten B. The evolution of polar bear, *Ursus maritimus* Phipps // *Ibid.* 1964. Vol. 108. P. 1-30.
- Karten B. Pleistocene mammals of Europe. Chicago: Aldine, 1968. 317 p.
- Lamotte M. Recherches sur la structure genetique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) // *Bull. biol. France et Belg. Suppl.* 1951. Vol. 35. P. 1-239.
- Lands R. The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci // *Genet. Rev.* 1976a. Vol. 26. P. 221-235.
- Lande R. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution // *Evolution.* 1976b. Vol. 30. P. 314-334.
- Lande R. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement // *Ibid.* 1979. Vol. 33. P. 234-251.
- Lande R. Microevolution in relation to macroevolution // *Paleology.* 1980. Vol. 6. P. 235-238.
- Larson A. Neontological inferences of evolutionary pattern and process in salamander family Plethodontidae // *Evol. Biol.* 1984. Vol. 17. P. 119-217.
- Laskey R. A., Gurdon J. B. Genetic content of adult somatic cells tested by nuclear transplantation from cultured cells // *Nature.* 1970. Vol. 228. P. 1332-1334.
- Lewin R. Evolutionary theorie under fire // *Science.* 1980. Vol. 210. P. 883-887.
- Lewis E. B. Pseudoallelism and gene evolution // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1951. Vol. 16. P. 159-172.
- Lewis E. B. Genetic control and regulation of developmental pathways // *The role of chromosomes in developments* / Ed. M. Locke. N. Y.; L.: Acad. press. 1964. P. 231-252.
- Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation // *Evolution.* 1962. Vol. 16. P. 257-271.
- Lewis H. Speciation in flowering plants // *Science.* 1966. Vol. 152. P. 167-171.
- Lewis H., Lewis M. E. The genus *Clarkia* // *Univ. Calif. Publ. Bot.* 1955. Vol. 20. P. 241-392.
- Lewis H., Raven P. H. Rapid evolution in *Clarkia* // *Evolution.* 1958. Vol. 12. P. 319-336.
- Lewis H., Roberts M. R. The origin of *Clarkia lingulata* // *Ibid.* 1956. Vol. 10. P. 126-138.

- Lewontin R. C., Krakauer J. Distribution of gene frequency as a test of the theory of the selective neutrality of polymorphisms // *Genetics*. 1973. Vol. 74. P. 175-195.
- L'Heritier Ph., Teissier G. Recherches sur la concurrence vitale. Etude de populations mixtes de *Drosophila melanogaster* et *Drosophila funebris* // *C. r. Soc. Biol.* 1935. Vol. 118. P. 1396-1398.
- L'Heritier Ph., Teissier G. Elimination des formes mutantes dans les populations de *Drosophiles*. I. Cas des *Drosophiles "bar"* // *C. r. Soc. Biol.* 1937 a. Vol. 124. P. 880-882.
- L'Heritier Ph., Teissier G. Elimination des formes mutantes dans les populations de *Drosophiles*. II. Cas de *Drosophiles "ebony"* // *C. r. Soc. Biol.* 1937b. Vol. 124. P. 882-884.
- Liniger H. Uber das Dinosauriersterben in der Provence // *Leben und Umwelt*. 1961. Bd. 18, H. 2. S. 27-33.
- Loeblich A. R., Tappan H. Foraminiferal facts, fallacies and frontiers // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1964. Vol. 75. P. 367-392.
- Lovtrup S. *Epigenetics. A treatise on theoretical biology*. N. Y.; L.: Wiley, 1974. 547 p.
- Lovtrup S. La crise du Darwinisme // *Recherche*. 1977. Vol. 8, N 80. P. 642-649.
- Malmgren B. A., Berggren V. A., Lohmann G. P. Species formation through punctuated gradualism in planctonic Foraminifera // *Science*. 1984. Vol. 225 P. 317-319.
- Margoliash E. Primary structure and evolution of cytochrome c // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1963. Vol. 50. P. 672-679.
- Markert C. L., Shaklee J. B., Whitt G. S. Evolution of a gene // *Science* 1975. Vol. 189. P. 112-114.
- Matthew W. D. Climate and evolution // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1915 Vol 24 P. 171-318.
- Mayers J. R., Worsley T. R. Statistical recognition of late cretaceous cyclic sedimentation by means of calcareous nannofossil population studies // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1973. Vol. 13, N 2. P. 81-90.
- Maynard Smith J. *Macroevolution* // *Nature*. 1981. Vol. 289. P. 13-14.
- Mayr E. *Systematics and the origin of species*. N. Y.: Columbia Univ. Press 1942. 334 p.
- Mayr E. *Speciation and systematics* // *Genetics, Paleontology and Evolution*. Princeton: Princeton University press, 1949. P. 281-298.
- Mayr E Change of genetic environment and evolution // *Evolution as a process*. L.: Alien and Unwin, 1954. P. 157-180.
- Mayr E. The emergence of evolutionary novelties // *Evolution after Darwin/ Ed. S. Tax*. Chicago: Univ. Chicago Press, 1960. Vol. 1: The evolution of life, its origin, history and future. P. 349-380.
- Mayr E *Animal species and evolution*. Cambridge (Mass.): Belknap press of Harvard Univ. Press. 1963. 797 p.
- Mayr E. *Evolution and the diversity of life: Selected essays*. Cambridge (Mass.); L.: Belknap press of Harvard Univ. Press, 1979. 721 p.

- Mayr E. The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance. Cambridge (Mass.); L.: Belknap press of Harvard Univ. Press, 1982a. 974 p.
- Mayr E. Speciation and macroevolution // *Evolution*. 1982b. Vol. 36, N 6. P. 1119-1132.
- McClintock B. Mechanisms that rapidly reorganize the genome // *Stadler Symp.* 1978. Vol. 10. P. 25-48.
- Morgan T. H. The physical basis of heredity. Philadelphia; L.: Lippincott, 1919. 305 p.
- Nageli C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. Munchen, 1884. 822 S.
- Nairn A. E. M. Uniformitarianism and environment // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1965. Vol. 1. P. 5-11.
- Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam; Oxford: North-Holland, 1975. 288 p.
- Newell N. D. Phyletic size increase, an important trend, illustrated by fossil invertebrates // *Evolution*. 1949. Vol. 3. P. 103-124.
- Newell N. D. Catastrophism and the fossil record // *Ibid.* 1956. Vol. 10. P. 97-101.
- Newell N. D. Crisis in the history of life // *Sci. Amer.* 1963. N 2. P. 76-92.
- Newell N. D. Revolution in the history of life // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* "Uniformity and simplicity". 1967. N 89. P. 63-89.
- Newell N. D. An outline history of tropical organic reefs // *Amer. Mus. Natur. Hist. Novi.* 1971. N 2465. P. 1-37.
- O'Hare K., Lewis R., Robin G. M. Transcription of the white locus in *Drosophila melanogaster* // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1983. Vol. 80. P. 6917-6921.
- Ohno S. The role of gene duplication in vertebrate evolution // *The biological basis of medicine* / Ed. E. D. Bittar, N. Britar. L.: Acad. press, 1969. Vol. 4. P. 109-132.
- Ohno S. Evolution by gene duplication. B.; Heidelberg; N. Y.: Springer, 1970. 178 p.
- Ohno S., Wolf U., Atkin N. B. Evolution from fish to mammals by gene duplication // *Hereditas*. 1968. Vol. 58. P. 169-187.
- Olson E. C. The evolution of life. L.: Weidenfeld and Nicolson, 1965. 300 p.
- Osborn H. F. The origin of species. Pt 5. Speciation and mutation // *Amer. Natur.* 1927. Vol. 61. P. 5-42.
- Oster G., Alberch P. Evolution and bifurcation of developmental programs // *Evolution*. 1982. Vol. 36, N 3. P. 444-459.
- Pavlow A. La cretace inferieur de la Russie et sa fauno//*Mem. Soc. Natur. Moscou*. 1901. Vol. 16, N 3. P. 1-84.
- Philipstchenko Y. A. Variabilitat und Variation. B.: Borntraeger, 1927. 101 S.
- Powell J. R. The founder-flush speciation theory: An experimental approach // *Evolution*. 1978. Vol. 32. P. 465-474.
- Rabaud E. revolution teratologique // *Scientia*. 1908. Vol. 3. P. 45-64.

- Raup D. M., Gould S. J. Stochastic simulation and evolution of morphology - towards a nomothetic paleontology // Syst. Zool. 1974. Vol. 23. P. 305-322.
- Raup D. M., Sepkosky J. J. Mass extinctions in the marine fossil record // Science. 1982. Vol. 215, N 4539. P. 1501-1503.
- Raup D. M., Sepkosky J. J. Periodicity of extinctions in the geologic past // Proc. Nat. Acad. Sci. US Biol. Ser. 1984. Vol. 81, N 3. P. 801-805.
- Raven C. P. Morphogenesis: The analysis of molluscan development. Oxford Pergamon press, 1966. 311 p.
- Raven C. P. The distribution of special cytoplasmic differentiations of the egg during early cleavage in *Limnaea stagnalis* // Develop. Biol. 1967. Vol. 16. P. 407-437.
- Raven C. P. Transmission d'information du parent a l'oeuf par les cellules folliculaires chez la limnee // Bull. Soc. zool. France. 1972. Vol. 97. P. 225-232.
- Remane A. Die Grundlagen des naturlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest und Partig, 1952. 400 S. Idem. 2. Aufl. Leipzig: Geest und Partig, 1956. 364 S.
- Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart: Enke, 1947. 407 S. Idem. 2. Aufl. Stuttgart: Enke, 1954. 436 S.
- Rensch B. Probleme der berichteten Entwicklung und der Bouplanentstehung. Munchen, 1951.
- Rensch B. Evolution above the species level. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1960a. 419 p.
- Rensch B. The laws of evolution // Evolution after Darwin/Ed. S. Tax. Chicago Univ. Chicago press, 1960b. Vol. 1. P. 95-116.
- Richard Goldschmidt. Controversial geneticist and creative biologist // Experientia. Suppl. 1980. N 35. P. 1-153.
- Ricklefs R. E. Paleontologists confronting macroevolution // Science. 1978. Vol. 199. P. 58-60.
- Riedl R. A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena // Quart. Rev. Biol. 1977. Vol. 52, N 4. P. 351-370.
- Romer A. S. Review of Save - Soderbergh // J. Geol. 1936. Vol. 44. P. 534-536.
- Rosa D. de. L'Hologenese; Nouvelle theorie de revolution et de la distribution geographique des etres vivants. P.: Alcan, 1931. 368 p.
- Rubin G. M. Dispersed repetitive DNAs in *Drosophila* // Mobile genetic elements. N. Y.: Acad. press, 1983. P. 329-362.
- Rubin G. M., Kidwell M. G., Bingham P. M. The molecular basis of P-M hybrid dysgenesis: The nature of induced mutations // Cell. 1982. Vol. 29. P. 987-994.
- Ruse M. Darwinism defended // Evolution and morphogenesis: Proc. I. Intern. Symp. (Pizen, 1984). Prague, 1985. P. 139-152.
- Russel D. A. The biotic crisis at the end of the cretaceous period // Syllogeus. Nat. Mus. Natur. Sci. 1977. N 12. P. 11-24.

- Russel D. A. The enigma of the extinction of the dinosaurs // *Annu. Rev. Earth and Planet. Sci.* 1979. Vol. 7. P. 163-182.
- Salmon J. Recherches sur les variations ontogeniques des membres chez les Vertebres. Etude des Ectromeliens: Th. D. Lille, 1908.
- Schindewolf O. H. Entwurf einer Systematik der Perisephincten // *Neues Jb. Miner.* 1925. Bd. 52. S. 309-343.
- Schindewolf O. H. Palaeontologie, Entwicklungslehre und Genetik. B.: Borntraeger, 1936. 108 S.
- Schindewolf O. H. Beobachtungen und Gedanken zur Deszendenzlehre // *Acta biotheor.* 1937. Bd. 3. S. 195-212.
- Schindewolf O. H. Evolution im Lichte der Palaontologie Bilder aus der Stammesentwicklung der Cephalopoden // *Jena. Ztschr. Med. und Naturwiss.* 1942. Bd. 75. S. 324-386.
- Schindewolf O. H. Grundfragen und Methoden der palaontologischen Chronologie. B.: Borntraeger, 1944. 139 S.
- Schindewolf O. H. Grundfragen der Palaontologie. Geologische Zeitmessung. Organische Stammesentwicklung. Biologische Systematik. Stuttgart: Schweizerbart, 1950a. 506 S.
- Schindewolf O. H. Evolution vom Standpunkt eines Palaontologen // *Ber. Schweiz. palaontol. Ges.* 1952. Bd. 45. S. 374-386.
- Schindewolf O. H. Über die Faunenwende vom Paläozoikum zum Mesozoikum // *Ztschr. Dt. geol. Ges.* 1954a. Bd. 105. S. 153-182.
- Schindewolf O. H. Über die möglichen Ursachen der globalen erdgeschichtlichen Faunenschnitte // *Neues Jb. Geol. und Palaontol.* 1954b. Bd. 10. S. 457-465.
- Schindewolf O. H. Über die ältesten Lebenswelten der Erdgeschichte // *Scientia.* 1960. Bd. 95, N 2. S. 54-60; Suppl. S. 36-42.
- Schindewolf O. H. Neokatastrophismus? // *Ztschr. Dt. geol. Ges.* 1963. Bd. 114. N 2. S. 430-445.
- Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten // *Acad. Wiss. und Lit.* 1968. N 3. S. 735-901.
- Schopf T. J. M. Permo-Triassic extinctions // *J. Geol.* 1974. Vol. 82. P. 129-143.
- Schachert C., Danbar C. O. A text book of geologic. N. Y.: Wiley, 1933. Pt 2: Hist. geol. 291 p.
- Scott G. H. Foraminiferal biostratigraphy and evolutionary models // *Syst. Zool.* 1976. Vol. 25. P. 78-80.
- Simpson G. G. Patterns of phyletic evolution // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1937. Vol. 48. P. 303-314.
- Simpson G. G. Quantum effects in evolution // *Science.* 1941. Vol. 93. P. 463.
- Simpson G. G. Tempo and mode in evolution. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.
- Simpson G. G. The meaning of evolution. N. Y.: Yale Univ. Press, 1949a. 364 p.
- Simpson G. G. Rates of evolution in animals // *Genetics, Palaeontologie, and evolution.* Princeton: Princeton Univ. Press, 1949b. P. 205-228.

- Simpson G. G. Horses. The story of the Horse family in the modern world and through sixty million years of evolution. N. Y.: Amer. Mus. Nat. Hist. 1951. 247 p.
- Simpson G. G. The major features of evolution. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.
- Simpson G. G. The history of life // Evolution after Darwin/Ed. S. Tax. Chicago: Univ. Chicago Press, 1960. Vol. 1. P. 117-180.
- Simpson G. G. This view of life. The World of an evolutionist. N. Y.: Harvourt, Brace and World, 1964. 308 p.
- Simpson G. G. The compleat paleontologist // Annu. Rev. Earth Sci. 1976. Vol. 4. P. 1-13.
- Simpson G. G. Concession to the improbable, an unconventional autobiography. N. Y.: Yale Univ. Press, 1978. 291 p.
- Smith G. P. Evolution of repeated DNA sequences by unequal crossover // Science. 1976. Vol. 191, N 4227. P. 528-535.
- Sender A. Die erdgeschichtlichen Diastrophismen im Lichte der Kontraktionslehre // Geol. Rdsch. 1922. Bd. 13.
- Spradlin A., Rabin G. Drosophila genome organization: conserved and dynamic aspects // Annu. Rev. Genet. 1981. Vol. 15. P. 219-264.
- Stanley S. M. A story of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. 1975. Vol. 72. P. 646-650.
- Stanley S. M. Stability of species in geologic time // Science. 1976. Vol. 192. P. 267-268.
- Stanley S.M. Macroevolution. Pattern and process. San Francisco: Freeman, 1979. 302 p.
- Stebbins G. L. Flowering plants: Evolution above the species level. Cambridge (Mass.): Belknap press of Harvard Univ. press, 1974. 399 p.
- Stebbins G. L. Patterns of speciation // Evolution. San Francisco: Freeman, 1977. P. 195-232.
- Stebbins G. L., Ayala F. J. Is a new evolutionary synthesis necessary? // Science. 1981. Vol. 213, N 4513. P. 967-971.
- Steenis C. G. J. van. Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non adaptive solvatory evolution // Biol. Journ. Linn Soc 1969. Vol. 1. P. 97-133.
- Steinmann G. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig: Engelmann, 1908. 284 S.
- Stille H. Grundfragen der vergleichenden Tektonik. B.: Borntraeeger 1924, 443 S.
- Strid A. Studies in the Aegean flora. XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex with special reference to the problem of non-adaptive radiation // Opera Bot. 1970. N 28. P. 1-169.
- Sturtevant A. H., Dobzhansky Th. Geographical distribution and cytologie of "sex-ratio" in *Drosophila pseudoobscura* and related species // Genetics. 1936. Vol. 21. P. 473-490.
- Tappan H. Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1968. Vol. 4. P. 187-210.

- Tchijevsky A. L. Les epidemics et les perturbations electromagnetiques du milieu exterieur // Hippocrate. 1936. Vol. 4, N 10; 1937. Vol. 5, N 1/10.
- Tchijevsky A. L. La radiation cosmique coinme facteur biologique // Bull. Assoc. intern, biocosm. (Toulon). 1929. N 13. P. 245-250.
- Templeton A. R. The unit of selection in *Drosophila mercatorum*. II. Genetic revolution and the origin of coadapted genomes in parthenogenetic strains // *Genetics*. 1979. Vol. 92. P. 1265-1282.
- Templeton A. R. The theory of speciation via the founder principle // *Ibid.* 1980a. Vol. 94. P. 1011-1038.
- Templeton A. R. Modes of speciation and inferences based on genetic distances // *Evolution*. 1980b. Vol. 34. P. 719-729.
- Terry K. D., Tucker W. H. Biologic effects of supernovae // *Science*. 1968. Vol. 159, N 3813. P. 421-423.
- The quest for a catastrophe // *Science News*. 1980. Vol. 118, N 9. P. 134.
- The origin of higher levels of organisation (Sympos. Washington, 1963) // *Syst. Zool.* 1965. Vol. 14, N 4. P. 245-342.
- Thompson J. H., Woodruff R. C. Mutator genes: Pacesetters of evolution // *Nature*. 1978. Vol. 274, N 5651. P. 317-321.
- Timofeeff-Ressousky N. W. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden; Leipzig: Steinkopff, 1937. 184 S.
- Toon O. B. et al. Evolution of an impact - generated dust cloud and its effects. on the atmosphere // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 1982. N 190. P. 187-200.
- Traite de paleontology / Ed. J. Piveteau. P.: Masson, 1952. Vol. 1. 782 p.
- Tsakas S. C. Geomagnetic reversals as a possible explanation for periods of punctuated speciation on earth // *Genetics*. 1984. Vol. 107, N 3. P. 108.
- Tsakas S. C., David J. R. Speciation burst hypothesis: an explanation for the variation in rates of phenotypic evolution // *Genet. Selec. Evol.* 1986. Vol. 18. P. 351-358.
- Umbgrove J. H. F. On rhythms in the history of the Earth // *Geol. Mag.* 1939. Vol. 76. P. 116-129.
- Urey H. C. Cometary collisions and geological periods // *Nature*. 1973. Vol. 242. P. 32-33.
- Valentine J. W., Campbell C. A. Genetic regulation and the fossil record // *Amer. Sci.* 1975. Vol. 63. P. 673-680.
- Valentine J. W., Moores E. M. Global tectonics and the fossil record // *J. Geol.* 1970. Vol. 80. P. 167-184.
- Van Steenis C. G. J. Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non adaptive solvatory evolution // *Biol. J. Linnean Soc.* 1969. Vol. 1. P. 97-133.
- Van Waesberghe H. Naar een derde evolutie-model // *Vakbl. biol.* 1981. Vol. 61, N 3. P. 50-56.
- Van Waesberghe H. Towards an alternative evolution model // *Acta biotheor.* 1982. Vol. 31. P. 3-28.
- Van Valen L., Sloan R. E. Ecology and the extinction of the dinosaurs // *Evol. Theory*. 1977. Vol. 2. P. 37-64.

- Vandel A Chromosome number, polyploidy and sex in the animal kingdom // Proc Roy. Soc. London. A. 1938. Vol. 107. P. 519-541.
- Vandel A. Evolution et embryologie // Rev. sci. 1948. Vol. 86. P. 474-480.
- Vandel A. L'Homme et revolution. P.: Gallimard, 1949. 201 p.
- Vandel A Analyse de quelques tendances de l'evolutionnisme contemporain // Rev. sci. 1951. Vol. 89, N 3309. P. 27-35.
- Vandel A. L'evolution consideree comme phenomene de developpement. Les variations de *Phymatoniscus tuberculatus* Racovitza (Crustace, Isopode terrestre) //Bull. biol. France, et Belg. 1954..Vol. 87. P. 414-430.
- Vandel A. L'orientation fondamentale de l'evolution progressive // Probl. evol. 1955 P. 35-45.
- Vandel A L'Homme et revolution, 2e ed. P.: Gallimard, 1958. 201 p.
- Vandel A. Evolution et autoregulation // Ann. biol. 1963. Vol. 4, N 3/4. P. 179-197.
- Vandel A. Une prospective de revolution//Ann. biol. 1965. Vol. 4. P. 367-378.
- Vandel A. La genese du vivant. P.: Masson, 1968. 279 p.
- Vorontsov N. N., Lyapunova E. A. Two ways of speciation // Evolutionary biology of transient unstable populations / Ed. A. Fontdevila. B.; Heidelberg; N Y.: Springer, 1989. P. 221-245.
- Vries H de. Die Mutationstheorie: In 2 Bd. Leipzig: Von Veit, 1901-1903. Bd. 1. 1901. 648 S.; Bd. 1903. 752 S.
- Vries H de. Arten und Varietaten und ihre Entstehung durch Mutation. B.: Borntraeger, 1906. 530 S.
- Vries H de. Phylogenetische und gruppenweise Artbildung // Flora. 1918. Bd. 1, N 11. S. 208-226.
- Waaen W. Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus* // Geogn. Palaontol. Beitr. 1868. Bd. 2. S. 179-257.
- Waddington C. H. The strategy of the genes. L.: Alien and Unwm, 1957. 262 p.
- Waddington C. H. Paradigm for an evolutionary process // Towards a theoretical biology. Edinburgh: Edinb. Univ. Press, 1968-1969. Vol. 2. 351 p.
- Wallace B. The influence of genetic systems on geographical distribution // Cold Spring Harbor Symp. Quant Biol. 1959. Vol. 24. P. 193-204.
- Walter J. Geschichte der Erde und des Lebens. Leipzig, 1908.
- Webb S. D. Extinction - origination equilibria in late Cenozoic land mammals of North America//Evolution. 1969. Vol. 23. P. 688-702.
- Wedekind R. Uber Virenzperioden (Bliiteperioden) // S.-Ber. Ges. Beford. Naturwiss. Marburg, 1920. Bd. 55.
- Wedekind R. Umwelt, Anpassung und Beeinflussung, Systematik und Entwicklung im Lichte erdgeschichtlicher Uberlieferung // Ibid. 1927. Bd. 62. S. 237-245.
- Westoll T. S. Mountain revolutions and organic evolution // Evolution as a process. L.: Alien and Unwin, 1954. P. 252-263.

- Wettstein F. Morphologic und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage // *Bibl. genet.* 1928. Bd. 10.
- White M. J. D. Models of speciation // *Science*. 1968. Vol. 159. P. 1065-1070.
- White M. J. D. Chromosomal rearrangements and speciation in animals // *Annu. Rev. Genet.* 1969. Vol. 3. P. 75-98.
- White M. J. D. *Animal cytology and evolution*, 3rd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1973. 961 p.
- White M. J. D. Speciation in the Australian Morabine Grasshoppers. The cytogenetic evidence // *Genetic mechanisms of speciation in insects*. Sydney: Austral. and N. Z. Book, 1974. P. 57-68.
- White M. J. D. Chromosomal repatterning - regularities and restrictions // *Genetics*. 1975. Vol. 79. P. 62-72.
- White M. J. D. *Models of speciation*. San Francisco: Freeman, 1978a. 455 p.
- White M. J. D. Chain processes in chromosomal speciation // *Syst. Zool.* 1978b. Vol. 27. P. 285-298.
- White M. J. D. Speciation: is it a real problem? // *Scientia*. 1979. Vol. 114, N 5/8. P. 453-480.
- Wigand A. *Der Dardwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers*. Braunschweig: Vieweg, 1874. Bd. 1. 462 S.
- Williamson P. G. Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana basin // *Nature*. 1981. Vol. 293. P. 437-
- Williamson P. G. Morphological stasis and developmental constraint: real problems for neo-Darwinism // *Evolution now. A century after Darwin*. San Francisco: Freeman. 1982. P. 171-174.
- Willis J. C. *Age and area. A study in geographical distribution and origin of species*. Cambridge, 1922. 259 p.
- Willis J. C. The origin of species by large, rather than by gradual change and by Guppy's method of differentiation // *Ann. Bot.* 1923. Vol. 37. P. 605-628.
- Wilson A. C. Evolutionary importance of gene regulation // *Stadler Symp. Univ. Missouri*. 1975. Vol. 7. P. 117-133.
- Wilson A. C. *Gene regulation in evolution // Molecular evolution / Ed. F. J. Ayala. Sunderland (Mass.): Sinauer Assoc., 1976. P. 225-234.*
- Wilson A. C., Bash G. L., Case S. M., King M. C. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution // *Proc. Nat. Acad. Sci_ USA*. 1975. Vol. 72. P. 5061-5065.
- Wilson A. C., Carlson S. S., White T. T. Biochemical evolution? // *Annu. Rev. Biochem.* 1977. Vol. 46. P. 573-639.
- Wilson A. C., Maxson L. R., Sarich V. M. Two types of molecular evolution-Evidence from studies of interspecific hybridization // *Proc. Nat. Acad. Sci" USA*. 1974a. Vol. 71. P. 2843-2847.
- Wilson A. C., Sarich V. M., Maxson L. R. The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein-and anatomical evolution // *Ibid.* 1974b. Vol. 71. P. 3028-3030.

- Wilson A. C., White T. T., Carlson S. S., Cherry L. M. Molecular evolution and cytogenetic evolution // Molecular human cytogenetics. N. Y.: Acad. press, 1977. P. 375-393.
- Winkler H. Uber die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung // Ztschr. ind. Abstamm. und Vererbungslehre. 1924. Bd. 33.
- Wolpoff M. H. Transition and continuity in Pleistocene hominid evolution // Amer. J. Phys. Anthropol. 1982. Vol. 57, N 2. P. 241-242.
- Woodward A. S. The relation of palaeontology to biology // Annu. Mag. Natur. Hist. 1906. Vol. 18, N 106. P. 312-318.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97- 159.
- Wright S. Physiological genetics, ecology of populations, and natural selection // Evolution after Darwin/Ed. S. Tax. Chicago: Univ. Chicago press, 1960. Vol. 1. P. 429-476.
- Wright S. Comments on the preliminary working papers of Edem and Waddington // Mathematical challenges to the Neodarwinian interpretation of evolution. Philadelphia: Wistar Inst. press, 1967. Vol. 5. P. 117-121.
- Wright S. Evolution and the genetics of populations. Chicago: Univ. Chicago press, 1978. Vol. 4: Variability within and among natural populations. 580 p.
- Wright S. Genic and organismic selection // Evolution. 1980. Vol. 34. P. 825- 843.
- Wright S. Character change, speciation and the higher taxa // Evolution. 1982, Vol. 36, N 3. P. 427.
- Zemek K., Mlikovsky J., Socha R. Multilevel system of heredity and its onto-genetic and phylogenetic consequences // Evolution and morphogenesis: I. Proc. Intern. Symp. (Pizen, 1984). Prague: Czechosl. Acad. Sci., 1985. P. 75-87.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение

1

ОБЩИЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ УЧЕНИЯ О МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Учение о макроэволюции в системе общей теории эволюции

Возникновение понятия макроэволюции

Объект изучения в макроэволюции

Организмоцентризм или популяционизм?

Типология гипотез о соотношении микро- и макроэволюции

О единстве факторов макро- и микроэволюции в синтетической теории

Трудности, вставшие перед проблемой видообразования и генетикой популяций

Что нужно для превращения популяции в новый вид?

Возникновение альтернативных гипотез видообразования и макроэволюции

Множественность путей макроэволюции

Методы построения моделей макроэволюции

2

ОТ УЧЕНИЯ О СМЕНАХ ФЛОР И ФАУН ДО КОНЦЕПЦИИ ОРТОГЕНЕЗА

Бюффон и Кювье

Ламарк и Дарвин

Неоламаркисты Нэгели и Коп

Годри и Вааген

Ортогенез Эймера

3

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О НАДВИДОВОЙ ЭВОЛЮЦИИ В ПЕРИОД С 1900 г. ДО НАЧАЛА 40-х ГОДОВ XX в.

Проблемы надвидовой эволюции в трудах Г. де Фриза

Финалистическая концепция Л. Кено

Генетики о специфичности движущих сил надвидовой эволюции. Взгляды Ю. А. Филипченко

Взгляды палеонтологов

Макроэволюционные идеи Л. С. Берга и Д. Н. Соболева

4

ЭКТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ ЭТАПНОСТИ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ XX в.

Первые гипотезы сопряженной эволюции

Идея сопряженной эволюции в работах советских исследователей

Критика гипотез сопряженной эволюции

5

ЭКСТРАТЕЛЛУРИЧЕСКИЕ И ЭКТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ ЭТАПНОСТИ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XX в.

"Космическая" гипотеза О. Шиндевольфа и ее критика

Гипотеза В. И. Красовского и И. С. Шкловского. Расширение исследований в области космической и радиационной биологии

Возрождение астероидной гипотезы

Теллурические гипотезы Н. Ньюэлла и В. А. Красилова

Трудности в оценке массовых вымирании

6

МАКРОМУТАЦИОНИСТСКИЕ ГИПОТЕЗЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ 40-50-х ГОДОВ XX в.

Гипотеза Р. Гольдшмидта

Судьба гипотезы Р. Гольдшмидта

Онтомутации А. Далька

7

ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ 40-60-х ГОДОВ XX в., ВОЗНИКШИЕ В РАМКАХ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ

Значение книги Дж. Симпсона (1944) для сближения палеонтологии с генетикой и неонтологией

Гипотеза "квантовой эволюции" Дж. Симпсона

Гипотезы внезапного видообразования Э. Майра и В. Гранта

Первая книга по проблемам макроэволюции

8

УПРОЧЕНИЕ САЛЬТАЦИОНИЗМА В 50-70-х ГОДАХ XX в.

Теория типострофизма О. Шиндевольфа

Критика сальтационистских концепций макроэволюции представителями синтетической теории

Сальтационистские гипотезы в СССР

9

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О НЕКОТОРЫХ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Изучение гетерохроний

Педоморфоз

Особый модус онтофилогенетических гетерохроний и принцип филогенетического опережения как реальный механизм макроэволюции

10

СОВРЕМЕННЫЕ МОДЕЛИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ И ДИСКУССИЯ ПО ПРОБЛЕМАМ ЕЕ ФАКТОРОВ И МЕХАНИЗМОВ

Возникновение гипотезы прерывистого равновесия

Значение книги С. Стэнли (1979)

Возможна ли окончательная оценка гипотезы?

Идея макроэволюции через дупликацию генов

Новейшие представления о генетике видообразования и макроэволюции

Заключение. Нужен ли "новый синтез"?

Список литературы

1 В основополагающем труде Хаксли [Huxley, 1942] термины микро- и макроэволюция упомянуты вскользь и только в связи с критикой гипотезы Гольдшмидта [Р. 456-457].

- 2 Термин "арогенез" вместо якобы более узкого "ароморфоз" А. Н. Северцова ввел А. Л. Тахтаджян [1951].
- 3 Поскольку макроэволюция создает таксономическое разнообразие, некоторые исследователи находят для нее еще один синоним - "кладогенез" [Кейлоу, 1986].
- 4 Так, в СССР за последние 10 лет прошли симпозиум "Микро- и макроэволюция" (Тарту, 1980), Первая Всесоюзная конференция по проблемам макроэволюции (Москва, 1984), а также Всесоюзная конференция "Современные проблемы дарвинизма" (Москва, 1984), Симпозиум по методологическим проблемам эволюционной теории (Тарту, 1984) и Юбилейная конференция "А. Н. Северцов и современность" (Москва, 1986), в программе которых проблема соотношения этих уровней эволюции заняла видное место.
- 5 В одном из последних выступлении Тимофеев-Ресовский [1980] несколько смягчил свою позицию, высказавшись в пользу известной специфичности закономерностей макроэволюции. Его тезису о единстве механизмов макро- и микроэволюции противоречило признание значения "межвидовой конкуренции", возникающей на надвидовом уровне эволюции. Этот факт неизменно отмечался в работах Тимофеева-Ресовского на протяжении длительного времени.
- 6 По сравнению с градуалистической моделью синтетической теории свою сальтационистскую концепцию Тахтаджян [1983] считает всего лишь дополнительной и в большей мере приложимой к эволюции растений.
- 7 Разумеется, метод дедукции включает и эмпирические обобщения, связываемые друг с другом цепью логических посылок.
- 8 Согласно данным [Алтухов, 1983], сам по себе признак репродуктивной изоляции, имеющий в разных систематических группах разное генетическое содержание, не может служить генетическим маркером, доступным популяционно-генетическому исследованию.
- 9 См., например, работы В. А. Ратнера [1977] и Б. М. Медникова [1987]. В гл. 10 будет показано, каким образом, согласно гипотезе Медникова, дилемма Холдейна может быть снята поливалентностью видов.
- 10 Подобные элементарные популяции были выделены еще в 40-х годах Н. В. Лебедевым.
- 11 Стабильность аллельных частот в одном случае и лабильность в другом определяются разными генетическими маркерами.
- 12 Формируя искусственные популяции *D. pseudoobscura* на базе особей, взятых из четырех географически различных местообитаний, Пауэлл за 30 поколений получил три популяции, особи которых приобрели поведенческую репродуктивную изоляцию.
- 13 Первая жизнеспособная гомозиготная особь, образовавшаяся от соединения двух гетерозигот по редкой хромосомной мутации, есть представитель нового вида [Алтухов, 1983. С. 191-192].

14 В отношении видообразования это положение справедливо лишь частично, как следует из работ Герасимовой, Буша, Гранта и Темпльтона.

15 Бюффон ошибочно называл слонами мамонтов.

16 В числе немногочисленных палеонтологов-дарвинистов первой трети XX в. можно указать Л. Долло, Д. Скотта и особенно советских - Н. И. Андрусова, А. П. Карпинского, А. П. Павлова, А. А. Борисяка.

17 Термин "антислучайность" был заимствован Кено у А. Эддингтона [Eddington, 1936].

18 За плазмогены была принята ДНК, локализованная, как это установили в дальнейшем, в митохондриях и пластидах.

19 Здесь мы имеем в виду только взгляды Филипченко на субстрат родовых признаков, ошибочность которых очевидна, но вовсе не его идею об особой природе и специфических механизмах эволюции этих признаков. Отвергать данную идею было бы по крайней мере преждевременным. Однако и о материальной основе родовых признаков высказывалось мнение, что открытые современной генетикой повторная ДНК и дублицированные гены могут выступать в качестве того "иного генетического материала"; который Филипченко предположительно назвал плазмоном [Александров, 1982].

20 Идеи цикличности и старения филогенетических ветвей позднее придерживались даже некоторые представители синтетической теории эволюции [Rensch, 1947, 1954; Simpson, 1960].

21 Иное дело - взгляды Берга на закономерности макроэволюции. Они, бесспорно, опираются и на ряд обоснованных суждений, которые только в наши дни получают должную оценку.

22 Берг сомневается в том, что описанные Э. Бауром [Баур, 1913; Baug, 1924] множественные вариации у львиного зева представляют собой настоящие мутации. Работе же С.С. Четверикова [1926] к моменту написания "Номогенеза" еще не суждено было появиться.

23 Соболев допускал частичную обратимость макроэволюции.

24 А. Л. Чижевский был убежден в глобальном воздействии солнечной и космической радиации на весь органический мир. Он, в частности, писал: "Жизнь... в значительно большей степени есть явление космическое, чем земное... Начиная с круговорота атмосферы... многолетней периодичности в физико-химической жизни Земли и кончая сопутствующими этим процессам изменениями в органическом мире, мы всюду находили циклические процессы, являющиеся результатом воздействия космических сил...

Если бы мы продолжали наш анализ далее, то увидели бы, что максимумы и минимумы космических и географических явлений согласно совпадают с максимумами и минимумами тех или иных явлений в органическом мире" [Tchijevsky, 1936-1937; цит. по: Чижевский, 1976. С. 33-34].

25 Большинство палеонтологов эта гипотеза была встречена весьма скептически, и она до сих пор не пользуется среди них полным признанием.

- 26 Термин сингенез, обозначающий в отличие от сукцессии филогенетическое развитие сообществ организмов, был предложен Дю Рие [Du Rietz, 1921].
- 27 Термин анастрофа, предложенный для обозначения образования высших таксонов В. Вальтером, введен в обиход Б. Реншем [Rensch, 1954].
- 28 В связи с этим изложение основ эволюционной теории, начиная с элементарных уровней, принятое в написанных с позиций "синтетистов" учебниках, мы считаем порочным.
- 29 На Западе климатической гипотезы этапности макроэволюции в настоящее время придерживаются Дж. Черфас [1984], С. Стэнли [1984], С. Уэбб [1986], А. Фишер [1986]. Фишер выделяет два суперцикла фанерозоя продолжительностью по 300 млн. лет.
- 30 В 1936 г., не будучи в состоянии примириться с нацистским режимом, установившимся в Германии, Гольдшмидт эмигрировал в США, где занял должность профессора Калифорнийского университета.
- 31 "Целесообразность использования чужого" (нем.), т.е. приспособления других видов.
- 32 Гольдшмидт полагал, что хромосома представляет собой очень длинную белковую молекулу, составленную из остатков аминокислот.
- 33 Здесь Гольдшмидт оставляет за этим принципом в качестве сферы его действия микроэволюцию.
- 34 Впервые Дальк изложил свою концепцию на двух симпозиумах Международной Академии философии наук [Брюсель, 1947; Париж, 1949].
- 35 Подобно Ванделю и Дальку, советские исследователи Г. П. Короткова и Б. П. Токин [1976 а, в] пришли к заключению, что такие параметры зародыша, как градиенты и типы симметрии, вовсе не "закодированы" в ДНК, а связаны с общей архитектурой гонады.
- 36 И этот вывод Далька, напоминающий сходные представления Филипченко, Берга, Ванделя и других исследователей, находит подтверждение в современных наблюдениях. Так, в ходе 20-летних исследований на *Drosophila melanogaster* М. Д. Голубовским [1978] обнаружен новый феномен: вспышка мутаций одновременно во многих географически удаленных популяциях, являющаяся результатом транспозиции мобильных генетических элементов, имевшей место у самок задолго до начала мейоза.
- 37 Любопытно, что вскоре Симпсон [Simpson, 1953. P. 339] счел нужным отказаться от всех трех терминов как уже "выполнивших назначение". В дальнейшем изложении мы не будем специально выделять мегауровень, а включим его в общее понятие макроэволюции. Во избежание некорректности в изложении взглядов Симпсона мы будем также иногда говорить об эволюции на надвидовом уровне.
- 38 Приведенные соображения относятся к самому процессу эволюции. Что касается его результата, то Симпсон отстаивает "совершенную непрерывность в эволюции" видов и родов, а в отношении всех прочих таксонов вынужден признать, что непрерывные и последовательные ряды форм у них не

только редки, но, по существу, отсутствуют [Симпсон, 1948, С. 165-166]. С этим различием, вероятнее всего, и связано выделение Симпсоном уровней макро- и мегаэволюции.

39 Со времени написания книги Симпсона положение не изменилось, и новых промежуточных форм между высшими подразделениями системы до сих пор не обнаружено [см., например: Гулд, 1986; Рэфф, Кофмен, 1986].

40 Сам термин произведен Симпсоном от латинского слова "phylum" (в смысле филогенетическая ветвь), поскольку именно в большинстве филумов преобладает линейная, или "дорожкообразная", эволюция. Впервые предложен в его статье [Simpson, 1937].

41 См. первое упоминание в "Science" [Simpson, 1941].

42 Отвергая эту теорию, А. А. Парамонов не обратил внимания на реальность самого явления преадаптации.

43 В советской литературе ее принято именовать генотипической средой, что точно выражает суть концепции.

44 Имеется в виду книга "Факторы эволюции", изданная в Филадельфии и Торонто в 1949 г.

45 Находки, сделанные позднее, позволили отодвинуть время возникновения млекопитающих на конец триаса.

46 Эти данные заимствованы из английского издания книги Ренша [Rensch, 1960. P. 101-103].

47 Ренш указывает, что термин "анагенез" был впервые использован Гайэтом в 1875 г., но в ином смысле.

48 В другой работе Ренш [Rensch, 1960a] выделил третий путь эволюции - регресс.

49 См., например, многочисленные ссылки на Гольдшмидта [Schindewolf, 1950a. S. 282, 403, 407, 408, 425, 426].

50 Рациональная идея об усилительной функции онтогенеза (амплификация), но только по отношению к генным мутациям была разработана в биологии представителями органического индетерминизма - американским физиологом Р. Лилли (1927) и немецким физиком П. Иорданом (1936). Можно считать абсолютно достоверным, что даже минимальные сдвиги в генетической программе развития в ходе реализации в процессе морфогенеза резко усиливаются (амплифицируются) и способны приводить к значительным изменениям фенотипа [Oster, Alberch, 1982]. Л. П. Татаринев [1987] признает, что такие изменения могут носить признаки сальтаций, но, как он тут же справедливо отмечает в связи с этим, само по себе появление даже крупной индивидуальной морфологической абберации еще не превращает ее носителя в новый вид. Тем более маловероятна метаморфоза на уровне признаков высших таксонов. Татаринев резюмирует, что в силу сопряженности морфогенетических процессов с генетическими программами и в силу контроля тех и других со стороны естественного отбора нельзя с уверенностью утверждать, что филогенетические структурные преобразования осуществляются путем онтогенетических сальтаций.

- 51 Примеры таких еще не разделившихся таксонов уже обнаружены. Один из них-большая панда (*Ailuropoda melanoseuca*), представитель монотипического рода, известного только с плейстоцена и, по заключению Д. Дэвиса [Davis, 1964], заслуживающего в отряде хищных статуса отдельного подсемейства или даже семейства.
- 52 Эта статья была написана Любищевым в 1967 г.
- 53 В ряде случаев Тахтаджян трактует архаллакис как сочетание девиаций с терминальными аббревиациями [Тахтаджян, 1964].
- 54 Ахондроплазия - образование непропорционально коротких конечностей.
- 55 Теперь их известно уже около 20 [Северцов, 1981].
- 56 Под "памятью" филума мы понимаем целостную систему онтогенетического развития, отдельные потенции которой, не реализуемые при современных условиях существования, остаются закодированными в группах нефункционирующих генов и в механизмах морфогенеза.
- 57 Систематическое выступление Майра (с 1954 г.) против этого положения и его высказывания в пользу обильного видообразования до конца 70-х годов не имели решающего успеха.
- 58 Однако оценки итогов конференции не были однозначными, в чем легко убедиться, сравнив два отчета [Lewin, 1980; Maynard Smith, 1981].
- 59 Это наиболее простой и рационально оправданный путь осуществления макроэволюции, как уже говорилось, разделяется также Красиловым [1977], Грантом [1980] и др.
- 60 Исключение составляет точка зрения Стэнли, частично допускающего видообразование через полиморфизм и точковые мутации [Stanley, 1979. P. 172-178].
- 61 На существование подобного соответствия генетики обратили внимание уже в 20-30-е годы XX в., сравнивая хромосомные карты, составленные тогда еще для весьма ограниченного круга видов.
- 62 Одним из прямых предшественников Оно можно считать Э. Льюиса, высказавшего в 50-х годах предположение, что "комплексные локусы" могли возникнуть путем дупликации.
- 63 Относя видообразование к сфере микроэволюционных процессов, Оно не обращает внимание на разнокачественность возникающих видов, часть которых оказывается у истоков макроэволюционных трендов.
- 64 В связи с тем что в данной работе мы не касаемся проблемы горизонтального переноса генетической информации, мы не рассматриваем и соответствующих представлений Оно, который, кстати, уделил вопросу об участии вирусов в дупликации генов позвоночных очень мало внимания.
- 65 Первоисточником в смысле материального механизма, но не в смысле первопричины, каковой могут быть, по мнению ряда исследователей, изменения биоценотической обстановки.
- 66 Б. М. Медников и А. С. Антонов [1974] с самого начала выступили с обоснованным опровержением этой гипотезы.
- 67 Супергены были описаны в начале 50-х годов К. Дарлингтоном и К. Мазером.

68 У высших организмов количество сателлитной ДНК во много раз превышает долю ее активно функционирующей части. Так, в геноме человека на структурные гены приходится всего 3% от общего содержания ДНК [Дубинин, 1987].

69 Вспомним, что на возможность существования немутационных форм изменчивости задолго до Голубовского обращали внимание Филипченко, Гранджан и Вандель (см. гл. 6).

70 Речь идет, конечно, не об обратной передаче информации от белка к молекулам РНК и ДНК, что в свете данных молекулярной генетики невозможно, а о селективных процессах в геноме (в том числе в избыточной ДНК), создающих видимость наследования по Ламарку.

71 Следует иметь в виду, что данная гипотеза как возможный механизм внезапного видообразования пока опирается на узкую фактическую базу. Явление транспозиционных взрывов обнаружено только в эксперименте и только в особой линии дрозофилы, в которой содержится фактор *male recombination*.

72 Распространенное мнение, будто с созданием генетики была полностью устранена опасность возможного заблачивания новых признаков, ошибочно. В большинстве случаев для надежной фиксации таких признаков в популяции отбора недостаточно и необходимо участие изолирующих механизмов.