

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ
им. С. И. ВАВИЛОВА

ЧАРЛЬЗ ДАРВИН И СОВРЕМЕННАЯ БИОЛОГИЯ

Труды Международной научной конференции
21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург

Ответственный редактор-составитель Э. И. Колчинский
Редактор-составитель А. А. Федотова



Нестор-История
Санкт-Петербург
2010

УДК ^a069.5^a575.8

ББК 79.102 + 28.02

Ч 20

Президент оргкомитета:

вице-президент РАН, председатель СПб НЦ РАН, академик *Ж. И. Алфёров*

Сопредседатели оргкомитета:

первый проректор по учебной и научной работе СПбГУ,
декан биолого-почвенного факультета СПбГУ профессор *И. А. Горлинский*;
зам. председателя Санкт-Петербургского научного центра РАН, директор
Санкт-Петербургского филиала Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
академик *С. Г. Инге-Вечтомов*;
директор Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники
им. С. И. Вавилова РАН профессор *Э. И. Колчинский*

Редакционная коллегия:

*В. С. Баранов, М. П. Баранов, Н. Е. Берегой, Л. Я. Боркин, Н. П. Весёлкин,
Я. М. Галл, А. В. Говорунов, И. А. Горлинский, Л. А. Джапаридзе, А. К. Дондуа,
С. Г. Инге-Вечтомов, Э. И. Колчинский (отв. ред.-сост.), М. Б. Коначев,
М. В. Лоскутова, А. С. Мамзин, Ю. В. Наточин, А. В. Полевой (отв. секр.),
С. В. Рожнов, А. Ю. Розанов, Э. А. Тропп, А. А. Федотова (ред.-сост.)*

Издание осуществлено при финансовой поддержке

Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-02003-э_д)

Ч 20 **Чарльз Дарвин и современная биология.** Труды Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). — СПб.: Нестор-История, 2010. — 820 с., ил.

ISBN 978-5-98187-622-6

Сборник трудов Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология», состоявшейся 21–23 сентября 2009 г. в Санкт-Петербурге, посвящен 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 150-летию выхода в свет его знаменитой книги «Происхождение видов». В сборнике рассмотрены теоретические и историко-научные проблемы современной эволюционной биологии, характер и степень влияния идей Ч. Дарвина на развитие науки и общества в XIX–XX веках, а также та ключевая роль, которую эволюционная теория продолжает играть в поисках ответов на новые вызовы XXI века. Каждая статья снабжена русским и английским резюме.

УДК ^a069.5^a575.8

ББК 79.102 + 28.02

ISBN 978-5-98187-622-6



9 785981 876226

© Санкт-Петербургский филиал ИИЕТ РАН, 2010

© Э.И. Колчинский, А.А. Федотова и коллектив авторов, 2010

© Издательство «Нестор-История», 2010

Научное издание

Корректор *Н.В. Стрельникова*
Оригинал-макет *Л.А. Философова, С.В. Кассина*
Дизайн обложки *С.А. Романова*

Издательство «Нестор-История»

197110, СПб., Петрозаводская ул., д. 7

Тел.: (812)235-15-86

e-mail: nestor_historia@list.ru

www.rossica.su

Подписано в печать 25.11.2010. Формат 70х100/16
Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 51,25
Тираж 700 экз. Заказ № 1837

Отпечатано в типографии «Нестор-История»
198095, СПб., ул. Розенштейна, д. 21
Тел.: (812)622-01-23

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
SAINT PETERSBURG SCIENTIFIC CENTER
SAINT PETERSBURG BRANCH OF THE INSTITUTE FOR THE HISTORY
OF SCIENCE AND TECHNOLOGY NAMED AFTER S. I. VAVILOV

CHARLES DARWIN

and

MODERN BIOLOGY

Proceedings of the International Academic Conference
21–23 September, 2009

Editor in chief E. I. Kolchinsky
Editor A. A. Fedotova



Nestor-Historia
Saint-Petersburg
2010

President of the organizing committee:
Vice-President of the RAS, Chairman of the Presidium of the SPbSC RAS,
Academician *Zhores I. Alferov*

Chairmen of the organizing committee:
Chief Pro-Rector for Academic Affairs and Research, Dean of Faculty of Biology,
the SPb State University, Professor *Igor A. Gorlinsky*
Vice-Chairman of the Presidium of the SPbSC RAS, Director of the St. Petersburg Branch
of the Vavilov Institute of General Genetics, Head of Department of Genetics and Selection
of SPb State University, Academician *Sergei G. Inge-Vechtomov*
Director of the St. Petersburg Branch, S. I. Vavilov Institute for the History of Science and
Technology, Professor *Eduard I. Kolchinsky*

Editorial board:
M. P. Baranov, V. S. Baranov, N. E. Beregov, L. Ya. Borkin, Ya. M. Gall, A. V. Govorunov,
I. A. Gorlinsky, L. A. Dzhaparidze, A. K. Dondua, A. A. Fedotova (editor), S. G. Inge-Vechtomov,
E. I. Kolchinsky (editor in chief), M. B. Konashev, M. V. Loskutova, A. S. Mamzin, Yu. V. Natochin,
A. V. Polevoi (secretary), A. Yu. Rozanov, S. V. Rozhnov, E. A. Tropp, N. P. Veselkin

The Publication of the Proceedings is financially supported by the Russian Foundation for Basic
Research (project № 09-04-02003-а_д)

Charles Darwin and Modern Biology. Proceedings of the international academic conference “Charles Darwin and Modern Biology” (21–23 September, 2009). — St. Petersburg : Nestor-Historia, 2010. — 820 p.

ISBN 978-5-98187-622-6

The international academic conference “Charles Darwin and Modern Biology” (21–23 September, 2009, St. Petersburg, Russia) was devoted to the Charles Darwin’s bicentennial and the 150 anniversary of his ‘Origin of Species’. The Proceedings examine theoretical and historical problems of modern evolutionary biology, the influence of Charles Darwin’s ideas on the development of science and society in the 19th–20th centuries, the key role of the evolutionary theory in solving the problems of the 21st century. All papers are supplemented with summaries in Russian and English.

СОДЕРЖАНИЕ Contents

Предисловие	13
Introduction	

Жизненный и творческий путь Ч. Дарвина	23
Course of Life and Creative Development of Ch. Darwin	

ПЛЕНАРНАЯ ЛЕКЦИЯ PLENARY LECTURE

Margulis L. Symbiogenesis. A New Principle of Evolution Rediscovery of Boris Mikhaylovich Kozo-Polyansky (1890–1957)	34
Маргулис Л. Симбиогенез. Новый принцип эволюции: восстановление приоритета Б. М. Козо-Полянского (1890–1957)	

ГЕНЕТИКА И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР GENETICS AND NATURAL SELECTION

Инге-Вечтомов С. Г. Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции	49
Inge-Vechtomov S. G. Variability, Template Principle and the Theory of Evolution	

Колчанов Н. А., Суслов В. В., Пономаренко М. П. Эволюция в пространстве возможностей: Дарвин и Вавилов	61
Kolchanov N. A., Suslov V. V., Ponomarenko M. P. Possibility Spaces and Evolution: Darwin and Vavilov	

Чернов Ю. О. Белковая наследственность и эволюция	76
Chernoff Yu. O. Protein-Based Inheritance and Evolution	

Журавлева Г. А. Возникновение новых белков за счет дупликаций генов	95
Zhouravleva G. A. The Origin of Novel Proteins by Gene Duplication	

Голубовский М. Д. Принцип факультативности, обобщенная концепция генома и наследственная изменчивость	111
Golubovsky M. D. Facultativeness Principle, Generalized Genome Concept and Hereditary Changes	

Хромов-Борисов Н. Н. Полвека с Центральной догмой молекулярной биологии	125
Khromov-Borisov N. N. Half a Century with the Central Dogma of Molecular Biology	

Марвин А. М., Давиденко К. А., Марвин Н. А., Крысова Л. В., Антосюк О. Н. Длительный направленный отбор как источник наследственной изменчивости	133
Marvin A. M., Davidenko K. A., Marvin N. A., Krysova L. V., Antosjuk O. N. The Long Directed Selection as a Source of Hereditary Variability	

Zakharov I. K., Ilinsky Yu. Yu., Vaulin O. V., Sinyansky Ya. Ya., Bocherikov A. M., Koromyaslov Yu. A., Ivannikov A. V., Voloshina M. A., Zakharenko L. P., Kovalenko L. V., Cheresiz S. V., Yurchenko N. N. Dynamic Processes Shaping the Gene Pools in the Natural Populations of <i>Drosophila melanogaster</i>	142
Захаров И. К., Илинский Ю. Ю., Ваулин О. В., Синянский Я. Я., Бочериков А. М., Коромыслов Ю. А., Иванников А. В., Волошина М. А., Захаренко Л. П., Коваленко Л. В., Чересиз С. В., Юрченко Н. Н. Динамические процессы в генофондах природных популяций <i>Drosophila melanogaster</i>	
Ермаков Е. Л., Гречаный Г. В. Сезонный отбор по изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы	153
Ermakov E. L., Grechanyi G. V. Seasonal Selection on Variability of the Quantitative Morphological Characters in Natural Drosophila Population	
Миронова Т. А., Сапельников С. Ф. Сравнительная изменчивость краниологических признаков тёмной (<i>Microtus agrestis</i>) и форм обыкновенной полёвки (<i>Microtus arvalis s.l.</i>)	162
Mironova T. A., Sapelnikov S. F. Comparative Variability of Skull Characters of Sibling Species <i>Microtus arvalis s.l.</i> and <i>Microtus agrestis</i>	
Трапезов О. В., Трапезова Л. И. Эффекты дестабилизирующего отбора. Американская норка (<i>Mustela vison Schreber, 1777</i>) как модель	170
Trapezov O. V., Trapezova L. I. The Effects of Destabilizing Selection. American mink (<i>Mustela vison Schreber, 1777</i>) as a Model	
Василевич В. И. Естественный отбор в растительных сообществах	177
Vasilevich V. I. Natural Selection in Plant Communities	
Кипятков В. Е. Концепция группового отбора от Чарльза Дарвина до наших дней	184
Kipyatkov V. E. The Group Selection Concept from Charles Darwin to Nowadays	
Баранов В. С. Эволюция, полиморфизм генов и наследственные болезни	196
Baranov V. S. Evolution, Genetic Polymorphism and Inherited Disorders	
Янковский Н. К., Боринская С. А. Эволюция генофондов человека: популяционные и локус-специфические процессы	205
Yankovsky N. K., Borinskaya S. A. Evolution of Human Gene Pool: Population and Locus-Specific Processes	
Удина И. Г., Животовский Л. А. Изучение коренных народов Евразии, Восточной Азии и Америки с использованием аутомомных SNP/STR-систем	215
Udina I. G., Zhivotovsky L. A. The Study of Indigenous Populations of Eurasia, East Asia and America by Autosomal SNP/STR Systems	
Курбатова О. Л. Проблема релаксации естественного отбора в популяциях человека	221
Kurbatova O. L. The Problem of Selection Relaxation in Human Populations	

ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ SPECIES AND SPECIATION

Мина М. В. Эволюция концепции вида от Дарвина до наших дней: прогресс или блуждание?	228
Mina M. V. Evolution of Species Concept from Darwin to Our Days: Progress or Wandering?	
Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. Вид и видообразование у животных: молекулярно-генетическая оценка (генетические расстояния)	236
Borkin L. J., Litvinchuk S. N. Species and Speciation in Animals: Molecular Genetic Evaluation (Genetic Distance)	
Lukhtanov V. A. Role of Natural Selection in Speciation: Reinforcement of Pre-zygotic Reproductive Isolation in <i>Agrodiaetus</i> Blue Butterflies	251
Лухтанов В. А. Роль естественного отбора в видообразовании: усиление презиготической репродуктивной изоляции у бабочек-голубянок рода <i>Agrodiaetus</i>	
Рубцов А. С. Эволюционная роль гибридизации у птиц на примере обыкновенной (<i>Emberiza citrinella</i>) и белошапочной (<i>E. leucocephalos</i>) овсянок	260
Rubtsov A. S. The Evolutionary Role of Natural Hybridization in Birds: the Case of Interrelationship of Yellowhammer (<i>Emberiza citrinella</i>) and Pine Bunting (<i>E. leucocephalos</i>)	
Стегний В. Н. Современная эволюционная биология: достижения, проблемы	272
Stegniy V. N. Modern Evolutionary Biology: Achievements and Problems	
Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида как форпосты микроэволюционного процесса	277
Ivanter E. V. Peripheral Populations of Polytypic Species as Outposts of the Microevolutionary Process	
Сытин А. К. Дарвиновские закономерности изменчивости больших родов и соотношение градуальной и сальтационной эволюции в роде <i>Astragalus</i> L. (Fabaceae)	282
Sytin A. K. Darwinian Thesis of a Peculiarity of a Larger Genera and Correlation with Gradual and Saltatory Models of Speciation in Genus <i>Astragalus</i> L. (Fabaceae)	
Гребельный С. Д. «Недарвиновское» видообразование в свете современных представлении генетики и геномики	289
Grebelyni S. D. Non-Darwinian Speciation by Means of Saltation in the Light of Modern Knowledge of Genetics and Genomics	
Громов В. С. Забота о потомстве, тактильная стимуляция и эволюция социальности у грызунов	297
Gromov V. S. Parental Care, Tactile Stimulation and Evolution of Sociality in Rodents	
Сунцов В. В., Сунцова Н. И. Сценарий происхождения и эволюции микроба чумы <i>Yersinia pestis</i> как энциклопедическая модель «дарвинской» эволюции	304
Suntsov V. V., Suntsova N. I. Scenario of Origin and Evolution of the Causative Agent of Plague <i>Yersinia pestis</i> as the Encyclopedic Model of the “Darwinian” Evolution Theory	

Сосков Ю. Д., Кочегина А. А. Схема дивергенции Чарльза Дарвина как основа биологических законов	311
Soskov Yu. D., Kochegina A. A. Ch. Darwin's Scheme of Divergence as a Fundamental of Biological Laws	

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ MACROEVOLUTION

Наточин Ю. В. Эволюционная физиология на пути от «Происхождения видов» к происхождению жизни	321
Natochin Yu. V. Evolutional Physiology on the Way from the "Origin of species" to the Origin of Life	
Левченко В. Ф. Происхождение жизни и биосферы – единый процесс	338
Levchenko V. F. Origin of Life and Biosphere is Indivisible Process	
Рожнов С. В. Особенности становления высших таксонов многоклеточных животных по данным палеонтологии	348
Rozhnov S. V. Metazoan Higher Taxa Body Plan Formation Characteristic: Paleontological Data	
Северцов А. С. Причины и условия формирования ароморфной организации	362
Severtsov A. S. The Forming of Aromorphos Organization: the Causes and Conditions	
Мамкаев Ю. В. Морфологические основы теории эволюции	374
Mamkaev Yu. V. Morphological Foundations of Evolutionary Theory	
Иванцов А. Ю. Многоклеточное животное кимберелла: пример интерпретации вендских ископаемых остатков	389
Ivantsov A. Yu. The Metazoan Kimberella: Example of Vendian Fossils Interpretation	
Сумина Е. Л., Сумин Д. Л. О становлении морфогенетических процессов до появления эукариот	405
Sumina E. L., Sumin D. L. To Morphogenetic Processes Occurrence before the Eucaryots Appearance	
Сережникова Е. А. Прикрепительные адаптации вендских седентарных организмов	421
Serezhnikova E. A. Attachment Adaptations of Vendian Sedentary Organisms	
Марков А. В., Коротаев А. В. Динамика таксономического разнообразия фанерозойской биоты: факты и модели	436
Markov A. V., Korotayev A. V. Taxonomic Diversity Dynamics in the Phanerozoic Biota: Facts and Models	
Проворов Н. А., Воробьев Н. И., Тихонович И. А. Эволюция симбиотических систем: запрограммированный отбор, обусловленный преадаптациями и обратными связями партнеров	453
Provorov N. A., Vorobyov N. I., Tikhonovich I. A. Evolution of Symbiotic Systems: the Programmed Selection Caused by Pre-Adaptations and by Partners' Feedbacks	

Свидерский В. Л. Полёт в эволюции насекомых	469
Svidersky V. L. Flight in Evolution of Insects	
Гамалей Ю. В. Эволюция клеточных систем и жизненных форм растений	479
Gamalei Yu. V. Cell System and Plant Life-Form Evolution	
Весёлкин Н. П. Эволюция путей химической регуляции	498
Vesselkin N. P. The Evolution of Chemical Regulation	
Козлов А. П. Популяции организмов-опухоленосителей как переходные формы между видами организмов, стоящих на различных ступенях прогрессивной эволюции	508
Kozlov A. P. Populations of Tumor-Bearing Organisms as Transition between Species at Different Stages of Progressive Evolution	
Савельев С. В. Происхождение мозга наземных позвоночных	520
Saveliev S. V. The Origin of Brain of Terrestrial Vertebrates	
Иванова А. Н. Плотоядные растения: исследования со времен Ч. Дарвина до наших дней	527
Ivanova A. N. Carnivorous Plants: from Charles Darwin till Today	
Савостьянов Г. А. На пути к теоретической биологии развития многоклеточности	534
Savostyanov G. A. Towards the Theoretical Biology of Multicellularity Development	

Ч. ДАРВИН И СТАНОВЛЕНИЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ CH. DARWIN AND DEVELOPMENT OF EVOLUTION THEORY

Колчинский Э. И. Юбилей Чарльза Дарвина и эволюция дарвинизма (1909–2009)	542
Kolchinsky E. I. Charles Darwin's Anniversaries and Evolution of Darwinism (1909–2009)	
Tammiksaar E. New Aspects in Karl Ernst von Baer's World View Concerning Darwin's Hypothesis of Natural Selection	561
Таммиксаар Э. Новые аспекты в мировоззрении Карла Бэра в связи с теорией естественного отбора Чарльза Дарвина	
Сухова Н. Г. Проблема вида в трудах А. Ф. Миддендорфа	567
Sukhova N. G. The Species Problem in A. F. Middendorf's Works	
Берегой Н. Е. Взгляды Чарльза Дарвина на вивисекцию и антививисекционное движение	574
Beregoy N. E. Charles Darwin's Attitude towards Vivisection and Anti-Vivisectionists	
Конашев М. Б., Полевой А. В. Издания «Происхождения видов» Ч. Дарвина в России и СССР	584
Konashev M. B., Polevoi A. V. Editions of Darwin's book “The Origin of Species” in Russia and USSR	

Григорьян Н. А. Идея эволюции в физиологии: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Л. А. Орбели	594
Grigorian N. A. Idea of Evolution in Physiology: I. M. Sechenov, I. P. Pavlov, L. A. Orbeli	
Фокин С. И. Неизвестная переписка А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова с Н. П. Вагнером	602
Fokin S. I. Unknown Correspondence between A. O. Kowalevsky, I. I. Metschnikov and N. P. Wagner	
Федотова А. А. Борьба за существование и Гармония в Природе: восприятие дарвинизма в российской геоботанике	609
Fedotova A. A. Harmony of Nature and Struggle for Existence: Reception of Darwinism in Russian Plant Geography	
Philipson J. Darwinism and Zionism: Ahad Ha'am and Joseph Klausner	616
Филипсон Й. Дарвинизм и сионизм: Ахад Гаам и Иосиф Клаузнер	
Shaffer E. The Reception of British and Irish Authors in Europe: Charles Darwin's Early French and German Reviewers and Translators	623
Шаффер Э. Первые немецкие и французские переводчики и рецензенты Ч. Дарвина	
Heinemann M. Controversies about Darwin's Concept at Prussian Higher-Schools: The case of Hermann Müller (1829–1883) — or "Affen Müller" and the Freedom of Teaching Biology	632
Хайнеманн М. Критика концепции Дарвина в прусских высших учебных заведениях: случай Германа Мюллера (1829–1883), или «Аффен Мюллера», и свобода преподавания биологии	
Cohen C. Darwin's Thinking and the Development of 20th Century Palaeoanthropology	640
Коэн К. Идеи Дарвина и развитие палеоантропологии в XX веке	
Самокиш А. В. Преподавание эволюционной теории в средней школе в России–СССР	650
Samokish A. V. The Teaching of Evolutionary Theory in Russian Secondary Schools	
Пчелов Е. В. Евгеника в России и формирование генеалогического метода в генетике человека	658
Pchelov E. V. Russian Eugenics and Development of Genealogical Method in Human Genetics	
Караваев Э. Ф. Становление теоретико-игрового моделирования эволюции	666
Karavaev E. F. Formation of the Game-Theoretical Modeling for Evolution	
Левит Г., Хоссфельд У. Поворот Бернхарда Ренша (1900–1990) к селекционизму через призму его философии панпсихизма	674
Levit G., Hoßfeld U. The Selectionist Turn of Bernhard Rensch (1900–1990) Through the Prism of Panpsychistic Identism	
Касаткин М. В. Эволюционные взгляды Б. М. Завадовского	684
Kasatkin M. V. Evolutionary Views of B. M. Zavadovsky	

ФИЛОСОФСКИЕ, МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ И КУЛЬТУРОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИОНИЗМА PHILOSOPHICAL, METHODOLOGICAL AND CULTUROLOGICAL ASPECTS OF EVOLUTIONISM

Юдин Б. Г. «Происхождение видов» как объясняющая теория	694
Yudin B. G. "Origin of Species" as an Explanatory Theory	
Мамзин А. С. Об интегрирующей роли эволюционной теории в современной биологии	702
Mamzin A. S. On an Integrating Role of the Evolutionary Theory in Modern Biology	
Лисеев И. К. Современный эволюционизм: путь трансформации от биологии к культуре	708
Liseev I. K. Modern Evolutionism: Way of Transformation from Biology to Culture	
Юсуфов А. Г., Магомедова М. А. Значение эволюционного учения Ч. Дарвина для современного биологического образования	716
Usufov A. G., Magomedova M. A. The Role of Evolutionary Theory of Darwin in Modern Biological Education	
Sandstrom G. The Problem of Evolution: Natural-Physical or Human-Social?	723
Сандстром Г. Проблема эволюции: естествознание или гуманитарная наука?	
Левит Г. С., Кучера У. «Расширенный синтез» против «Генерализованного дарвинизма»: две модели развития эволюционной теории	732
Levit G. S., Kutschera U. "Expanded Synthesis" and "Generalized Darwinism": Two Models of Developing Evolutionary Theory	
Борзенков В. Г. Современный дарвинизм: на пути к новому синтезу	742
Borzenkov V. G. Modern Darwinism: on the Road to New Synthesis	
Конашев М. Б. Эволюционная теория Ч. Дарвина и эволюционная революция	748
Konashev M. B. Ch. Darwin's Evolutionary Theory and Evolutionary Revolution	
Любомиров Д. Е. Чарльз Дарвин и современная эволюционная парадигма	755
Lubomirov D. E. Ch. Darwin and Modern Evolutionary Paradigm	
Хен Ю. В. Является ли дарвинизм основанием материалистического мировоззрения?	761
Khen J. Is Darwinism the Base of Materialistic Worldview?	
Богатых Б. А. Фрактально-эпигенетическая природа живого и эволюционный процесс	768
Bogatykh B. A. The Fractal-Epigenetic Nature of Life and the Evolutionary Process	
Петрова Е. В. Адаптация как один из факторов эволюции	776
Petrova E. V. Adaptation as One of the Evolution Factors	

Казанский А. Б. Расширенное понимание механизмов наследования и естественного отбора: конструирование экологических ниш и стигмергия	782
Kazansky A. B. Extended Interpretation of Inheritance and Natural Selection: Niche Construction and Stigmergy	
Гоманьков А. В. Эволюционный прогресс: критика и апология дарвинизма	789
Gomankov A. V. The Evolutionary Progress: the Criticism and Apology of Darwinism	
Коломийцев Н. П., Поддубная Н. Я. Запаздывание материализации генетической информации — еще один фактор биологической эволюции	796
Kolomiytsev N. P., Poddubnaya N. Ya. The Time Delay in Materialization of Genetic Information as a Factor of Adaptive Evolution	
Jorland G. The Paradox of Natural Selection	806
Йорланд Ж. Парадокс естественного отбора	
Гнатик Е. Н. Проблема сознания с позиций эволюционизма	814
Gnatik E. N. The Problem of the Consciousness in the Context of Evolutionism	

ПРЕДИСЛОВИЕ

Уже при жизни английский геолог, палеонтолог, зоолог, ботаник и создатель теории эволюции Чарльз Роберт Дарвин (1809–1882) был известен во всем мире. По опросам последних десятилетий он входит в число 15–20 самых знаменитых людей всех времен и народов, став подлинным символом современной науки. Его труды не только сокрушили концепцию постоянства видов, изменив тем самым наши представления о мире живого, но и впервые доказали, что человек является результатом эволюции, управляемой естественным отбором. С именем Ч. Дарвина связано становление многих современных отраслей биологии и геологии, а влияние его трудов на различные сферы естествознания и общественной мысли принято именовать «дарвиновской революцией».

Вот почему жизнь, труды и свершения Дарвина более 150 лет являются предметом тысяч, если не десятков тысяч научных и художественных произведений, волнуя умы и воображение все новых и новых поколений не только ученых, но и философов, теологов, политиков, журналистов, писателей, художников, кинематографистов. Попытки осмыслить его жизненный и творческий путь в науке, а также значение его трудов для развития цивилизации породили целую «дарвиновскую индустрию» в области истории науки¹.

Творческий путь Дарвина в науке был непрост. Поиск жизненного призвания неожиданно завершился кругосветным путешествием. Зародившиеся в ходе него сомнения в правильности господствовавших тогда научных концепций сменились многолетними поисками принципиально новых воззрений. Затем были гениальное озарение и сомнения, оглушительная прижизненная слава и проклятия оппонентов, счастливая семейная жизнь и изматывавшая неизлечимая болезнь, заставлявшая постоянно ждать смерти, страстная жажда работать и необходимость постоянно беречь свои силы. Через всю его жизнь проходит ежедневный труд, связанный с наблюдениями за природой и экспериментами в поисках доказательств открытых им закономерностей наследственности, экологических взаимодействий и эволюции. Многосторонняя образованность Дарвина, его высокая репутация как естествоиспытателя, корректность и дипломатичность в дискуссиях, умение привлекать на свою сторону авторитетных ученых, внимание к критикам в немалой степени способствовали быстрому распространению и утверждению идеи эволюции во всем научном сообществе, а не только в биологии. Тем не менее историческая судьба дарвиновского учения не была простой — оно переживало периоды как всеобщего поклонения, так и резкой критики, в том числе со стороны биологов. Однако неоднократные попытки опровергнуть теорию естественного отбора всегда завершались неудачей. За полтора столетия эта теория получила огромное количество полевых и экспериментальных доказательств (Experimental., 2009) и сейчас лежит в основе не только селекционной и природоохранной деятельности, но и всей современной биологии. Расшифрованы геномы многих организмов (от архебактерий до человека), сделаны великолепные палеонтологические находки (включая целый ряд долгожданных «переходных форм»), достигнут большой

¹ Основные итоги этой индустрии за последние десятилетия приведены в избранной библиографии о Ч. Дарвине в статье «Жизненный и творческий путь Чарльза Дарвина».

прогресс в понимании механизмов эволюции, особенно полового и стабилизирующего отбора. Существенно уточнены наши знания о «сальтационном» и симпатрическом видообразовании, появлении новых признаков за счет дупликации генов, разнообразных положительных обратных связях, ускоряющих эволюцию организмов и рост биоразнообразия. Систематики и экологи зафиксировали формообразование и вымирание многих видов под влиянием антропогенных факторов. Многие открытия в области биохимии и молекулярной биологии привели к созданию эффективных лекарств и токсинов, что стимулировало быструю эволюцию возбудителей инфекций и их переносчиков, появление новых ядоустойчивых форм. Этологи представили доказательства того, что самые лабильные признаки организма — поведенческие, действующие на базе индивидуального опыта и обучения, — контролируются естественным отбором. Широкое развитие получили исследования структуры инстинктов, формирования приобретенных компонентов поведения, иерархии внутривидовых отношений и т. п.

Дискуссии и исследования последних десятилетий однозначно показали, что теория естественного отбора совместима с такими механизмами видообразования, как гибридизация, мутация регуляторных генов, дрейф генов, быстрое преобразование периферийных популяций. Было признано, что эволюция молекулярных структур протекает в рамках единого эволюционного процесса, совершающегося одновременно на всех уровнях организации живого с окончательной апробацией эволюционных новшеств в рамках биоценологических взаимодействий. Представления об эволюции как сопряженном процессе, протекающем одновременно на всех уровнях существования живого, позволяют более полно синтезировать данные разных наук в современной теории эволюции. Вместе с тем еще очевиднее стала необходимость создания частных теорий эволюции, учитывающих особенности действия общих причин эволюции в отдельных крупных таксономических группах организмов и типах экосистем. Об этом не раз говорили протагонисты, создатели и апологеты синтетической теории эволюции СТЭ — К. Дарлингтон, Н. П. Дубинин, Ф. Г. Добржанский, Э. Майр, Б. Ренш, А. А. Парамонов, Ю. И. Полянский, А. Шелл и особенно И. И. Шмальгаузен (Завадский, Колчинский, 1977).

Развитие теории популяционной генетики, одной из основ СТЭ, привело к концепции нейтральной эволюции (Kimura, 1963) и представлениям о дупликации и дивергенции генетического материала (Ohno, 1970). Эти теоретические достижения качественно изменили область теории эволюции, еще теснее связав ее с экспериментальной биологией. Они сформулировали следствия рассматриваемых процессов, доступные экспериментальной проверке методами геномики при изучении современных организмов: существование псевдогенов, доказательство полиплоидии в ходе таксономической дивергенции живых систем, роль мобильных генетических элементов в эволюции геномов и др.

В разработке проблем антропогенеза наступил качественно новый этап, связанный с сенсационными находками новых ископаемых представителей гоминин (*Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis*, *Ardipithecus kadabba*, *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus anamensis*, *Kenyanthropus platyops*, *Homo georgicus*, *Homo antecessor*, *Homo floresiensis*) и достижениями сравнительной геномики и палеогеномики, открывшими возможность реконструкции путей расселения древних людей из африканской прародины. Появились возможности на генетическом уровне исследовать молекулярно-генетические причины становления речи (гены FOXP2,

СОМТ), мышления и даже таких проявлений духовности, как альтруизм, любовь, этика, религия и т. п.

Современный интерес к Ч. Дарвину в немалой степени связан и с тем, что в последнее десятилетие шло создание нового эволюционного синтеза, снявшего большую часть традиционных возражений против дарвиновской теории и объединяющего молекулярную генетику, геномику и биоинформатику с биологией развития, палеонтологией, антропологией и теорией естественного отбора. В этот синтез уже включены основные положения концепций нейтральной эволюции, прерывистого равновесия, эпигенеза, симбиогенеза, эволюции экосистем и пр., т. е. тех концепций, которые еще недавно противопоставлялись селекционизму. Контуры современного синтеза очерчены в ряде публикаций (Variation... 2000; Gould, 2002; Татаринев, 2007; Современные... 2008; Чарльз Дарвин... 2009; Lynch, 2007 a, b; Barton... 2007; Animal... 2009; Coyne, 2009; Evolution, 2009; Evolution: Molecular Landscape, 2009; и др.), а также в десятках других книг и статей. Они свидетельствуют не только о прогрессе знаний в области эволюционной теории, но и о громадном количестве дискуссионных проблем, для решения которых необходимы усилия всего сообщества естествоиспытателей².

2009 год был назван ЮНЕСКО Годом Чарльза Дарвина. Научные сообщества разных стран единодушно отмечали как важнейшие юбилейные события: 200 лет со дня рождения Ч. Дарвина и 150 лет со дня выхода в свет его книги «Происхождение видов». На пяти континентах прошли десятки научных конференций и симпозиумов. Крупнейшая из них «Наша планета и жизнь: происхождение и будущее» проходила 12–16 февраля 2009 г. в Чикаго при участии примерно десяти тысяч ученых различных специальностей. Одновременно в Крайстчёрче (Новая Зеландия) состоялась первая из шести скоординированных международных конференций под общим заглавием «Дарвину 200 лет. Симпозиумы», организованных под эгидой Международного союза биологических наук и ЮНЕСКО. Следующими странами их проведения были Италия, Китай, Уругвай, Япония и Намибия. С 3 по 7 марта 2009 г. в Ватикане прошла конференция «Биологическая эволюция: факты и теории», где 80 крупнейших ученых, философов и богословов со всего мира согласились с тем, что нет оснований сомневаться в происхождении человека из мира животных. Характерно, что из программы конференции в Ватикане были исключены доклады креационистов, включая и концепцию «разумного творения», как пояснили организаторы, ввиду ее слабости «как в научном, так и в теологическом плане». Многие университеты, научные общества и академии Великобритании, США, Германии, Канады, Франции, Швейцарии, Австралии и других стран посвятили целый год, а иногда и несколько лет дарвиновской тематике (см. подр.: Колчинский, 2009а, б).

Однако российские средства массовой информации, включая центральные телевизионные каналы, акцентировали внимание на совсем других событиях. Они показывали фильмы и передачи, публиковали статьи и интервью, в которых далекие от современной биологии авторы выдавали себя за создателей «новейших теорий эволюции», в очередной раз пережевывали мнимые ошибки вымышленного ими уродливого дарвинизма, якобы потерпевшего полное фиаско в свете данных современной

² Предпринимаются и первые попытки историко-научного осмысления путей развития биологии с точки зрения нового синтеза (Sapp, 2003; Microbial... 2005; The Paleobiological... 2009).

науки. Сами попытки пропагандировать подобные идеи являются следствием интеллектуальной изоляции и провинциализма их авторов в области как эволюционной биологии, так и истории науки. Уже не одно десятилетие назад мировое сообщество эволюционистов и историков науки признало бессмысленным вести дискуссии с давно ушедшими классиками, так как волновавшие их проблемы и выдвигаемые концепции воспринимаются нами совсем по-иному в силу неизбежно изменившихся когнитивных и социально-культурных контекстов (Куприянов, 2009).

Антидарвинизм как «симптом интеллектуальной деградации» части российского общества (Марков, 2009) ныне объединяет поклонников Т. Д. Лысенко, сторонников «шестиднезов» — ортодоксальных фундаменталистов и особенно ярких неофитов. Если верить результатам последнего опроса Всероссийского центра исследований общественного мнения, проведенного 20–21 ноября 2009 г. в 140 населенных пунктах 42 субъектов Российской Федерации, то, действительно, многие россияне скорее всего черпают «сенсационные» сведения из книг и статей псевдопопулярного или популистского толка, не утруждая себя долгим изучением сложных концепций современной науки³. Многочисленные грубые фактические ошибки (точнее — извращение фактов) они, не будучи биологами, просто не в состоянии заметить, но, опираясь на сведения, полученные от «крикливых» авторов, которые стремятся самоутвердиться за счет концепций прошлого, выдаваемых за якобы придуманные ими новые парадигмы, всерьез заявляют, что «Дарвин опровергнут». Если растущий отрыв научной картины мира от «обыденного массового сознания», питающегося суевериями, ложными идеями и вымышленными фактами,

³ По данным ВЦИОМ, 44 % опрошенных ответили, что являются сторонниками божественного сотворения мира, а 35 % — теории Ч. Дарвина (Дарвинисты... 2009). Неудивительно, что сторонниками теории эволюции Дарвина были, прежде всего, столичные жители (55 %), неверующие (54 %) и высокообразованные респонденты (45 %). Концепции божественного сотворения мира придерживались, как правило, селяне (50 %), верующие (48 %) и малообразованные россияне (50 %). Но оказалось, что среди так называемых креационистов в изначальное совершенство мира верит только 58 %. Большинство из них признают борьбу за существование и естественный отбор в качестве важных факторов эволюции в прошлом и в настоящее время (52 %), не отрицают влияния глобальных катастроф на изменение мира (69 %) и исчисляют возраст Земли в миллиардах лет (67 %), а часть их или принимают наличие общего предка у человека и обезьяны (8 %) или затрудняются с ответом на этот вопрос (5 %). Опрос выявил неоднозначную связь между религиозными убеждениями, креационизмом и дарвинизмом. Из респондентов, позиционирующих себя как верующих, только чуть больше половины принимают концепцию божественного происхождения человека (52 %), в то время как более трети (36 %) уверены в существовании общего предка человека и обезьяны. Подавляющее большинство считает борьбу за существование и естественный отбор ведущими факторами эволюции, продолжающейся и в наши дни (61 %). Практически нет расхождений между верующими и неверующими в принятии градуального, или скачкообразного, характера эволюции, ее восходящего или нисходящего характера. С библейской датировкой возраста Земли в несколько тысяч лет согласно лишь 13 % верующих, а 15 % затруднились с ответом на этот вопрос. Все эти данные свидетельствуют о том, что вопреки громадным усилиям креационистов и поддерживающих их средств массовой информации большинство респондентов фактически согласны с главными положениями дарвинизма. Более того, еще раз было подтверждено отсутствие однозначной корреляции между религиозными убеждениями и креационизмом. И в этом отношении Россия остается гораздо ближе к европейским странам, Японии и Китаю, чем к США и мусульманскому миру.

достоин сожаления, то угрожающе выглядят «научные» публикации в так называемых ВАКовских журналах, подписанные порой биологами — членами Российской академии наук, которые предлагают отказаться от всей современной биологии и вернуться к сочинениям отцов церкви в области охраны природы, экологии, систематики и т. д. Такие члены РАН наносят огромный вред имиджу российской науки за рубежом, напоминая лысенкоизм даже рекламными названиями своих статей. Правда, налицо некоторый «прогресс»: Т. Д. Лысенко свои измышления называл «новыми», а современные авторы именуют их «новейшими».

К счастью, об истинном отношении современного российского научного общества к Ч. Дарвину можно судить не по этим досадным передачам и публикациям, а по ряду юбилейных выставок, конференций, проведенным в 2009 г. и показавшим, что отечественные ученые по-прежнему вносят существенный вклад в развитие эволюционной теории. Об этом свидетельствует серия юбилейных тематических выставок, посвященных различным аспектам творчества Дарвина и эволюционной теории: «Эволюция — миф или реальность», «Волк становится собакой», «Загадки палеонтологии: решение Ч. Дарвина», «В поисках предка человека», «Дарвин и море» и др. Эти выставки были организованы в Москве Государственным Дарвиновским музеем совместно с Институтом проблем эволюции и экологии им. А. Н. Северцова РАН и кафедрой биологической эволюции Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Там же, в Москве, с 19 по 23 октября 2009 г. проходила VII Всероссийская научно-практическая конференция Ассоциации естественно-исторических музеев России «Музейные формы популяризации эволюционной теории» и выпущен сборник тезисов конференции⁴. О развитии идей Ч. Дарвина за рубежом и в России рассказывали книжные выставки, проведенные осенью 2009 г. в Санкт-Петербурге в Библиотеке РАН, Зоологическом институте, Санкт-Петербургском филиале Института истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН.

Ряд заседаний, посвященных 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина, прошел в феврале, когда весь мир праздновал день рождения Ч. Дарвина. 11 февраля 2009 г. Академия последипломного образования в Санкт-Петербурге провела научно-практическую конференцию, на которой с докладами выступили Я. М. Галл и А. Б. Георгиевский. 12 февраля на совместном заседании Ученых советов Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН и Государственного Дарвиновского музея, посвященном торжественной дате, были заслушаны доклады А. В. Яблокова и В. Н. Орлова, а 17 февраля на Секции биологических наук РАН — доклад Н. Н. Иорданского «Чарльз Дарвин и проблемы эволюционного прогресса». О высоком профессиональном уровне отечественных работ в области эволюционной биологии свидетельствуют доклады на юбилейном Съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Москва, 21–27 июня); на международном семинаре по эволюционной биологии “Evolutionary biology retreat” (Беломорская биостанция МГУ, 9–15 сентября), на конференции «Эволюция и систематика. Дарвин и Ламарк в современных исследованиях» (Зоологический музей МГУ, 16 декабря),

⁴ См. обзор А. С. Рубцова «200-летний юбилей Чарльза Дарвина в Государственном Дарвиновском музее в журнале «Историко-биологические исследования». 2010. Т. 2. № 2. С. 129–136.

а также специальные выпуски ряда академических журналов: «Информационный вестник ВОГиС», «Журнал общей биологии», «Природа» и др.

Не остались в стороне российские историки и философы науки, посвятившие дарвиновской тематике первый номер нового журнала «Историко-биологические исследования», а также номера журналов «Вопросы истории естествознания и техники», «Человек», «Родник знаний». Верны профессиональному долгу были некоторые средства массовой информации, включая старейшую российскую газету «Санкт-Петербургские ведомости», а также «Новую газету», «Независимую газету» и особенно «Троицкий вариант — Наука», поместившие ряд объективных публикаций о современном состоянии эволюционной теории за рубежом. Просветительскую работу в области эволюционной теории ведет «Клуб научных журналистов», куда входят редакторы и сотрудники нескольких десятков СМИ, включая радио «Свобода» и «Эхо Москвы», журналы «Вокруг света», «Популярная механика», «Компьютерра», сайты «Полит.ру», «Грани.ру», «Проблемы эволюции», «Элементы» и многие другие. Последние выпуски альманаха «В защиту науки» свидетельствуют, что члены Комиссии РАН по борьбе с лженаукой начинают уделять внимание ненормальной ситуации, сложившейся в обществе вокруг проблем эволюционной теории.

Среди публикаций, приуроченных к дарвиновскому юбилею, следует назвать первый выпуск альманаха «Эволюция», который, по замыслу его создателей, должен объединить исследователей, работающих во всех областях эволюционистики — от универсального эволюционизма до частных эволюционных концепций о развитии живой и неживой природы, общества, культуры, познания, языка и т. п. (Эволюции... 2009). Были изданы труды конференции, проведенной в 2007 г. в честь 100-летия Государственного Дарвиновского музея (Современные... 2008).

Среди юбилейных мероприятий особое место по масштабности и широте затронутых проблем заняли международные конференции «Чарльз Дарвин и современная биология» и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма», проходившие 21–25 сентября 2009 г. в Санкт-Петербурге в рамках единого большого научного форума «Чарльз Дарвин и современная наука». В них приняли участие более 400 биологов, историков и философов биологии, в том числе десятки гостей из Великобритании, Германии, Канады, США, Франции, Чехии, Швейцарии, Швеции и других стран. Широко была представлена и география России.

Конференция «Чарльз Дарвин и современная биология» проводилась по решению Президиума Санкт-Петербургского научного центра (СПб НЦ) РАН от 21 февраля 2009 г. и была включена в план мероприятий Отделения биологических наук РАН в связи с юбилеями науки об эволюции, утвержденный вице-президентом РАН академиком А. И. Григорьевым. Инициаторами ее проведения стали Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН (СПбФ ИИЕТ РАН), Санкт-Петербургский филиал Института общей генетики и Санкт-Петербургский государственный университет (СПбГУ, биолого-почвенный и философский факультеты) при поддержке других академических учреждений и научных обществ (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Зоологический институт РАН, Институт цитологии РАН, Институт цитологии и генетики СО РАН, Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН, Палеонтологический институт РАН, Вавиловское общество генетиков и селекционеров, Санкт-Петербургское общество

естествоиспытателей, Санкт-Петербургский союз ученых, Санкт-Петербургское отделение Национального комитета по истории и философии науки и др.).

Конференция была призвана обсудить теоретические и историко-научные проблемы современной эволюционной биологии, характер и степень влияния идей Ч. Дарвина на развитие науки и человечества в XIX–XX веках, а также ту ключевую роль, которую эволюционная теория продолжает играть в поисках ответов на вызовы XXI века. Финансовую поддержку оказали Российский фонд фундаментальных исследований (проекты № 09-06-06086-г и № 09-04-078-г), а также Президиум РАН и Президиум Санкт-Петербургского научного центра РАН. Сопредседателями оргкомитета были И. А. Горлинский, С. Г. Инге-Вечтомов и Э. И. Колчинский. Огромный объем научно-организационной и редакционной работы выполнили члены Оргкомитета Л. Я. Боркин, Я. М. Галл, Л. А. Джапаридзе, А. К. Дондуа, М. Б. Кошарев, М. В. Лоскутова, А. В. Полевой, Э. А. Тропп, особенно А. А. Федотова и Т. И. Юсупова, а также Н. А. Ашеулова, Н. Е. Берегой, А. В. Говорунов, А. И. Ермолаев, А. С. Мамзин, А. А. Пушкин, А. В. Самокиш, А. Ф. Силивестрова, Е. Н. Фатьянова, Н. В. Юдина и др.

Поступившие на конференцию тезисы внесли коррективы в планы организаторов. Тематика многих материалов выходила далеко за рамки биологии, и это понятно, так как дарвиновское наследие имеет значение для различных интеллектуальных сфер. В то же время программный комитет постарался в максимальной степени обеспечить участие всем заинтересованным лицам, включая оппонентов и даже противников дарвиновских представлений об эволюции, аргументы которых построены на философско-религиозной основе. В связи с этим было принято решение в рамках общего мероприятия «Чарльз Дарвин и современная наука» провести две конференции: «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г.) и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма» (23–25 сентября 2009 г.) с совместными пленарными заседаниями. Это позволило собрать в Санкт-Петербурге ведущих отечественных и зарубежных специалистов в области теории, истории и философии эволюционного учения и тем самым обеспечить всестороннее рассмотрение актуальных проблем эволюционной теории в широком социально-культурном контексте (Чарльз Дарвин..., 2009).

Пленарные заседания, на которых было заслушано 25 докладов, проходили в Актовом зале СПбГУ (21 сентября) и Большом актовом зале СПб НЦ РАН (23 сентября). Конференцию открыл президент оргкомитета конференции, вице-президент РАН, лауреат Нобелевской премии, академик Ж. И. Алфёров, который отметил основополагающий вклад Ч. Дарвина в современное естествознание. С приветственными словами выступили также академик-секретарь Отделения биологических наук РАН академик А. Ю. Розанов, ректор СПбГУ профессор Н. М. Кропачев, председатель Комиссии по науке и образованию Законодательного собрания Санкт-Петербурга К. Э. Сухенко и председатель Комиссии по здравоохранению и экологии О. Е. Сергеев. Генеральный консул Великобритании в Санкт-Петербурге мистер Уильям Эллиот рассказал о том, как чтят память Ч. Дарвина в Великобритании.

Последующие пленарные доклады охватили широкий круг проблем: от происхождения жизни (Ю. В. Наточин) и первых шагов эволюции живого на Земле (А. Ю. Розанова) до эволюции человека (А. Г. Козинцев, К. Коэн, С. А. Боринская с Н. К. Янковским). О новейших достижениях в генетике и молекулярной биологии

и об их значении для решения важнейших проблем эволюционной теории говорилось в докладах Г. А. Журавлевой, С. Г. Инге-Вечтомова, Н. А. Колчанова, Ю. И. Чернова и В. С. Баранова. На примере микробо-растительных взаимодействий анализировалась роль отбора и преадаптаций в эволюции симбиотических систем (И. А. Тихонович и др.), а проблемам формирования ароморфозов и макроэволюционных трендов животных и растений были посвящены доклады Н. П. Весёлкина, Ю. В. Гамалея, А. С. Северцова, В. Л. Свицерского. Проблемы вида и видообразования были освещены в докладах Л. Я. Боркина с С. Н. Литвинчуком, Э. В. Ивантера, В. А. Лухтанова, М. В. Миных, В. Н. Стегния, проанализировавших реальные трудности в современной трактовке вида, а также видообразование, не укладываемое в рамки прежних дилемм: аллопатрическое или симпатрическое, градуальное или сальтационное и т. д. Социально-культурные, историко-научные и философские аспекты восприятия и распространения теории Ч. Дарвина на разных этапах развития науки и в разных странах, включая и современную Россию, проанализировали Э. И. Колчинский, Э. Шаффер, Б. Г. Юдин и А. Г. Юсуфов. Вечером 23 сентября Л. Маргулис (лауреат медали Дарвина—Уоллеса, присуждаемой Линнеевским обществом в Лондоне раз в 50 лет) прочитала лекцию «Симбиогенез: источник эволюционной новизны».

На секционных заседаниях, проходивших 22 сентября в Большом и Малом конференц-залах СПб НЦ РАН и в Зале заседания Зоологического института РАН, а 24–25 сентября — на философском факультете СПбГУ, был продолжен анализ проблем самой эволюционной теории, а также ее общекультурного, общенаучного и философского значения.

Сообщения, представленные на секции «Генетика и микроэволюция», охватывали различные аспекты генетических процессов в популяциях и концептуальные вопросы молекулярной эволюции и макроэволюции, ее исторические аспекты, в том числе и критику недавних попыток реанимации идей лысенкоизма (М. Д. Голубовский, Н. Н. Хромов-Борисов, В. Н. Горбунова). Другие докладчики отметили значение концепции группового отбора (В. Е. Кипятков), влияние направленного отбора на усиление наследственной изменчивости (А. М. Марвин) и эффекты дестабилизирующей функции искусственного отбора (О. В. Трапезов). Интересные данные представил В. И. Василевич относительно естественного отбора в растительных сообществах. Е. В. Котенкова и В. В. Вознесенская рассказали о роли изоляции у грызунов на разных этапах дивергенции, М. И. Шатуновский — о внутривидовой изменчивости рыб и т. д.

На секции «Вид и видообразование» большой интерес вызвали доклады В. М. Малыгина об аллопатрии как необходимом условии для видообразования у млекопитающих и А. С. Рубцова об эволюционном значении межвидовой гибридизации на примере отношений двух видов овсянок, а также В. В. и Н. И. Сунцовых о происхождении и эволюции возбудителя чумы. Содержательный анализ различных аспектов видообразования был представлен также в докладах А. К. Сытина, С. Д. Гребельного, В. С. Громова и др.

На секции «Макроэволюция» ударную часть составили доклады палеонтологов, посвященные главным образом вопросам докембрийской эволюции (Е. С. Сумина, С. В. Рожнов, Е. А. Серезникова, А. Ю. Иванцов). А. В. Марков и А. В. Коротаяев предложили модель динамики таксономического разнообразия фанерозойской биоты. С позиций теории ароморфозов С. В. Савельев рассмотрел вопросы происхождения мозга наземных позвоночных как адаптацию к более сложным условиям

существования вне воды, а Ю. В. Мамкаев изложил свою морфологическую концепцию естественного отбора. А. П. Козлов доложил о результатах многолетних исследований его коллективом популяций организмов-опухоленосителей как переходных форм между видами организмов, стоящих на различных ступенях прогрессивной эволюции.

Весьма разнообразной была тематика историко-научных секций «Становление теории Дарвина и ее восприятие во второй половине XIX — начале XX вв.» и «Эволюционная биология в XX веке», в которых рассматривались исторические судьбы учения Ч. Дарвина и его влияние на творчество отдельных ученых и развитие разных отраслей биологии. Не забыты были и попытки использовать дарвинизм для обоснования разного рода социально-политических и идеологических доктрин. Эта тематика получила свое продолжение в рамках секций «Теория эволюции и естественные науки» и «Эволюционная теория и идеология», участники которой были единодушны в признании революционного значения эволюционной концепции Ч. Дарвина в развитии основных методологических принципов современной биологии, впитавшей все достижения изучения природы на микро-, макро-, мезо- и мегауровнях, а также в формировании современного научного мировоззрения и его неотъемлемой части — глобального эволюционизма.

В целом конференция показала, что расширение знаний о генетической изменчивости, дубликации генов, мобильных диспергированных генах, горизонтальном переносе наследственной информации, эпигенезе, симбиогенезе, новых формах видообразования и другом органически входят в современную эволюционную теорию, которая, как и раньше, осуществляя синтез знаний из различных отраслей, впитывает в себя и новейшие достижения смежных наук. Идеи биоинформатики, кибернетики, синергетики, теории игр, коэволюции, усвоенные современной теорией эволюции, способствуют ее переходу на качественно новый этап. Из докладов по проблемам макроэволюции, отобранных для публикации в «Палеонтологическом журнале», хорошо видно, что наши знания в сотни раз превышают интеллектуальные ресурсы дарвиновского времени. Коренным образом изменилось и содержание многих введенных Дарвином идей, понятий и концепций. Поэтому, отдавая должное основателю эволюционной теории, можно говорить лишь о сохранении преемственности в рамках сформулированной Дарвином научно-исследовательской программы, определившей вектор дальнейшего развития биологии. Селекционистская парадигма, являясь более 150 лет ядром эволюционной теории, остается в то же время бурно развивающейся отраслью знаний, открытой для новых фактов, гипотез и обобщений, которые эпистемологически сами подвержены жесткому отбору.

Э. И. Колчинский

Литература

- Дарвинисты* среди нас, или Кто создал человека и был ли всемирный потоп? [Электронный ресурс] // Пресс-выпуск ВЦИОМ. 2009. 27 ноября (№ 1372). Электрон. дан. Режим доступа: <http://wciom.ru/novosti/press-vypuski/press-vypusk/single/12813.html>. 17 марта 2010 г.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И.* Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.
- Колчинский Э. И.* Основные юбилейные мероприятия дарвиновского года // Историко-биологические исследования. 2009а. Т. 1. № 2. С. 181–194.

- Колчинский Э. И. Юбилей Ч. Дарвина в Англии // ВИЕТ. 2009б. № 4. С. 3–26.
- Куприянов А. В. Дарвин: пора прощаться // Информационный вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2, июнь. С. 440–447.
- Марков А. В. Антидарвинизм как симптом интеллектуальной деградации [Электронный ресурс] // Проблемы эволюции. Электрон. дан. Режим доступа: <http://evolbiol.ru/darwin200.htm>.
- Современные проблемы биологической эволюции : труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007, г. Москва / сост. А. С. Рубцов. М. : Изд-во ГДМ, 2008. 404 с.
- Татаринов Л. П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 3. С. 165–169.
- Чарльз Дарвин и современная наука : сборник тезисов международных конференций «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург) и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма» (23–25 сентября 2009 г., Санкт-Петербург) / отв. ред.-сост. И. А. Горлинский, С. Г. Инге-Вечтомов, Э. И. Колчинский. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 2009. 417 с.
- Эволюция: космическая, биологическая, социальная / отв. ред. Л. Е. Гринин, А. В. Марков, А. В. Коротаев. М. : URSS, 2009. 368 с.
- Animal Evolution: Genomes, Fossils, and Trees / eds. M. J. Telford and D. T. J. Littlewood. Oxford : Oxford Univ. Press, 2009. XVI, 245 p.
- Bartom N., Briggs D., Eisen J., Goldstein D., Patel N. Evolution. N. Y. : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 833 p.
- Coyne J. A. Why Evolution is true? Oxford : Oxford Univ. Press, 2009. 309 p.
- Evolution. The First Four Billion Years / eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.) ; L. : The Belknap Press, 2009. 979 p.
- Evolution: Molecular Landscape. 74th Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. May 27 — June 1, 2009. N. Y. : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2009. 264 p.
- Experimental Evolution Concepts, Methods, and Applications of Selection Experiments / ed. by Th. Garland, Jr. Rose. Berkeley ; Los Angeles ; L. : Univ. of California Press, 2009. 730 p.
- Gould S. J. The structure of evolutionary theory. Cambridge (Mass.) : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2002. XXII, 1433 p.
- Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1983. 367 p.
- Lynch M. The evolution of genetic networks by nonadaptive processes // Nature Reviews Genetics, 2007a. № 8. P. 803–813
- Lynch M. The Origins of Genome Architecture. Sunderland (Mass.): Sinauer Associates, 2007b. 494 p.
- Microbial Phylogeny and Evolution: Concepts and Controversies / ed. by J. Sapp. N. Y. : Oxford Univ. Press USA, 2005. 352 p.
- Ohno S. Evolution by gene duplication. Berlin ; Heidelberg ; N. Y. : Springer Verlag, 1970. 178 p.
- Sapp J. Genesis: The Evolution of Biology. N. Y.: Oxford Univ. Press USA, 2003. 384 p.
- The Paleobiological Revolution. Essays on the Growth of Modern Paleontology. Chicago : The Univ. of Chicago Press, 2009. 584 p.
- Variation and Evolution in Plants and Microorganisms: Toward a New Synthesis 50 Years after Stebbins / eds. Fr. J. Ayala, W. M. Fitch, M. M. Glegg. Washington, D. C. : National Academy Press, 2000. 340 p.

ЖИЗНЕННЫЙ И ТВОРЧЕСКИЙ ПУТЬ Ч. ДАРВИНА

К настоящему времени существует огромная литература о жизни и творчестве Ч. Дарвина, о социально-культурном и научном контексте его деятельности, о воздействии на неё других ученых, философов, теологов, литераторов, художников, музыкантов. К сожалению, весь этот корпус историко-научных сочинений, многие из которых выдержали десятки изданий на разных языках и сегодня составляют необходимый атрибут научных отделов любого крупного книжного магазина в англо-американском языковом пространстве, не только отсутствует в наших библиотеках, но, как мне приходилось не раз убеждаться, остается практически неизвестным для российских ученых, позиционирующих себя как историков биологии. Тем самым и для российского читателя остается неведомым огромный и в какой-то степени доминирующий сектор современной историко-научной литературы, что неизбежно ведет к сохранению и культивированию в обыденном сознании разного рода мифов, пропагандируемых противниками эволюционной теории и поддерживающими их некоторыми средствами массовой информации. С целью ознакомления российских читателей с важными событиями в развитии дарвинианы предлагается хронологический список главных работ о Дарвине за последние десятилетия, начиная с юбилейных публикаций, посвященных 150-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 100-летию дарвиновской революции в науке в связи с публикацией его труда «Происхождение видов», а также краткий очерк его жизненного пути, подготовленный на их основе.

Чарльз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в г. Шрусбери, графства Шропшир в родовом поместье Маунт-Хаус. Пятый ребенок в семье состоятельного врача и финансиста Роберта Дарвина приходился внуком знаменитому врачу, натуралисту и поэту второй половины XVIII века Эразму Дарвину, чьи поэтические сочинения о природе впервые были названы дарвинизмом. Если верить родословной Ф. Гальтона и Ч. Дарвина, составленной К. Пирсоном в 1907 г., среди предков матери Чарльза — Сюзанны Дарвин, урожденной Веджвуд, было немало коронованных особ, включая Карла Великого и киевского князя Ярослава Мудрого, дочь которого Анна, выйдя замуж за французского короля Генриха I, внесла свой вклад в династии английских королей. В соответствии с желанием матери маленький Чарльз принял причастие в Англиканской церкви. Ему было восемь лет, когда умерла мать, и его дальнейшим воспитанием занимался отец и старшие сестры. Сначала Чарльз учился в частной школе в Шрусбери, а затем в классической гимназии С. Бутлера, где не блистал успехами из-за нелюбви к древним языкам. Окружающие считали Чарльза заурядным мальчиком, стоявшим в интеллектуальном отношении ниже среднего уровня. Особенно раздражала отца склонность Чарльза к ловле рыб, охоте, коллекционированию минералов, ракушек, растений, яиц птиц, насекомых, почтовых марок, печатей, монет. Подобные увлечения отец оценивал как пустую забаву и надеялся, что Чарльз со временем одумается, продолжит семейные традиции и станет врачом. Со старшим братом Эразмом он помогал отцу в медицинской практике.

Вместе с ним в 1825 г. Чарльз поступил на медицинский факультет университета Эдинбурга, где проучился два года. Он не выносил кровь, хирургия доставляла ему буквально физические страдания, а медицинские лекции казались скучными.

С большим удовольствием он занимался естественной историей, таксидермией, систематикой растений, исследованием анатомии и жизненных циклов животных, проводя много времени в Натуральном музее университета. В своих первых докладах в Плиниевском студенческом обществе о жизненном цикле мшанки и хоботной пиявки Чарльз зарекомендовал себя внимательным натуралистом, наблюдения и выводы которого коренным образом изменили взгляд на стадии жизненного цикла этих морских беспозвоночных. В итоге Дарвин отказался от карьеры врача, чем вызвал гнев отца, заявившего ему в сердцах: «Ты ни о чем не думаешь, кроме охоты, собак и ловли крыс; ты опозоришь себя и всю нашу семью».

Желая дать сыну уважаемую в обществе профессию, Роберт Дарвин предложил ему поступить в Крайстс-колледж Кембриджского университета и получить сан священника Англиканской церкви. Чарльз согласился, предполагая, что необременительные обязанности священника дадут возможность заниматься естественной историей. В январе 1828 г. Чарльз приступил к занятиям в Кембридже. Впоследствии проведенные там годы он называл самыми счастливыми в своей жизни: посещение лекций было необязательным и без упреков можно было заниматься верховой ездой, охотой и сбором насекомых. Пришло и первое научное призвание. Некоторые из его находок вошли в фундаментальный 11-томный труд Дж. Стивена «Британская энтомология в иллюстрациях» (1829–32). Дарвин стал учеником и постоянным спутником экскурсий ботаника Дж. Генслоу и благодаря этому известным в кругах ведущих натуралистов Кембриджа. Прослушав курс знаменитого геолога А. Седжвика, Дарвин отправился с ним на картографирование пород в Уэльсе.

В мемориале, посвященном Дарвину и открытому 12 февраля 2009 г. в Крайстс-колледже, скульптур А. Смит изобразил его студентом, присевшим на поручни скамейки, на которой лежат книги А. Смита, А. Гумбольдта, Дж. Гершеля, В. Палея и Дж. Стивенса. Скульптура верно отражает круг интеллектуальных интересов будущего ученого в годы учебы. Действительно, Дарвин упорно штудировал В. Палея «Естественная теология», который приводил теологические аргументы для объяснения устройства природы и объяснял адаптации организмов законами природы, данными Творцом. Из книги Дж. Гершеля «Предварительный дискурс к изучению философии природы» Дарвин усвоил цель естествознания — открывать законы природы путем индуктивных рассуждений, основанных на наблюдениях и экспериментах. Путевые заметки А. Гумбольдта «Личное повествование» пробудили в нем мечту о тропических странах. Тем не менее Дарвин серьезно готовился к карьере священника, тщательно изучал теологию, особенно «Доказательство христианства» В. Палея, чей язык и изложение всегда его восхищали. Он добился успехов в изучении классической литературы, математики, физики и в итоге стал 10-м в списке из 178 студентов, успешно сдавших экзамен.

Но судьба Чарльза сделала очередной зигзаг. Вместо того, чтобы занять сельский приход, он отправился в кругосветное путешествие по рекомендации Генслоу в качестве натуралиста без жалования на корабле «Бигль». Основной задачей экспедиции являлось картографирование восточных и западных берегов Южной Америки и прилегающих островов. Дарвин с радостью принял предложение, однако отец не давал денег, считая двухлетний вояж пустой тратой времени. Не желая выглядеть самодуром в глазах окружающих, Роберт Дарвин сказал, что даст согласие на путешествие сына только в том случае, если хоть кто-то из уважаемых людей

будет ходатайствовать за Чарльза. И такой человек нашелся. Это был брат матери Дж. Веджвуд II — глава крупной фирмы, член парламента, в имении которого Чарльз часто гостил. И отцу не оставалось ничего другого, как согласиться. Позже Дарвин напишет: «Это путешествие было, конечно, самым важным событием в моей жизни, определившим всю мою последующую деятельность».

В декабре 1831 г. Дарвин взошел на борт корабля «Бигль», чтобы 2 октября 1836 г. вернуться в Англию известным путешественником. За пять без малого лет он провел естественноисторическое и геологическое обследование островов и архипелагов Атлантического и Тихого океана, берегов Южной Америки, Австралии, Новой Зеландии, ознакомился с богатством природного разнообразия в тропиках, сложностью биогеографического распределения современных животных и их связей с ископаемыми. Для его будущей теории особенно важным оказалось посещение архипелага Галапогосские острова вулканического происхождения, формирование которого продолжается и в наши дни. Разнообразие местной флоры и фауны поразило Дарвина. Однако, вопреки широко распространенной версии, во время путешествия по Южной Америки и пребывания на Галапогосских островах Дарвин еще даже не задумывался об эволюции, трактуя собранные им факты как свидетельства многократного творения видов или внутривидового разнообразия. Он все еще оставался приверженцем униформизма, креационизма и естественной телеологии.

Лишь узнав от английского орнитолога Дж. Гулда, что собранные им выюрки принадлежат к разным видам, Дарвин задумался о возможности их происхождения от единого вида в результате адаптивной радиации. С июня 1837 г. Дарвин начал вести систематические записи по эволюции, фиксируя в кратких отрывках зарождавшиеся сомнения в постоянстве видов и факты в пользу эволюции. Помня о презрительном отношении научного сообщества к эволюционным воззрениям Э. Дарвина и Ж.-Б. Ламарка, Дарвин не афишировал свои изыскания в этом направлении. Вместе с тем он был охвачен открывшемся ему новым, динамическим взглядом на живую природу. В интенсивных интеллектуальных поисках причин эволюции он в 1837–1844 гг. перебрал фактически все варианты будущих гипотез эволюции — от креационистского сальтационизма, постулирующего многократное творение видов, до прямого приспособления организмов к изменениям среды. Важным фактором в формировании им гипотезы естественного отбора стало чтение разнообразной литературы не только по естественной истории, domestikации животных и растений, но и по социологии, демографии, статистике, философии науки и особенно олитэкономии.

Знакомство с идеями английских экономистов — Т. Мальтуса (28 сентября 1838 г.) о росте популяции человека в геометрической прогрессии и нехватке ресурсов как причине высокой смертности, болезней, войн и А. Смита о разделении труда как основе богатства нации — позволило ему сформулировать гипотезу о том, что борьба за существование и естественный отбор могут вести к дивергенции видов, обеспечивающей рост биоразнообразия и наиболее полное использование ресурсов среды. Подобные представления согласовывались с доминировавшими в естественной истории со времен К. Линнея представлениями об экономике природы и балансе видов. Тем самым, Дарвин отнюдь не отвергал теоретический каркас биологии того времени, а подводил под него причинное объяснение. Искусственный отбор служил Дарвину лишь моделью для демонстрации возможностей естественного отбора, действовавшего благодаря неопределенной изменчивости, геометрической

прогрессии размножения и борьбе за существование. Суть дарвиновской гипотезы состояла в признании неслучайной выживаемости организмов, т. е. сохранения наиболее приспособленного и его преимущественного размножения, и возможности возникновения новых адаптаций путем статистическо-вероятностного механизма суммирования изменений, оказавшихся случайно полезными по отношению к изменяющейся среде. В 1842 г. Дарвин подготовил краткий набросок, а в 1844 г. подробный очерк по происхождению видов, в котором были сформулированы основные положения его концепции. Но, полагая, что общество не готово ее принять, он не спешил с публикацией своей гипотезы, а ее рукопись положил в конверт, указав на нем, чтобы вскрыли только после его смерти.

Не только научное сообщество, но и ближайшие родственники, друзья, учителя и коллеги Дарвина долгое время даже не знали о созданной им теории, которой предстояло переменить не только биологию, но и все прежние представления о мире. Для них Дарвин был, прежде всего, зоолог, геолог и палеонтолог, готовящий к изданию собранные им во время кругосветного путешествия материалы.

Вернувшись в Англию, Дарвин в течение трех лет жил в Лондоне, исполняя в 1838–1841 гг. обязанности секретаря Лондонского геологического общества. Его невеста, с которой он обручился перед путешествием, не дождалась его. К этому удару судьбы он отнесся мужественно и к выбору будущей супруги подошел уже как ученый, выписав на листке все доводы за и против женитьбы на своей кузине Эмме, дочери Дж. Веджвуда, которую он знал с детства. Венчание состоялось 29 января 1839 г. Всю жизнь супруги относились друг другу с удивительным теплом, вниманием и уважением. В автобиографии Дарвин написал о жене: «Она — мое величайшее счастье... Она была моим мудрым советником и светлым утешителем всю мою жизнь...». В 1842 г. из-за хронической неизлечимой болезни, приобретенной Дарвином в путешествии, семья поселилась в д. Даун в графстве Кент, в 50 милях от Лондона. Здесь Дарвин безвыездно прожил до конца дней, занимаясь в качестве частного ученого естественно-историческими и экспериментальными исследованиями и исполняя обязанности церковного старосты местного прихода. У него с Эммой было 10 детей, трое из них умерли в детстве, остальные получили прекрасное образование: трое из них, как Дарвин, в Кембридже. Все они обожали своего отца, который всегда относился к ним с громадным доверием и охотно привлекал к своим наблюдениям и экспериментам, а они с удовольствием оказывали ему посильную помощь. При его помощи дети выбрали жизненный путь в соответствии со своими склонностями и сделали хорошие карьеры — банкира, инженеров, ученых.

На выделенные правительством средства Дарвин для обработки своих коллекций привлек крупнейших специалистов: по млекопитающим (Р. Оуэн и Г. Уотергауз), птицам (Дж. Гулд), рептилиям (Ч. Белл) и рыб (Л. Дженинс). Итоги совместной работы были опубликованы под редакцией Дарвина в пяти томах «Зоология путешествия „Бигля“» (1839–43). Лично он подготовил биогеографические разделы и кроме того опубликовал «Дневник геологических и естественноисторических исследований различных стран во время путешествия на „Бигле“» (1839). Его второе издание (в русском переводе «Путешествие натуралиста вокруг света») до сегодняшнего дня остается одним из наиболее популярных в мире сочинений по географии. Опираясь на униформизм Ч. Лайеля и используя метод актуализма, Дарвин доказал связь островных вулканов с крупными разломами земной коры, объяснил колебаниями земной коры и выветриванием происхождение «ступенчатых равнин»

Патагонии, морских террас Южной Америки. Особое значение имела выдвинутая им гипотеза о происхождении коралловых рифов и атоллов. Трилогия Дарвина «Строение и распределение коралловых рифов» (1842), «Геологические наблюдения над вулканическими островами» (1844) и «Геологические исследования в Южной Америке» (1846) завершила формирование исторической геологии и принесла ему репутацию крупнейшего геолога XIX в. К наукам о Земле относится и последняя прижизненная публикация Дарвина о роли дождевых червей в почвообразовании (1881). Широкое признание получили также его палеонтологические (гигантские броненосцы и ленивцы, копытные — токсодон, макраухения) и зоологические (мелкорослый страус — нанду Дарвина, антарктический волк, многообразие гигантских черепах и «дарвиновских выюрков» на Галапагосском архипелаге) открытия. Дарвин установил вселенцев из Северной и Центральной Америки (очковый медведь, гривистый волк, пампасный олень и др.). Многолетняя работа по систематике современных и вымерших форм усоногих была завершена им в середине 1850-х гг. публикацией двух фундаментальных томов «Усоногие раки» (1851–1854).

Только в 1854 г. Дарвин приступил к систематическому сбору материала по изменчивости, наследственности, динамике численности диких видов, а также методам селекции домашних животных и культурных растений, готовя многотомный труд «Естественный отбор». Работа была рассчитана на несколько лет. Но обстоятельства заставили Дарвина поспешить с публикацией своей гипотезы. 18 июня 1858 г. Дарвин получил от натуралиста А. Уоллеса, работавшего в Малазии, рукопись статьи с просьбой представить ее к публикации. С удивлением и тревогой Дарвин увидел, что Уоллес самостоятельно сформулировал аналогичную теорию естественного отбора. С одной стороны, возникала угроза потери приоритета в теории, на разработку которой сам Дарвин потратил более 20 лет. С другой стороны, он не мог нарушить долг и обязан был выполнить просьбу молодого натуралиста. Выход был подсказан его друзьями Ч. Лайелем и Дж. Гукером, которые из разговоров и из писем знали в основных чертах теорию Дарвина. Они предложили, чтобы статья Уоллеса и краткое извлечение из очерка Дарвина от 1844 г., вместе с его письмом Гукеру, в котором Дарвин знакомил коллегу со своей гипотезой задолго до получения статьи Уоллеса, были доложены совместно 1 июля 1858 на заседании Лондонского Линнеевского общества и опубликованы 20 августа того же года в его трудах. Однако обе публикации остались незамеченными.

Неожиданный поворот событий заставил Дарвина отложить незаконченный труд о естественном отборе, который был опубликован только в 1975 г. Вместо него в сжатые сроки Дарвин подготовил сокращенный вариант, который вышел в свет 26 ноября 1859 г. под названием «О происхождении видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь». Книга была раскуплена книготорговцами в тот же день и сразу стала бестселлером, потрясшим весь мир. Через месяц вышло второе издание. Вскоре книга была переведена на основные европейские языки (первый русский перевод сделал московский ботаник С. А. Рачинский в 1864). Сам Уоллес без оговорок признал дарвиновский приоритет и был в числе тех, кто предложил назвать эволюционную теорию дарвинизмом.

Дарвинизм был типичным гипотетико-дедуктивным построением. Хотя Дарвину не было известно ни одного реального случая отбора в природе, однако собранные им факты в пользу эволюции, удачная аналогия с искусственным отбором,

данные его полевых и экспериментальных исследований наследственной изменчивости, экологии и биогеографии многих видов, а также возможность экспериментальной проверки гипотезы естественного отбора убедили биологов в перспективах естественно-научного объяснения эволюции живого. Сформулированный им принцип дивергенции объяснял биоразнообразие, иерархию таксонов и позволял провести их филогенетическую классификацию. Отдавая дань традициям естественной теологии, Дарвин завершил второе издание хвалами Творцу, вдохнувшему жизнь в ограниченное число первичных форм и давшему законы эволюции. Но, считая проблемы происхождения Вселенной и жизни недоступными рациональному решению, он в своих трудах следовал не столько традициям деизма, сколько агностицизма, характерного для многих английских естествоиспытателей. Это нисколько не мешало ему оставаться лояльным англиканской церкви и даже выполнять обязанности церковного старосты в своем приходе.

В 1860–1870-х гг. Дарвин продолжал разработку концепции естественного отбора, объяснил происхождение разнообразных адаптаций животных и растений, ставил эксперименты по широкому кругу вопросов: от причин изменчивости у растений до выражения эмоций у животных и человека, обобщал практику селекции домашних животных и культурных растений. Книги «Приспособление британских и зарубежных орхидей к оплодотворению насекомыми и благотворное воздействие перекрестного опыления» (1862), «Действие перекрестного опыления и самоопыления в царстве растений» (1876) и «Различные формы цветов у растений одного и того же вида» (1877) выяснили биологическое значение цветков, коадаптации насекомых и растений. Два труда «Движение и повадки лезящих растений» (1865) и «Способность растений к движению» (1880) были посвящены роли отбора в формировании приспособлений растений для обвивания чужих стеблей, для прицепки к стенам и т. п. Дарвин окончательно доказал существование плотоядных растений в книге «Насекомоядные растения» (1875) и объяснил происхождение многих их адаптаций. В 1868 г. он напечатал огромный труд по теории искусственного отбора «Изменение домашних животных и культурных растений».

В 1871 г., когда общество было ознакомлено с доводами Т. Гексли (1863), К. Фохта (1863) и Э. Геккеля (1866) о животном происхождении человека от обезьян, Дарвин опубликовал книгу «Происхождение человека и половой отбор», в которой становление интеллекта и морали объяснял действием отбора, сохранявшего признаки, повышавшие шансы на репродуктивный успех, но полезные и другим особям данной группы, укрепляя сотрудничество между ними и повышая заботу о потомстве и его воспитании. Этой же проблематике была посвящена книга «Выражение эмоций у человека и животных» (1872).

Дарвин не участвовал в дискуссиях между сторонниками и противниками эволюции, но внимательно анализировал возражения против концепции естественного отбора, искал контраргументы, вносил необходимые уточнения и изменения в свои рассуждения. В связи с возражениями Ф. Дженкина о невозможности аккумуляции полезных изменений из-за нивелирующего эффекта скрещивания он стал допускать прямое влияние среды, упражнение или неупражнение органов как факторов, способствовавших возникновению и аккумуляции полезных признаков. Эти уступки механоламаркизму проявились в его трудах по селекции и в 6-м издании «Происхождения видов» (1872).

Всего при жизни Дарвина вышло 16 фундаментальных томов, большинство из которых выдержало сотни изданий на многих языках мира. Огромное историко-научное и культурное значение имеет эпистолярное наследие Дарвина, из которого на сегодняшний день издано 18 томов (1985–2010). Воздействие его трудов на различные сферы науки, общественной мысли, культуры и политики принято именовать «дарвиновской революцией». Дарвин был интеллектуальным центром целой эпохи. Однако он был лишен внешнего блеска, никогда не изображал из себя рыцаря или героя науки, будоражившего публику якобы сенсационными открытиями и экстравагантными концепциями. Этот скромный труженик науки изо дня в день, из года в год пробирался через толщу запутанным проблем биологии, которые трудно было решать без генетики, экологии, палеонтологии, эмбриологии, и тем не менее он оказался прав, выдвигая, проверяя и отбрасывая десятки гипотез, если он не мог их подкрепить фактами и экспериментами. «Даунский отшельник», как нередко именovala его пресса, к собственному удивлению более 20 лет руководил научной мыслью мира.

За научные заслуги Ч. Дарвин был награжден золотой медалью им. Г. Копли Лондонского королевского общества (1864), прусским орденом «За заслуги» (1867), а также избран действительным, почетным или член-корреспондентом 57 научных обществ — Лондонского королевского общества (1839), Императорской Санкт-Петербургской академии наук (1867), Королевской Прусской академии наук в Берлине (1878) и Парижской академии наук (1878), почетным доктором Боннского, Бреславского, Лейденского и Кембриджского университетов и др.

Умер Чарльз Дарвин 19 апреля 1882 г. и был погребен в Вестминстерском аббатстве рядом с могилами других выдающихся ученых Англии (астрономов В., Дж. и Й. Гершелей, физиков И. Ньютона, М. Фарадея и Дж. Максвелла). Со временем были опубликованы тысячи книг, вводящие в научный оборот огромный корпус архивной информации о жизни и деятельности великого английского естествоиспытателя и о влиянии его трудов на различные области человеческого духа, включая религию, литературу, театр, изобразительное искусство. Часть из них приведена ниже, чтобы показать разнообразие и интенсивность «дарвиновской литературы». В связи с этим огромное количество работ, прежде всего научно-популярного порядка, осталась вне пределов этого списка. В нём, к сожалению, нет и книг, посвященных детям, которым в Англии в возрасте 4 лет начинают рассказывать об удивительном мире эволюции, открытом великим мыслителем, путешественником, натуралистом и экспериментатором Ч. Дарвином. Для сравнения приведены несколько книг из дарвинианы на русском языке, которые в целом отражают степень включенности отечественных исследователей в изучение творчества Ч. Дарвина.

Э.И. Колчинский

Труды Ч. Дарвина

The autobiography of Charles Darwin 1809–1882. With the original omissions restored / ed. by N. Barlow. London : Collins, 1958. 223 p.

The Origin of Species by Ch. Darwin: A Variorum Text / ed. M. Peckham. Philadelphia : Univ. of Pennsylvania Press, 1959. 816 p.

On the Origin of Species by Ch. Darwin. A Facsimile of the First Edition with introduction by E. Mayr. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1963. XXVII, IX, 502 p.

- Darwin's Notebooks on Transmutation of Species. Part 1–4 / ed. with an introduction and notes by G. de Beer. London : British Museum (Natural History), 1960–1961.
- Darwin and Henslow: the growth of an idea; letters 1831–1860 / ed. by N. Barlow. Berkeley : Univ. of California Press, 1967. XII, 251 p.
- Charles Darwin's Natural Selection: Being the Second Part of His Big Species Book Written from 1856 to 1858 / ed. by R. C. Stauffer. London; New York, Cambridge Univ. Press, 1975. XII, 692 p.
- The Correspondence of Charles Darwin. Vol. 1–18 / general ed. Fr. Burkhardt. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1985–2010.
- Charles Darwin's Notebooks, 1836–1844: Geology, Transmutation of Species, Metaphysical Enquiries / ed. by P. H. Barrett, P. Gautrey, S. Herbert, D. Kohn, S. Smith. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1985. 739 p.
- Darwin's Scientific Diaries 1836–1842 / Ed. by F. Burkhardt. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1987.
- Происхождение видов путем естественного отбора / отв. ред. А. Л. Тахтаджян ; науч. ред. Я. М. Галл, Я. И. Старобогатов, А. Л. Тахтаджян. СПб. : Наука, 1991. 540 с.
- Charles Darwin's 'The Life of Erasmus Darwin' / ed. by K.-H. Desmond. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2003. 192 p.
- Charles Darwin's Zoology Notes and Specimen Lists from H. M. S. Beagle / ed. by R. Keynes. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2005. 468 p.
- From So Simple a Beginning: Darwin's Four Great Books (Voyage of the Beagle, The Origin of Species, The Descent of Man, The Expression of Emotions in Man and Animals) / ed. by E. Wilson. New York : W. W. Norton & Co, 2005. 1706 p.
- The Indelible Stamp. The Evolution of an Idea / ed., with commentary by J. D. Watson. Philadelphia ; London : Runnung Press, 2005. 1261 p.
- Evolution: Selected Letters of Charles Darwin 1860–1870 / ed. by F. Burkhardt, A. Pearn, S. Evans. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2008. 336 p.
- The Beagle Letters / Ed. by Fr. Burkhardt. Cambridge : Cambridge Univ. Press. 2008. 544 p.
- Charles Darwin's Notebooks from the Voyage of the Beagle / ed. by R. Keynes, K. Rookmaker, G. Chancellor, and J. Wyhe. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2009. 650 p.
- Origins. Selected Letters of Charles Darwin, 1822–1859. Anniversary edition / ed. by Fr. Burkhardt. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2009. 286 p.

Дарвиниана

- Ghiselin M. The Triumph of the Darwinian Method. Berkeley : Univ. of the California Press, 1969. 287 p.
- Winslow J. Darwin's Victorian malady; evidence for its medically induced origin. Philadelphia : American Philosophical Society, 1971. 94 p.
- Mayr E. The nature of the Darwinian revolution // Science. 1972. Vol. 176. P. 981–989.
- Pickering G. Creative Malady: Illness in the Lives and Minds of Charles Darwin, Florence Nightingale, Mary Baker Eddy, Sigmund Freud, Marcel Proust, Elizabeth Barrett Browning. London : Allen & Unwin, 1974. 327 p.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л. : Наука, 1977. 237 с.
- Ruse M. The Darwinian Revolution: Science Red in Tooth and Claw. Chicago : Univ. of Chicago Press, 1979. XV, 320 p.
- Kohn D. Theories to work by: rejected theories, reproduction and Darwin path to natural selection // Studies in the History of Biology. 1980. Vol. 4. P. 67–170.
- Рубайлова Н. Г. Формирование и развитие теории естественного отбора. Исторический очерк. М. : Наука, 1981. 197 с.

- Ospovat D.* The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology and Natural Selection, 1838–1859. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1981. 301 p.
- Oldroyd D.* How did Darwin arrive at his theory? The secondary literature // History of Science. 1984. Vol. 22. P. 325–374.
- The Darwinian Heritage / ed. by D. Kohn. Princeton: Princeton Univ. Press, 1985. 1152 p.
- Bowler P.* The Non-Darwinian Revolution. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 1988, X, 238 p.
- The Comparative Reception of Darwinism / ed. by T. Glick. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1988. 534 p.
- Todes D.* Darwin without Malthus: the “Struggle for Existence” and Russian Evolutionary Thought, 1819–1917. New York ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1989. 221 p.
- Ellegard A.* Darwin and the General Reader: The Reception of Darwin's Theory of Evolution in the British Periodical Press, 1859–1872. Chicago : Univ. of Chicago Press, 1990. 340 p.
- Bowlby J.* Charles Darwin a New Life. New York : W. W. Norton, 1991. XIV, 511 p.
- Desmond A., Moore J.* Darwin. London ; New York : Warner Books, 1992. XXI, 808 p.
- Mayr E.* One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. London : Penguin Books, 1991. XVI, 195 p.
- Галл Я. М.* Становление эволюционной теории Ч. Дарвина. СПб. : Наука, 1993. 139 с.
- Gould S.* Eight Little Piggies: Reflections in Natural History. New York : W. W. Norton & Co, 1994. 480 p.
- Gould S.* Ever Since Darwin: Reflections in Natural History. New York : W. W. Norton & Co, 1994. 288 p.
- Browne J.* Charles Darwin. Voyaging. A Biography. Princeton ; New Jersey : Princeton Univ. Press, 1995. XV, 606 p.
- Dennett D.* Darwin's Dangerous Idea. Evolution and the Meanings of Life. New York : Simon & Schuster, 1995. 585 p.
- Die Rezeption Evolutionstheorie im 19. Jahrhundert / Hg. E.-M. Engels. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1995. 448 S.
- Bowler P.* Charles Darwin. The Man and His Influence. Oxford; Cambridge (Mass.) : Blackwell, 1996. 250 p.
- Junker T., Richmond M.* Charles Darwins Briefwechsel mit Deutschen Naturforschern. Marburg : Basiliken-presse, 1996. 267 S.
- Caudill E.* Darwinian Myths: The Legends and Misuses of a Theory. Tennessee : Univ. of Tennessee Press, 1997. 184 p.
- Gould S.* Full House: The Spread of Excellence from Plato to Darwin : New York : Three Rivers Press, 1997. 244 p.
- Morris S., Wilson L., Kohn D.* Charles Darwin at Down House. London: English Heritage, 1998. 60 p.
- Appleman Ph.* Darwin. New York : W. W. Norton & Co, 2000. 695 p.
- Orel H.* Charles Darwin: Interviews and Recollections. Basingstroke: Palgrave Macmillan, 2000. 244 p.
- Ruse M.* Can a Darwinian be a Christian? The Relationship between Science and Religion. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. 254 p.
- Browne J.* Charles Darwin. Vol 2. The Power of Place. New York : Knopf, 2002. 591 p.
- Keynes R.* Darwin, His Daughter and Human Evolution. New York : Riverhead Trade, 2002. 448 p.
- Phipps W.* Darwin's Religious Odyssey. New York : Trinity Press International, 2002. 208 p.
- Raby P.* Alfred Russel Wallace: A Life. Princeton : Princeton Univ. Press, 2002. 368 p.
- Shermer M.* In Darwin's Shadow: The Life and Science of Alfred Russel Wallace: A Biographical Study on the Psychology of History. Oxford : Oxford Univ. Press, 2002. 448 p.
- Wilson D.* Darwin's Cathedral: Evolution, Religion, and the Nature of Society. Chicago : Univ. of Chicago Press, 2002. 268 p.
- Nilsen P.* Evolution's Captain: The Dark Fate of the Man Who Sailed Charles Darwin Around the World. New York : Harper Collins, 2003. 352 p.

- Quammen D.* The Reluctant Mr. Darwin: An Intimate Portrait of Charles Darwin and the Making of His Theory of Evolution. Oxford : Atlas, 2003. 304 p.
- Fichman M.* An Elusive Victorian: The Evolution of Alfred Russel Wallace. Chicago : Univ. of Chicago Press, 2004. 416 p.
- Darwinian heresies / ed. by A. Lustig, R. Richards, M. Ruse. Cambridge ; New York : Cambridge Univ. Press, 2004. VIII, 200 p.
- Sloten R.* The Heretic in Darwin's Court: The Life of Alfred Russel Wallace. New York : Columbia Univ. Press, 2004. 602 p.
- Stott R.* Darwin and the Barnacle: The Story of One Tiny Creature and History's Most Spectacular Scientific Breakthrough. New York : W. W. Norton & Company, 2004. 336 p.
- Eldridge N.* Darwin: Discovering the Tree of Life. New York : W. W. Norton & Co, 2005. 288 p.
- Herbert S.* Charles Darwin. Geologist. Ithaca : Cornell Univ. Press, 2005. 512 p.
- Browne J.* Darwin's Origin of Species. A Biography. London : Atlantic book, 2006. 174 p.
- Stamos D.* Darwin and the Nature of Species. New York : State Univ. of New York Press. 2006. 273 p.
- Aydon C.* Charles Darwin. His Life and Times. Philadelphia ; London : Running Press, 2007. 326 p.
- Miller K.* Finding Darwin's God: A Scientist's Search for Common Ground Between God and Evolution. New York : Harper Perennial, 2007. 368 p.
- Shemer M.* Why Darwin Matters: The Case Against Intelligent Design. New York : Holt Paperbacks, 2007. 224 p.
- Wilson D.* Evolution for Everyone: How Darwin's Theory Can Change the Way We Think About Our Lives. Austin : Delta, 2007. 400 p.
- Smith J.* Charles Darwin and Victorian Visual Culture. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2007. 396 p.
- Ayres P.* The Aliveness of Plants: The Darwins at the Dawn of Plant Science. London : Pickering & Chatto, 2008. XII, 227 p.
- Bateson D., Janeway W.* Mrs. Charles Darwin's. Recipe book. New York : Glitterati, 2008. XVI, 175 p.
- Graham P. W.* Jane Austen & Charles Darwin. Naturalists and Novelists. Aldershot : Asgate Publishing, 2008. 214 p.
- Dawson G.* Darwin, Literature and Victorian Respectability. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2008. 298 p.
- Hodge M. J. S.* Before and After Darwin. Aldershot : Asgate Publishing, 2008. 362 p.
- The Cambridge Companion to the 'Origin of Species' / ed. by M. Ruse, and R. Richards. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2008. 428 p.
- Chachellor G., Wyhe J. van.* Charles Darwin's Notebooks from the Voyage of the Beagle. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2008. 580 p.
- Colp R.* Darwin's Illness. Maimi : Florida Univ. Press, 2008. 368 p.
- Nicolas F. W., and J. M.* Charles Darwin in Australia. New York: Cambridge Univ. Press, 2008. 258 p.
- Robbins R., Cohen M.* Darwin and the Bible: The Cultural Confrontation. Allyn & Bacon, 2008. 224 p.
- Ruse M.* Charles Darwin. Malden (Mass.) : Blackwell Publishing, 2008. XII, 337 p.
- Quammen D.* Charles Darwin. On the Origin of Species: The Illustrated Edition. London : Sterling, 2008. 560 p.
- Boulter M.* Darwin's Garden. Down House and 'The Origin of Species'. London : Constable, 2009. 250 p.
- Charles Darwin's Shorter Publications, 1829–1883 / ed. by J. van Wyhe. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2009. 556 p.
- Desmond A., Moore J.* Darwin's sacred cause. Rase, Slavery and the Quest for Human Origins. London ; New York : Penguin Book, 2009. 485 p.
- Dawkins R.* The Greatest Show on Earth: The Evidence for Evolution. London : Bantam Press, 2009. 406 p.
- Endless forms. Charles Darwin, Natural Science and the Visual Arts / eds. D. Donald, and J. Munro. New Haven ; London : Yale Univ. Press, 2009. 344 p.

- Gordon R. B.* Dances with Darwin. 1875–1910. Vernacular Modernity in France. Aldershot : Asgate Publishing, 2009. 330 p.
- Hodge M. J. S.* Darwin Studies. A Theorist and his Theories in their contexts. Aldershot : Asgate Publishing, 2009. 356 p.
- Jones St.* Darwin's Island. The Galapagos in the Garden of England. London : Little Brown & Co, 2009. 307 p.
- Lightman B.* Evolutionary Naturalism in Victorian Britain. The “Darwinians” and their Critics. Aldershot : Asgate Publishing, 2009. 348 p.
- Padel R.* Darwin. Life in poems. London : Chatto & Windus, 2009. 141 p.
- Ruse M.* Defining Darwin: Essays on the History and Philosophy of Evolutionary Biology. New York : Prometheus Books, 2009. 271 p.
- Steffen W.* Evolution of Evolution. Darwin and his Mentors. Edinburgh : Luath Press, 2009. 128 p.
- The Cambridge Companion to Darwin / eds. J. Hodge, G. Radick. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2009. 562 p.
- The Reception of Charles Darwin in Europe. Vol. 1–2 / eds. by E.-M. Engels, T. V. Glick. New York ; London : Continium, 2009. 659 p.
- Wyhe J. van.* Darwin in Cambridge. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2009. 74 p.
- Wyhe J.* The Story of the Man and His Theories of Evolution. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2009. 64 p.
- Lane N.* Life Ascending: The Ten Great Inventions of Evolution. London : Profile Books, 2010. 352 p.
- Brasier M.* Darwin's Lost World: The hidden history of animal life. Oxford : Oxford Univ. Press, 2010. 288 p.

ПЛЕНАРНАЯ ЛЕКЦИЯ

SYMBIOGENESIS. A NEW PRINCIPLE OF EVOLUTION REDISCOVERY OF BORIS MIKHAYLOVICH KOZO-POLYANSKY (1890–1957)

Lynn Margulis

University of Massachusetts
Amherst, USA: celeste@geo.umass.edu

The following is a heavily edited transcript of my illustrated lecture, that included our 14 minute video (with a 2 minute animation model) that shows each step in live organisms hypothesized in the origin of nucleated cells from bacteria (“eukaryosis”). New observations presented with modern examples of live phenomena make us virtually certain that B. M. Kozo-Polyansky’s “new principle” (1924) of the importance of symbiogenesis in the evolutionary process of at least 2000 million years of life on Earth is correct. The widely touted but undocumented explanation of the origin of evolutionary novelty by “gradual accumulation of random mutations” will be considered an erroneous early 20th century hunch proffered primarily by Englishmen, North Americans and other anglophones. They (Neodarwinist “explanations”) will be replaced by the details of symbiogenesis: genetic mergers especially speciation by genome acquisition, karyotypic fissions (neocentromere formation, related chromosome change) and D. I. Williamson’s larval transfer concept for animals. Although ignored and dismissed in his life time, Kozo-Polyansky’s brilliant work will be lauded for symbiogenesis in the same style that Gregor Mendel’s studies of inheritance of “factors” in peas was for recognition of his establishment of diploid organism genetic principles by the beginning of the 20th century. My talk, photographs and moving pictures were presented at the Darwin conference, St. Petersburg, on September 23, 2009 introduced by E. Kolchinsky.

Keywords: symbiogenesis, eukaryosis, Kozo-Polyansky, speciation, genetic mergers, genome acquisitions.

In most of these sessions it is customary only at the end of one’s lecture to thank those who do the relevant work or have helped. I prefer to thank my predecessors or colleagues here at the beginning. I want to list the Russian literature that has led me to certain conclusions that I will mention. In my talk I plan to use few words, as I’d rather show you live organisms in color videos and photos, especially electron micrographs. Let us begin with Boris Perfiliev (1891–1969), does anyone know his name? He is the father of microbial ecology, some say. He made capillaries, tiny sedimentary cores, minicores, from square glass capillaries. He used them to study layered sediment, stratified microbial communities. From Perfiliev and his student Galina Dubinina we mention a Academician, Professor Armen Takhtajan, who is still here. The great botanist is 99 years old, as you know. From Takhtajan I continue on to laud a scientist I knew well: Igor Raikov. Raikov (1932–1998) was one of the few modern scientists who recognized the importance of the protists for understanding the origin of genetic systems. Raikov was a person who actually did what Charles Darwin had suggested. Darwin admonished, if one wants to understand the evolution of any process or structure one should follow the oddities and

the peculiarities, he called them “oddities and imperfections” in life, because otherwise one may be deceived into thinking that the way life is now is the way it always has been. But the way life forms are now is not the way they have always been. Raikov was excellent at reconstruction of ciliate evolution.

From Raikov we come to Liya Nikolaevna Khakhina. It was her book (1992) that led me to Kozo-Polyansky (1924, 2010). Victor Fet, our translator, without whom this work would not have been possible, now lives in West Virginia. He was raised in Novosibirsk. His extremely literate father taught computers and informatics in Siberia. Unfortunately, Victor could not attend this evolution meeting. But his wife, Dr. Galina Fet, who comes from St. Petersburg, is here now. She has helped us enormously in our visit here. We thank her.

Please, Professor Kolchinsky, ask somebody to translate this for me? Who here knows the work of Dr. Galina Dubinina, microbiology professor from Moscow State University? OK. Nobody! Amazing and unfortunate. Dubinina’s work, along with that of her team and her predecessor, Professor Boris Perfiliev, is crucial to our research, crucially important.

So I want to say, yes, Charles Darwin, in general, was correct. I believe Dr. Georgy Levit, who spoke today before me, said that as well. But Neo-Darwinism, fundamentally is a religion. It is very bad. It is very limited. It enters realms where it does not belong. It is reductionist. It does not even study life. Perhaps I should simply claim that Neodarwinism took the life out of biology. Somebody please translate that comment, as I do want to declare in public that Neodarwinism has had a stultifying effect on the study of the evolution of life on Earth. The Neodarwinists removed life itself, they extracted the life out of “Biology”, the science of life.

Now let us speak about hidden evolution, the arcane narrative of life on Earth through time. We first travel to Voronezh. Who here has been to Voronezh? All of the scenery, the landscape photographs of Voronezh in this presentation have come to me via Victor Fet, whose friend Dr. Viktor Golub sent them to him. Here for example are the old pines of “black earth Russia” (Figure 1).

So what is symbiosis? And what is symbiogenesis? What “symbiosis” is not is “cost-benefit” analysis, or “mutualism”. Such terms are not biology. They are not science, “cost” or “benefit” of life forms can not be measured. But symbiosis and symbiogenesis are science. “Symbiosis” refers to long term, permanent, sometimes cyclical, for example, seasonal, physical association between members of different species or other different taxa in general. To define “symbiosis” one ought to follow the original definition of the German scientist Anton de Bary (1831–1888). Symbiosis refers to a physical association between “differently named” partners, at least two kinds, that endures for most of the life history of the organisms. Or for at least most or all of the life history of one of them. Symbiosis is not a social relationship. Why not? Because social relationships refer to associations between members of the same species. To be symbiotic a relationship must refer to members of different taxa. Symbioses are ecological relationships that, over a long period of time, may become symbiogenesis. In cases where new behaviors, structures or taxa, i. e., new tissues, new organs, new species, new genera, or even new phyla emerge, new relationships at many different levels can be identified as direct consequence of symbiosis, then symbiogenesis has been demonstrated. I argue that first of all, symbiogenesis is not ever random. Random DNA mutations, of course, do occur, but they have very little directly to do with morphological or taxonomic innovation in evolution.

As the brilliant young Boris Mikhaylovich Kozo-Polyansky (1890–1957) recognized in his abstract of 1921 (Figure 2), symbiogenesis is the major source of innovation in evolution. Kozo-Polyansky's work was not just recognition and collection of scientific literature, including English and German language literature. Rather, unlike his Russian predecessors K. S. Merezhkovsky (1855–1921) and A. S. Famintsyn (1835–1918), Kozo-Polyansky recognized and did not reject the Darwin-Wallace concept of natural selection (Guerrero, Margulis, Fet, 2010). Kozo-Polyansky showed symbiogenesis generated the original novelty, whereas Darwin-Wallace natural selection followed, maintained and perpetuated it. Natural selection, an elimination process, perpetuates symbiogenesis but does not generate innovation in the evolutionary process. Kozo-Polyansky realized that it was not possible for evolution to establish new species without all three evolutionary phenomena taken together. First “biotic potential”, the tendency of all species, all kinds of organisms, every group, every population, always to grow at a rate unsupportable by its immediate environment. The growth rate of all populations exceeds the capacity of the local environment to maintain the rate of flow of matter and energy required to sustain it. Second, whence the appearance of inherited novelty? The generation of inherited novelty, according to Kozo-Polyansky, was by symbiogenesis followed by natural selection. “Evolution” is a complex process, a system that requires at least these three components: the immense reproductive capacity of live beings called “biotic potential”, the generation of inherited novelty by several modes that include symbiogenesis, karyological alterations such as polyploidy in plants and karyotypic fissioning in mammals. Maintenance of inherited changes in communities is by natural selection but variation itself is not generated by Darwin-Wallace natural selection.

In the language of “systems theory” evolution is a system and as in the processes of any system one cannot privilege one over other of the parts; all parts are required for the system to function. Kozo-Polyansky understood this when, in 1921, he was 30 or 31 years old.

Yes, Konstantin Sergeevich Merezhkovsky and Andrey Sergeevich Famintsyn, and Kozo-Polyansky are recognized as “symbiogeneticists”. These scientists are listed and described in the Russian encyclopedia as symbiogeneticists. They are unknown in the anglophone literature.

In our country we have Ivan Emmanuel Wallin who, of course, did not read Russian (Figure 3). Nearly no North Americans or English people read Russian. Please explain to them what I mean. Wallin (1883–1969) could not read Russian. But he had an immense knowledge of biology, so he invented his own words for the same phenomenon as Kozo-Polyansky's “new principle”. Wallin came to the same conclusions of the importance of symbiosis in evolution as did Kozo-Polyansky, but entirely independently. And so Ivan Emmanuel Wallin, son of Swedish immigrants to the United States, wrote his wonderful book. He knew nothing about Merezhkovsky, Famintsyn, or Kozo-Polyansky. He knew no or very little Russian literature. Wallin's idea (1927) he called “symbiogenicism”. He invented this neologism in the title of his great book on the origins of species. Wallin claimed that mitochondria evolved from symbiotic oxygen-respiring bacteria and that chloroplasts originated from blue-green algae, cyanophytes (called today cyanobacteria). Wallin had the same ideas basically as did Kozo-Polyansky. So these concepts came from two geographically independent sources. The ultimate geographical sources of symbiogenesis concepts came from the study of live organisms in Russia, St. Petersburg, the Mediterranean coast (Villefranche-sur-Mer; Laboratoire Arago; Banyuls-sur-Mer; Stazione Zoologica di Napoli), the marine laboratory at Roscoff and the Channel Islands of the

Atlantic, the Marine Biological Laboratory at Woods Hole on Cape Cod, and Wallin's studies in New York and in the Colorado Rockies and later symbiosis studies on lichens, on corals at the Great Barrier Reef in Australia, and in the Caribbean.

Here we see a shrimp that cleans the teeth of a moray eel (Figure 4). This is symbiosis, but is it symbiogenesis? No. Why? This shrimp picks the teeth, eats debris in the toothy mouth and lives with the eel. Although this particular species of shrimp is not ingested by that eel, the eel eats other kinds of shrimp. It is symbiosis, but not symbiogenesis. Both partners grow and reproduce separately. Both shrimp and eel can live separately. One sees no obvious novelty generated by this symbiosis, i. e., symbiotic physical association. The relationship between the shrimp and the eel is only feeding behavior. Symbiogenesis starts with at least two independent different taxa. Life is difficult, as I don't have to tell you. Life is probably more difficult in St. Petersburg than it is in Massachusetts. Anyway, it is sometimes exceedingly difficult. Often life is intolerably hard and difficult. And occasionally symbiogenesis provides the solution (Figure 5). Symbiogenesis is evolution, not just ecology.

It is estimated that on Earth today are 250,000 protoctist species. Among them are representatives of the nucleated ancestors of animals, fungi and plants. My thesis, Kozo-Polyansky's thesis, and Wallin's thesis, persistently ignored, for the most part, by Anglo-phone biologists, is that your ancestors and mine evolved from bacteria by symbiogenesis in the Proterozoic eon 2,500 to 542 million years ago. Why do we claim that the first nucleated cells evolved in the Proterozoic? Because of the presence of fossils called acritarchs, from a few microns to some over 500 micrometers in diameter. No one knows exactly what they are, but everyone who studies these robust microfossils, mainly by palynological techniques, agrees that microfossils called acritarchs are eukaryotes. They are fossil nucleated organisms that began to appear in the geological record more than 1,000 million years ago.

Now, this cell, very familiar to all of you, is an animal tissue cell in mitosis. Mitotic cells contain at least one nucleus and the proteinaceous microtubules of the spindle and other cytoskeletal structures. These features are entirely absent in prokaryotes, both bacteria and so-called "Archaea". Here we see labeled in blue through fluorescence microscopy the microtubular "end-binding protein" (Figure 6). The reddish-yellow and yellow signal is from microtubule protein absolutely typical of nucleated cells. This class of protein underlies cell motility seen at the level of the light microscope. Through the optical microscope one observes intracellular movement. Some prokaryotes, that is certain bacteria may be huge, 80 micrometers in diameter, but inside them one never sees what I call "anima", "animation", or any movement like this.

I want to show you now the power of symbiogenesis. We begin with amber, which under certain environmental conditions fossilizes very well. Here is a fossil termite, *Mastotermes electrodominicus*, that preserved so well that in the amber fossil record David Grimaldi and his colleagues (American Museum of Natural History, New York City) saw fossil muscle tissue at the light microscopic level! Fossil termites in amber were thin sectioned with a microtome. The investigators visualized the 20-million-year-old muscle tissue of the *Mastotermes* insect. So, Grimaldi said to us, since we see details of muscle tissue, why can we not also seek the termite's intestinal protists? And we did! We not only see protist fossils in *Mastotermes*, but we found the oldest spirochetes (and other bacteria, for example bacillus spores) in the fossil record embedded in ancient amber. This had been collected from a mine in Central America, Dominican Republic by the museum director, Dr. Jorge Wagensberg and others (Wier et al., 2002). This specimen I show you here of *M. electrodominicus*, because it is the best preserved of any mastotermitid in the world, is on

exhibit at the Museum of Science in Barcelona, Spain. However, in less valuable specimens of amber of *M. electrodominicus*, when cut and imaged the termite microbes are seen.

Now I show you a video of *Mixotricha paradoxa*, a unique termite protist that lives only inside *Mastotermes darwiniensis* in the southern hemisphere.

We take a trip to Kakadu Park in northern Australia, near Darwin. The climate there is very hot. The extremely hot climate may have persisted for 15 to 20 million years in this region, continuously unbearably hot. And here we see *Mastotermes* termites. Inside those termites, in 1956, Professor L. R. Cleveland photographed the organism you see here on 16-mm. black and white film (Cleveland, Grimstone, 1964). He had read that this *Mixotricha paradoxa* “protozoan” bears both cilia and flagella on its same cell. He did not believe that. After years of study he had never before seen this phenomenon, “cilia and flagella” on one-and-the-same cell. We re-photographed *Mixotricha paradoxa* many years later. From the 1970s until this century we intermittently studied this paradoxical protoctist. And we are now sure that these beating “hairs” are not cilia. They are spirochetes, as Cleveland and Grimstone (1964), first reported on the basis of Grimstone’s superb electron micrographs. The tiny surface spirochetes of *Mixotricha* are morphologically indistinguishable from *Treponema pallidum*, spirochetes of syphilis (Margulis et al., 2009). This, in other words, is a motility symbiosis. The large protist is fringed with 250,000 ectobiotic spirochetes embedded in its cortex by attachment sites. Toward the cell’s posterior a different, medium-sized spirochete, is present. It is morphologically indistinguishable from *Borrelia burgdorferi*. And the cell surface also has the little teeny ones. The moving fringe here, as seen with the electron microscope, on nearly all the anterior surface of *Mixotricha*, is covered by the treponemes, and by other symbiotic bacteria. There are thus 250,000 treponemes, just after cell division, and before the next division. Perhaps 500,000 treponemes per protist cell. Some half-million attached spirochetes confer motility on the *Mixotricha paradoxa*. A scanning electron micrograph of *Mixotricha*’s surface is seen in Figure 7. Five different kinds of spirochetes are physically associated with the protists (Wenzel et al., 2003). In the posterior ingestive area are other endosymbiotic bacteria. Termites can eat wood, but they cannot digest it. Approximately nine different kinds of prokaryotic microbes comprising a single protist. One *M. paradoxa* cell unites a half a million individuals. Without the symbiotic associates, no termite digests wood. Here you see the large spirochete *Canaleparolina*, the treponema spirochetes, the protist with a large piece of wood inside. When we say here is “one individual”, you Neodarwinists, where is your head? I assume you are not laughing because you don’t understand me? This “single, individual cell” is composed of at least nine different kinds of cells, each with its own genome. This, of course, is a group. And the animal in which this group lives is a termite worker. The termite insect starves within about two weeks if we remove its bacteria and protists. The isopteran dies on the second or third week. But Cleveland showed that if bacteria and protists are injected back into the intestine of the moribund termite the starving insect recovers completely. What, then, is the “individual” here? It is a community. Of course “group selection” occurs!

We have reconstructed the entire evolutionary story of eukaryosis. We have now observed every step in the origin of the cilium (Wier et al., 2010). Our hypothesis is that cilia, undulipodia in general, evolved from living spirochetes. Spirochetes donated many genes for crucial metabolic proteins to eukaryotic nuclei (Hall, 2010). The spirochetes form attached round-body (RB) propagules (Brorson et al., 2009). Spirochetes, of course, are gram negative eubacteria (Margulis, Chapman, 2010). They constitute a phylum; they

are pleiomorphic and are totally viable not only in the typical “cork screw” (spiral or helical) swimming stage but also in the slower round-body (RB) form. The RBs (also called vesicular or cystic) are induced by penicillin and other “unfavorable conditions”. Such as environmental changes i. e., quantity of free oxygen, elevated temperatures, cold, desiccation, altered salt concentrations and many chemical or medium alterations (e. g., notably in carbohydrate and other fermentable food source, amino acid composition, antibiotics induce the spirochete RB resistant stage. The Brorsons (2009) proved that RBs are entirely viable and reversible to the more active typical swimming helices. Also the discovery of *Spirochaeta coccoides* from the intestine of the kalotermitid (dry and dampwood-ingesting termite) from *Neotermes castaneus* (Dröge et al., 2006). *S. coccoides* feeds osmotrophically, its population maintains and grows in the anoxic or micro-oxic paunch (specialized hindgut) of this subtropical damp wood termite from Florida, Caribbean islands and coasts and other warm, humid North American localities. Nitrogen-fixing bacteria abound in *Neotermes castaneus*, a fact that may be related to the observation that *Spirochaeta coccoides*, in culture does not convert to the typical helical swimmer stage. *S. coccoides* has not, to our knowledge, been reported elsewhere.

Please let us look again at Figures 7 and 8. The epibiotic spirochetes seen here on this trichomonad *Mixotricha paradoxa* are not cilia even though they look remarkably like cilia and other undulipodia of eukaryotes. Nor are they any other kind of undulipodial homologue. They are analogues as discussed by A. Wier (Wier et al., 2010).

Why are so many termite microbes motile? Because if the microbes do not continuously move up the intestine, anteriorly, towards the mouth, they will be excreted with the feces. Might you tell them please what I mean, Galina? Many amitochondriates, mostly parabasalids seem to avoid and escape oxygen by remaining centrally located in the insect gut. Many must be motile all the time. They must swim up the intestine. They have to either be attached, or they have to swim. Otherwise they will be flushed into the soil. So many, many times, spirochetes alone, spirochetes attached to others, or spirochetes attached to intestinal epithelia evolved the ability to remain inside the insect’s anoxic, warm, wet, nutrient-rich intestinal habitat.

Although this resembles a cilium with a basal kinetosome, it can not be. In this micrograph the “n” is the *nucleoid* of the spirochete. There are no missing links here as Kozo-Polyansky said in his 1921 All-Russian Botanical Congress abstract. This is seen as an analogous step in the origin in cilia from spirochetes (Figure 8, see Wier et al., 2010). We have overwhelming evidence that symbiogenesis is the basis of novelty in organisms composed of nucleated cells (Margulis, 1993.) In the earliest symbioses of eukaryotes we hypothesize that intracellular motility, “anima”, was acquired as symbiotic spirochetes by an archaeobacterium (Hall, Margulis, 2010).

“Eukaryosis” refers to the process of evolution that formed the earliest eukaryote. The earliest eukaryotes are represented by archaeamoebae, metamonads, and parabasalids. None have mitochondria. They still live in anoxic environments today. Most amitochondriates dwell in environments with low concentrations of oxygen, often with high amounts of sulfur.

A bacterial consortium in sulfur-rich environments was discovered by Boris Perfiliev in the Crimea by 1932. It was later studied by his student Professor Galina Dubinina. She is my age. When first observed Perfiliev called what he thought was one single organism, the genus “*Thiodendron*”. The name in Greek means “sulfur tree”. Dubinina discovered that “Thiodendron” is a spirochete consortium. The spirochete components swim

towards sulfide, or they die. They must have sulfide. These partner organisms produce and release sulfide. They are “sulfidogenic”. They make sulfide. Although described by Perfiliev and his students in work between the 1930s and the 1970s, they never realized that they had a consortium of two kinds of bacteria at once. The earliest eukaryotes evolved in anoxic, sulfidic, organic-rich marine or estuarine conditions that were typical of the Proterozoic eon. The “ancestral spirochete” co-descendant is now alive in culture in the Moscow collection, and has recently been deposited in the Braunschweig, Germany culture collection. The multi-authored paper (Dubinina et al., 2010) is finally accepted and published. The first of these spirochetes, attracted by sulfide, is from Staraya Russa, Novgorod Oblast, Russia, is named *Spirochaeta perfilievii*. The Dubinina team has been working over 20 years on them. They have other related spirochetes to name.

Sulfurous environments are key. The Dubinina spirochetes swim toward sulfide, they are chemotactic. They use O₂, ambient oxygen, oxygen in the air, to protect themselves from oxidation damage. They are oxygen-tolerant to the extent that they always need sulfide. They oxidize the required sulfide to elemental sulfur. I’ve seen them for 30 or 40 years, without knowing what they were; here they are in nature (Figure 9). The white scum is what they first called “*Thiodendron latens*”. The seaweed is *Fucus vesiculosus*. The spirochete-sulfidogen consortia that Perfiliev discovered is in white in this photograph. Dubinina’s team has found them in at least six places: in Pacific Ocean islands, in the White Sea, and the sulfur springs resort, Staraya Russa. This is a place where F. Dostoyevsky lived. Dubinina has found them there, and in other sulfurous environments. They apparently occur all over the world in massive, geochemically important quantities. When Moscow University received their Japanese electron microscope for the first time, Dubinina studied these organisms under strict anoxia, no oxygen: fewer than ten to the minus ten parts oxygen. The long stringy filaments broke up. Out swam classical “1:2:1” and “2:4:2” spirochetes. In higher amounts of ambient oxygen (<0.01–2%) this spirochete grows longer and longer and longer with no change in width. Apparently *S. perfilievii* waits for anoxia in which the sulfide causes the oxygen-induced filament, with no change in width, to break up again to its typical 10–15µm length. This spirochete or its very close relative, if we are correct, shares a common ancestor with the sperm tails of half the people in this room.

Here I show you the animation part of our video called “Eukaryosis”. The atmosphere concentration of oxygen rose because of cyanobacterial photosynthesis. The association between motile spirochetes and sulfidogenic archaeobacteria became permanent. A merger occurred, and a stable association followed when the eubacterium DNA recombined with the spirochete’s DNA. This “permanent conjugation” of Dubinina’s spirochete occurred with *Thermoplasma* or *Sulfolobus* like Dennis Searcy’s thermoacidophilic archaeobacterium. The association of the eubacterial sulfide oxidizer and the archaeobacterial sulfidogen evolved to become karyomastigont system of eukaryotes called the “last eukaryotic common ancestor” (LECA), (Margulis et al., 2006). The karyomastigont itself-nucleus “connector” and undulipodia evolved into what became the mitotic spindle. Oxygen concentration was still rising in the mid-Proterozoic eon, and sulfide was decreasing in many local habitats. Mitochondria were symbiotically acquired only after “eukaryosis”. The karyomastigont-mitotic spindle was already present in anoxic conditions in amitochondriates. The mitochondria began as oxygen respiring delta- or alpha-proteobacteria. The cyanobacteria are still laughing. Cyanobacteria can survive nearly everything except they cannot live under acidic conditions. They “bleach” as their chlorophylls are destroyed. Our “Eukaryosis” film animation was made by James MacAllister, who is here today to videograph our session.

Now let us look at these cilia to see what these spirochetes have become. We do not know all the details, just most of them. I do not know Y.A. Vinnikov (1910–1987), but he wrote this wonderful book (1982) on the structure of vertebrate sensory systems. A constant in all of cell biology, the nine plus two $[9(2)+2]$ microtubules comprise the undulipodia, they are always $0.25\ \mu\text{m}$ in diameter. Why? Because they are evolutionary homologues. “Undulipodium” is the generic term for the eukaryotic structure that is usually motile. The bacterial flagellum is unrelated. The eukaryotic undulipodium, intrinsically motile, should never be called a “flagellum”. There are many, many different kinds of undulipodia. The flagella are bacterial structures only. They are not ever intrinsically motile. Motility in bacterial flagella is restricted to the basal rotary motor embedded in the cell (plasma) membrane. The bacterial flagellum is passive. The shaft is composed of a single, sometimes two proteins. Undulipodia are intracellular organelles bounded by the eukaryote’s plasma membrane. They are always *inside* the cell. Undulipodia include all cilia and many other organelles of motility. They are active along their length. They undulate. Intrinsically motile they are composed of at least 350 different proteins, many detailed in the cell biology literature. Perhaps undulipodia have as many as 1,000 proteins, not including membrane proteins. Tubulins, tectins, dynein, ATPase and many others are consistent components of all standard undulipodia. “Undulipodium” is a word from W. Hartmann’s German text book. The word “undulipodium” was used in a crazy A. P. Shmagina’s Russian book (1948). Shmagina opened the throats of dogs, studied their tracheal epithelia to watch their cilia. As the dog died, she watched the ciliary movement slow down. I hired a Russian translator who could not find the translation of the term “undulipodium” in any dictionary. We foreigners learned about the term “undulipodia” from Polish protozoologists and especially from the California scientist and author: Theodore Jahn. He wrote the popular book on how to identify the “protozoa”.

The ciliated retinal rod cells of the eyes of vertebrates have “nine two plus two” microtubular undulipodia, underlain at the base by the “nine three plus zero”, i. e., the $[9(3)+0]$ kinetosomes. The retinal rod ciliary bases, the sperm tails, the epithelial cilia, the algal, the fern and *Ginkgo* sp. tree sperm tails, all are entirely homologous. They are all examples of undulipodia. They are also present as extensions in cone cells of vertebrate eyes. (The “rods” and “cones” are simply infoldings of the ciliary membranes. The olfactory (smelling) processes are also undulipodia. Here, too, the mechanoreceptor cells of lobster antennules are composed $[9(2)+2]$ pattern of microtubules. The kinocilium of the inner ear and most other sensory cells are modified cilia, as Vinnikov realized. The term undulipodium was introduced into Russian literature but our Anglophone literature refuses to use it. Most people still call these cell sensitive structures and sperm tails “flagella”. Please don’t. They are not flagella. They are undulipodia. “Undulipodium” is singular, undulipodia is originally a mixed Latin and Greek word: *undula* (wave); *podium* (foot). The so-called “flagella” of eukaryotes, sperm tails, nasal epithelial cilia, gravitational sensors, balance organs, taste bud cilia, fish lateral line cells, mechanoreceptors of insects and the antennules of lobsters that show microtubules at their distal ends (nine times two=eighteen plus two=20 microtubules in total); these are derived from undulipodia. The antennules evolved as amplification systems based on the microtubules of undulipodia. The sperm tails of aquatic plants such as mosses and liverworts are also $[9(2)+2]$ microtubule motile structures. Scientists agree, based on electron microscopy, that undulipodia, limited to eukaryotes, are all evolutionary homologues.

I have hypothesized that all undulipodia are homologues modified from the original ancestral attached spirochete. I continue to say they are evolutionary homologues whose

ancestor was and still is a descendant of a free-living spirochete bacterium that very much resembled Dubinina's *Spirochaeta perfilievii*. The spirochete was water and salt sensitive, oxygen-tolerant but anaerobic, chemosensitive in general, mechanosensitive, perhaps even light sensitive. It was especially sulfide sensitive.

At night, when sulfide rises to the surface and the oxygen is lowered from the estuarine water air interface surface this can be seen. What is that white scum? This photo was taken at night just past Eel Pond beyond the School Street bridge at the marsh at Woods Hole, Cape Cod, Massachusetts. Only from extremely early in the morning, about 01:00 are these white patches seen. They represent massive quantities of actively motile spirochetes that probably avoid the oxygen released as waste in cyanobacterial photosynthesis.

The same spirochetes, we surmise from their morphology and behavior, are related to Dubinina's *Spirochaeta perfilievii*. What do they do? They take in sulfide to protect themselves against oxygen by transformation of that sulfide into elemental sulfur globules. The second component of the natural "Thiodendron" consortium is a sulfidogenic bacterium. The ancestor in eukaryosis may have been a thermoplasma like those studied by Dennis Searcy. They may have been another kind of sulfidogenic archaeobacterium such as a "*Sulfolobus*" another candidate for the archaeobacterial ancestral component in all nucleated cells. We don't know. But the concept is clear. One plus one equals one, not two, in biology. One sperm plus one egg equals one fertile egg. But one sulfide-oxidizing eubacterium, a spirochete plus one sulfidogenic archaeobacterium, a thermoplasma, makes one eukaryote: $1+1=1$. He was correct, no missing links exist, B.M. Kozo-Polyansky understood this concept clearly by the time he submitted his abstract in 1921.

Here we see spirochetes put in culture from the Islas Canarias, the Canary Islands of Spain, that we collected from microbial mat muds. We first saw them in sulfide-rich organic mud beneath the photosynthetic layers in the delta of the Ebro River in Catalunya, Northeast Spain. Monica Solé and I placed them in various growth media. And this unidentified protist grew in with the fermenting spirochetes. The media, if not anoxic, was certainly severely depleted in free oxygen. This protist swimmer looks like the earliest tiny eukaryote we can imagine. It is an has no mitochondria: the medium in which it grows here is anoxic. It has undulipodia. It eukaryote with a single nucleus as part of the karyomastigont system and it grows here in a culture of spirochetes. Why? Because both this tiny mastigote protist and the spirochetes thrive in low oxygen, rich organic mud with an abundance of sulfide gas. We posit that this was the early environment for eukaryotes. Today the same marine habitats support spirochetes and mastigotes similar to this protist. In this tube from sulfide-rich organic mud nearly all swimmers are spirochetes of different kinds, except this mastigote. It is a eukaryote, living as a "contaminant" in the mixed spirochete culture. Everywhere in the world 2,000–1,000 million years ago, most likely, this sort of habitat easily could be found.

On the anterior portion of this next protist (*Deltatrichonympha*, also from masto-termitid termites) are "waving hairs". They are $[9(2)+2]$ undulipodia, whereas on the posterior portion, here they are spirochetes. Without electron microscopy the details of this *Deltatrichonympha* cell are hard to discern. The undulipodia and the free-swimming spirochetes are difficult to distinguish. Spirochetes became undulipodia. They began as separate organisms. Sometimes they attach to each other or to different other life forms without modification. Sometimes they are modified. We hypothesized the steps in the attachment of spirochetes as they evolved into cilia before we found the analogue (Fig. 10 in Wier et al, 2010). Sometimes Spirochetes may enter cells to which they attach.

Sometimes they are inside other cells permanently. These associations still occur now. Some became permanent attached forms over and over again. Only one type probably is our ancestor. They are fermentors. So each of the steps in evolution exists today in environments low in oxygen, usually high in sulfide, not always, but always high in organic food. Here we have one of those wood-ingesting insects, termites.

What is happening in this video? Let us look closer at the same insect protist association (*Staurojoenina* in *Neotermes*) a little later in the day. We videographed that ten years ago but only recently found in electron micrographic sections that here are five different kinds of spirochetes living inside the protist. We don't know what they're doing, but we know that they are spirochetes living inside a vesicle in a single protist cell in an intestine of a termite (Wier et al., 2007). The cilia, née spirochetes evolved to become first sensory cilia after they permanently attached to the sulfidogen in the formation of the karyomastigont. The term "karyomastigont" was invented by C. Janicki in 1915. The karyomastigont comprises the nucleus, the proteinaceous nuclear connector, the kinetosome-centriole and its undulipodium. The karyomastigont is an organellar complex. We claim it is the evolutionary product of the DNA of both sulfidogenic archaebacterium and spirochetal eubacterium partners. The karyomastigont became the mitotic spindle, as it still is in *Ochromonas* (Figure 10).

Edouard Chatton's drawings show the karyomastigont with its nucleus, nuclear connector, three forward, one trailing undulipodia. During division, the karyomastigont becomes the mitotic spindle. No one thinks of karyomastigont-to-spindle transformation as an evolutionary phenomenon even though this organellar system permeates the protistological literature. Now, Chatton could not publish these charts, the ones he made for his students. Some are on display in the City Museum of Perpignan in southwest France. The gorgeous charts show too many different types of organisms for a professional journal. But Chatton very well knew the relationship between the karyomastigont nucleus and doubling of the kinetosomes and the formation of the thin mitotic spindle (called a *parades mose*). Chatton depicted the relationship between the motile undulipodium and mitotic motility as a process. He knew they were intimately involved and related to the evolution and taxonomy of protist groups. I just added modern terminology to his teaching chart (Figure 11). They are called "course boards" in the literature (Soyer-Gobillard, Schrével, 1986).

The relation between motility, mitosis and symbiogenesis underlies the phyla of the protocista. We have estimated that there are 36 extant phyla in Kingdom Protoctista (Margulis, Chapman, 2010). That motility, locomotion, and mitosis as cell processes are examples of the same kind of intracellular motility was recognized perfectly well by Chatton. A study of these Darwin's "oddities and imperfections", not at all typical of animals, show how evolution must be reconstructed from clues. Karl Belar in 1933 in the alga of genus *Ochromonas* showed how, when the cell divided in mitosis, the karyomastigont became the mitotic spindle.

Here is a surf clam egg. Watch it carefully, please. Here is its "germinal vesicle", that means "nucleus". Let us see it again. Germinal vesicle, nucleus, nucleolus, and polar body (Alliegro, and Alliegro, 2008; Alliegro et al., 2010). Please wait. Nucleus ($\equiv$ "germinal verticle"), nucleolus and the little sphere. The little sphere is the nucleolinus. What is a nucleolinus?

The "nucleolinus" is an organelle that contains nucleic acids of the kinetosome-centriole centrosome system. The nuclear membrane breaks down. The nucleolus in the surf clam (*Spisula*) also breaks down periodically. And the nucleolinus is interpreted by Alliegro (Alliegro et al., 2010) to be the portion of nuclear DNA that in the cytoplasm that

releases centriolar RNA. If we are correct, the legacy should be of the original spirochetes. The recent work on surf clam egg centrosomes by Mark and Mary Anne Alliegro and their colleagues is spectacular (Alliegro et al., 2010).

Each gray triangle represents a symbiotic merger (Figure 12). Some species of amitochondriates are meiotic. Not many. Mitosis evolved before meiosis. Meiosis evolved as a variation in mitosis probably in response to seasonal environmental cycles. These processes came after the origin of the karyomastigont, i. e., after eukaryosis. Both mitosis and meiosis evolved at least once before the symbiotic acquisition of mitochondria.

Here I show you here how free-swimming spirochetes act. Just as undulipodia do in amoebomastigote transformation, they actively pull themselves in beneath their membranes. Spirochetes produce viable round body (RB) propagules. If we change the growth medium to “unfavorable conditions”, they can form RBs, survive for at least two years in this state, and later revert. First their outer membranes swell. Then they draw in their protoplasmic cylinders. The RBs are totally viable. They reform helical swimmers later when “favorable environmental conditions” are restored. At least twelve different types of spirochetes, free-living and symbiotic, show this behavior (Brorson et al., 2009). Here, once inside, is a spore-like structure produced by *Spirosymplokos deltaeiberi*. The “spore-like structure” is not heat resistant, but it is desiccation resistant. They are totally viable. Some spirochetes are light sensitive. We hypothesize the cytoskeleton evolved from free-living spirochetes like those of Dubinina (Dubinina et al., 2010). “Cytoskeleton” implies anima, animation, movement, and intracellular movement generally.

Only the bacterial groups that enter the evolutionary story of nucleated cells are depicted at the bottom of Figure 12. A whole series of protist “oddities and imperfections” in the Proterozoic eon evolved as the oxygen concentration rose. Oxygen-breathing bacteria become the mitochondria, and almost all other eukaryotes evolve from mitochondriate protists. The gray triangle, upper right, indicates that photosynthesis that evolved in the bacteria was acquired by algae that evolved into plants. The triangles from bottom to top represent the first symbiotic union, the second symbiotic union, and the third symbiotic fusion. Fusions abounded: undulipodia first, mitochondria next, cyanobacteria precursors to photosynthetic plastids third. Undulipodia confer intracellular motility, mitochondria confer oxygen respiration, plastids provide internal cellular photosynthesis in eukaryotes.

And so where does Kozo-Polyansky come in? The abstract before he wrote his book was shown in Figure 2. He wrote that “nature does make jumps”, because the two or more components of a symbiosis are very different from the combined partnership. Apparently no one read his book. Or maybe they read it but it was not understood. It certainly was not translated. Apparently, from the quote written by Nina Bazilevskaya in 1959 two years after he died, the Russian botanists did not think it was worth translating. He was very young. He went on to become a successful professional botanist. This plant, *Androsace kozo-polyanskii*, is a primula, a primrose. You can see the arctic plant on our Harvard University Press cover of the translation of his book (Figure 13). He did much other work in botany, but as far as I know, he never returned to symbiogenesis after publication of this prescient, unique little book in 1924. Nobody listened to him. Nobody fought for his ideas. Nobody, perhaps in part because he did not write or speak German or English. How can anyone publish about evolution if he knows no English? One cannot pit oneself against all Neodarwinists.

Here we return to Voronezh, to the botanical garden named after Boris Mikhaylovich. Here we see high water in spring. Victor Fet and I explain Kozo-Polyansky's work but we

didn't change it. We think he was correct in nearly all his statements. We added a glossary and most importantly we show new photographs of live organisms and new electron micrographs of organisms to which he referred. We say it will be obvious to anyone who loves life on Earth that Boris Mikhaylovich Kozo-Polyansky correctly interpreted the evidence for symbiogenesis as source of innovation in evolution. (Figure 13.) The acquisition of genomes, especially of bacteria and other microbes, we show is the most important positive source of evolutionary novelty. The new illustrations show how prescient and correct was his work.

You may wonder how the birches survive the Russian winter. Perhaps bacteria make antifreeze compounds. Kozo-Polyansky did not use the word "prokaryote". He referred to bacteria by many names: bioblasts, cytodes, flagellated cytodes, nepheloid and consortia. Chatton invented the useful term "procariotique". He did not define it, he used it in a table and placed "cyanophytes" with prokaryotes and algae, including dinoflagellates, under the column "eucariotique".

However, it was B. M. Kozo-Polyansky who explicitly recognized that the tiny life forms were elementary units of the living. He knew well that they have all the properties of life: growth, reproduction, mechano-, chemo-, and photo-sensitivity, motility, photosynthesis. He understood what today we recognize as the bacterial group. He realized that bacterial elements are recombined and interact. They generate saltations, punctuated change in evolutionary lineages. Yes, he claimed, even in his 19 line abstract. Yes, "*Nature does make jumps*". Evolution is not gradual as Darwin insisted. Species do not change by accumulation of random mutations as Neodarwinists insist.

Here, what we don't see is that in this Voronezh Lake Ugolnoe are the bacteria that run most of the biogeochemical system, as V. I. Vernadsky's work in his book *The Biosphere* suggests. Thank you all very much.

I am sorry that I can only take questions in English. Please translate the questions for us.

QUESTION: Is symbiogenesis important to prokaryotic evolution, to prokaryotic speciation?

MARGULIS. Fine question. Yes, random mutation and gradualism does occur in prokaryotes. Some symbiogenesis happened, for example in *Thioploca*. But this was nothing like the rampant symbiogenesis in eukaryotes. Speciation itself, as a phenomenon, first evolved in eukaryotes. In prokaryotes overnight one rids the cells of plasmids, and the act of loss changes a species name (e.g., *Bacillus anthracis* to *Bacillus cereus*), or even, with the loss of plasmids for nitrogen fixation, induces a name change at the level of genus (e.g., from *Rhizobium* to *Azotobacter*!)

Plants, animals, fungi or protoctists don't change species and genera by overnight treatments in ethidium bromide or a simple increase in temperature. Of course not.

New species in eukaryotes evolve primarily because ancestral ones acquire entire new genomes that, by many steps, integrate over geological periods of time. They generate closely related descendants as new lower taxa radiate. The best contemporary work on this now is by microbiologists and agriculturally-oriented entomologists.

Perhaps you know the older book of Professor Soren Sonea "Une nouvelle bacteriologie". His new book is called "Prokaryotology" (Sonea, Mathieu, 2000). He's a Romanian who has lived in Canada, in Quebec, for his entire professional life. He and his colleagues show that the bacterial genetic system is worldwide. When a bacterium is cultured in

the laboratory, one deals with the “terminals” of the worldwide system of bacteria — the “terminals”, not the “computer” itself. In Sonea’s metaphor the computer is outside, the “mainframe computer” dwells in nature.

Bacteria have access to huge numbers of bacterial genes. Indeed they may access any gene of another bacterium by means of transforming-principle DNA extruded into the environment, transduction by phage, conjugation, plasmid transfer and other “small replicon” or “genophore” unidirectional bacterial gene transfer. So we either have one worldwide species of bacteria or no bacterial species at all.

The phenomenon of speciation, even though the words “species” and “speciation” are used as if they meant the same phenomenon, is a process *only* of eukaryotes. The jumps, the saltations, from prokaryotic components to composite “individuals” is a property of all eukaryotes. All have evolved symbiogenetically. Symbiogenesis is fundamental to all eukaryotic taxa from below species to above phyla (Margulis, Chapman, 2010).

Gradualism, the gradual accumulation of random mutations, ironically is more characteristic of prokaryotes. No one has ever shown, in the laboratory, field or fossil record, the veracity of that Neodarwinist mantra. That “gradual accumulation of random mutations” results in a passage from one to another, new and different, species has never been documented. By contrast, the phenomenon, rampant in eukaryotes: the symbiogenetic origin of new species has been detailed in much literature (Margulis, Sagan, 2002) ever since the tradition was begun in 1921 and ignored. It is mandated now, that those who wish to understand the evolution of life on Earth, even at this late date, start to read the wise words of the young Boris Mikhlayovich Kozo-Polyansky, native son of Voronezh (Kozo-Polyansky, 2010; Fet, Margulis, 2008). He knew, and we know now, that we live on an Earth more alive and more complicated than the Neodarwinists (or even the more humble of us) can describe or explain. Our world is a prodigy of its grand and profound past, its millions of years of natural history.

Acknowledgements

Drs. Mark A. and Mary Anne Alliegro, Celeste Asikainen, Dr. Andrej Victorovich Bakhtiarov, Margo Baldwin, Oystein Brorson, Judith Herrick Beard, Dr. Michael J. Chapman, Kendra Clark, Professor Michael F. Dolan, James MacAllister, Melishia Santiago, Dr. Galina Fet, Dr. Anna Gorbushina, Professor Ricardo Guerrero, Dr. John Hall, Dr. Liya N. Khakhina, Professor Eduard I. Kolchinsky, Professor Wolfgang Elisabeth Krumbein, Professor Jan Sapp, Dr. Bruce Scofield, Dr. M.O. Soyer-Gobillard, Professor Alfred I. Tauber, Professor Andrew Wier, Dr. Marina V. Loskutova, Professor Michael L. Williams, and especially Professor Victor Fet (Marshall University, West Virginia). I express my deepest gratitude for the indispensable (but only partial) financial aid that came from the Alexander von Humboldt Stiftung (Berlin), The Eastman Distinguished Professorship (Balliol College of Oxford University, The Tauber Fund, the NASA Planetary Biology Internship (Woods Hole, MA) and The Graduate School and the College of Natural Science at the University of Massachusetts-Amherst.

References

- Alliegro M.C., Alliegro M.A. Centrosomal RNA correlates with intron-poor nuclear genes in *Spisula oocytes* // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2008. Vol. 105. P. 6993–6997.

- Alliegro M.A., Alliegro M.C.* The rediscovery of the nucleolus and its role in spindle formation
Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2010. Vol. 107. P. 13 718–13 723.
- Brorson O., Brorson H.S., Scythes J., MacAllister J., Wier A., Margulis L.* Destruction of spirochete
Borrelia burgdorferi round-body propagules (RBs) by the antibiotic Tigecycline // Proceedings
of the National Academy of Sciences of USA. 2009. Vol. 106. P. 18 656–18 661.
- Cleveland L.R., Grimstone A.V.* The fine structure of the flagellate *Mixotricha paradoxa* and its
associated microorganisms // Proceedings of the Royal Society London, Ser. B. 1964. Vol.
159. P. 668–686.
- Dröge S., Fröhlich J., Radek R., Koenig H.* *Spirochaeta coccoides* sp. nov., a novel coccoid spirochete
from the hindgut of the termite *Neotermes castaneus* // Applied and Environmental
Microbiology. 2006. Vol. 72. P. 391–397.
- Dubinina G., Grabovich M., Leshcheva N., Rainey F.A., Gavrish E.* *Spirochaeta perfilievii* sp. nov.,
oxygen-tolerant, sulfide oxidizing, sulfur and thiosulfate-reducing spirochete isolated from
a saline spring // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2010.
doi:10.1093/ijsem/91.1.1333-0.
- Fet V., Margulis L.* Symbiogenesis and B. M. Kozo-Polyansky // *Sovremennoe sostoyanie, problemy
i perspektivy regional'nykh botanicheskikh issledovaniy* [Current Status, Issues, and Perspec-
tives of Regional Botanical Studies]. Materials of the International Conference, 6–8 February
2008, Voronezh State University, Voronezh, Russia. 2008. P. 6–9 (in Russian).
- Guerrero R., Margulis L., Fet V.* Darwin-Wallace paradigm shift. Ten days that failed to shake the
world // *Studies of the History of Biology*. 2010. Vol. 2. № 1. P. 85–90 (in Russian).
- Hall J. L.* Spirochete contribution to the eukaryotic genome // Proceedings of the National Academy
of Sciences of USA. 2010. MS № 2009–08564. 2011 (in press).
- Hall J. L., Margulis L.* From movement to sensation. Chapter 13 // *Chimera and Consciousness,
Evolution of the Sensory Self* / eds. L. Margulis, C. Asikainen, W. E. Krumbein. Cambridge
(Mass.) : MIT Press, 2011 (in press).
- Khakhina L. N.* 1992. Concepts of *Symbiogenesis: A Historical and Critical Study* of the Research of
Russian Botanists. New Haven : Yale Univ. Press, 1992. 177 p.
- Kozo-Polyansky B. M.* *Novyi printzip biologii. Ocherk teorii simbiogeneza*. Leningrad ; Moscow :
Puchina, 1924. 147 p. (in Russian).
- Kozo-Polyansky B. M.* *Symbiogenesis: A New Principle of Evolution* / Translation from the Russian by
V. Fet. Eds V. Fet, L. Margulis. Cambridge (Mass.), London : Harvard Univ. Press, 2010. 198 p.
- Margulis L.* *Symbiosis in cell evolution: Microbial communities in the Archean and Proterozoic
eons*. 2nd edition. N. Y. : W. H. Freeman, 1993. 452 p.
- Margulis L., Chapman M. J.* *Kingdoms & Domains. An Illustrated Guide to the Phyla of Life on
Earth*. San Diego ; London : Elsevier, 2010. 731 p.
- Margulis L., Chapman M. J., Guerrero R., Hall J. L.* The Last Eukaryotic Common Ancestor (LECA):
Acquisition of cytoskeletal motility from aerotolerant spirochetes in the Proterozoic eon //
Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2006. Vol. 103. P. 13080–13085.
- Margulis L., Dolan M., Whiteside J.* “Imperfections and oddities” in the origin of the nucleus //
Paleobiology, 2005. Vol. 31. Suppl. 2. (Special issue in memory of Stephen J. Gould:
Macroevolution: Diversity and Disparity) / eds. E. S. Vrba, N. Eldredge. P. 175–191.
- Margulis L., Maniatis A., MacAllister J., Brorson O., Hall J. L., Krumbein W. E., Chapman
M. J.* Position paper. Spirochete round bodies (RBs), syphilis, Lyme disease & AIDS:
Resurgence of “the great imitator”? // *Symbiosis*. 2009. Vol. 47. P. 51–58.
- Margulis L., Sagan D.* *Acquiring Genomes: A Theory of the Origins of Species*. N. Y. : Basic Books,
2002. XVI, 240 P.
- Shmagina A. P.* *Mertsatel'noe dvizhenie* [Ciliary Movement]. Moscow : Medgiz, 1948, 239 p.
(in Russian)
- Sonea S., Mathieu L. G.* *Prokaryotology: A Coherent View*. Montreal : Les presses de l'Université
de Montreal, 2000. 105 p.

- Soyer-Gobillard M.-O., Schrével J. Oral presentations of work of Edouard Chatton, at Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, France, 1986 (unpublished).
- Vinnikov Y. A. Evolution of Receptor Cells, Molecular Biology, Biochemistry and Biophysics. Berlin : Springer Verlag, 1982. XII, 141 p.
- Wallin I. E. Symbiontism and the Origin of Species. Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1927. XI, 171.
- Wenzel M. R., Radek R., Brugerolle G., Koenig H. Identification of ectosymbiotic bacteria of *Mixotricha paradoxa* involved in motility symbiosis // European Journal of Protistology. 2003. Vol. 39. P. 11–23.
- Wier A. M., Dolan M. F., Grimaldi D., Guerrero R., Wagensberg J., Margulis L. Spirochete and protist symbionts of a termite (*Mastotermes electrodominicus*) in Miocene amber // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2002. Vol. 99. P. 1410–1413.
- Wier A. M., MacAllister J., Margulis L. Hibernacular behavior of spirochetes inside membrane-bounded vesicles of the termite protist *Staurojoenina assimilis* // Symbiosis. 2007. Vol. 44. P. 75–83.
- Wier A. M., Sacchi L., Dolan M. F., Bandi C., MacAllister J., Margulis L. Spirochete attachment ultrastructure: implications for the origin and evolution of cilia // The Biological Bulletin. 2010. Vol. 218. P. 25–35.

**Симбиогенез. Новый принцип эволюции:
восстановление приоритета Б. М. Козо-Полянского (1890–1957)**

Линн Маргулис

Университет Массачусетса
Амхерст, США: celeste@geo.umass.edu

Публикуемый текст представляет собой отредактированную запись моей лекции, включавшей 14-минутный видеофильм (с двухминутной анимационной моделью) о развитии гипотетических организмов на всех этапах происхождения ядерных клеток от бактерий («эукариоз»). Наши наблюдения, подтвержденные новыми современными примерами, демонстрирующими этапы развития живых организмов, практически наверняка доказывают правоту «нового принципа» Б. М. Козо-Полянского (1924) о важности симбиогенеза в процессе эволюции жизни на Земле в течение не менее двух миллиардов лет. В будущем широко известное, но недокументированное объяснение происхождения эволюционных новшеств путем «постепенного накопления случайных мутаций» станет считаться ошибочным предположением начала XX в., которое в основном пропагандировалось англичанами, североамериканцами и другими англоговорящими учеными. Эти неодарвинистские «объяснения» уступят место подробностям симбиогенеза, таким как генетическое слияние, в особенности видообразование через приобретение геномов, кариотипическое расщепление (образование неоценгромер и связанное с этим изменение хромосом), концепция ларвального переноса у животных (Д. И. Уильямсон). Работа Козо-Полянского, при его жизни подвергшаяся осмеянию и забвению, приобретет такое же значение, какое имели в начале XX в. работы Менделя по наследованию признаков у гороха для открытия генетических принципов развития диплоидных организмов. Мое выступление, фотографии и фильмы были представлены на Дарвиновской конференции в Санкт-Петербурге 23 сентября 2009 г.

Ключевые слова: симбиогенез, эукариоз, Козо-Полянский, видообразование, генетическое слияние, приобретение геномов.

ГЕНЕТИКА И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

ИЗМЕНЧИВОСТЬ, МАТРИЧНЫЙ ПРИНЦИП И ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

С. Г. Инге-Вечтомов

Санкт-Петербургского государственного университета,
Санкт-Петербургский филиал Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
Санкт-Петербург, Россия: ingevechtomov@gmail.com

Центральная догма (Crick, 1958, 1970) как воплощение матричного принципа в биологии является основой для рассмотрения различных типов изменчивости, связанных с репликацией, транскрипцией, трансляцией с единых позиций. Существуют также конформационные матрицы (матрицы второго рода), которые следует рассматривать в дополнение к общепринятым — матрицам первого рода. Тем не менее не существует прямого соответствия между молекулярными механизмами и организменным (фенотипическим) проявлением типов изменчивости. Это объясняет противоречия в принятой классификации изменчивости. Одни и те же механизмы могут лежать в основе как наследственной, так и не наследственной изменчивости в зависимости от таксономической принадлежности и стадии жизненного цикла организма. Наследственная генетическая и эпигенетическая изменчивость проявляются с разной частотой и поэтому могут по-разному влиять на эффективность естественного отбора.

Ключевые слова: противоречия классификации изменчивости, матрицы I и II рода, мутации, модификации, эпигенетика, прионы, поливариантность и неоднозначность матричных процессов.

Из трех основных факторов эволюции — наследственности, изменчивости и отбора — мы хуже всего представляем себе изменчивость. До сих пор не существует общей теории изменчивости. Нам ее явно не хватает, поскольку огромный, практически неисчерпаемый потенциал изменчивости определяет характер биологической эволюции и возможности естественного отбора.

Рискнем утверждать, что Ч. Дарвин 150 лет назад был ближе к истине в понимании изменчивости, чем мы сегодня. Дарвиновская определенная и неопределенная изменчивость, как принято считать, в общем, соответствуют модификационной (подчеркнем — адаптивной) и наследственной изменчивости (см., напр., Воронцов, 1999). В XX столетии, опираясь, прежде всего, на феноменологию, а не на механизмы наблюдаемых изменений, генетики разработали сложную и во многом противоречивую классификацию изменчивости (рис. 1) (Инге-Вечтомов, 1989).

В соответствии с этой классификацией основным материалом для естественного отбора служит наследственная, прежде всего мутационная, а также комбинативная изменчивость. Значение модификационной изменчивости в эволюции было сформулировано в середине 1930-х гг. В. С. Кирпичниковым (1935) и Е. И. Лукиным (1936), которые рассматривали модификации в пределах нормы реакции при изменении условий существования как своего рода пробу адаптивных возможностей

ТИПЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изменчивость			
Наследственная		Не наследственная	
Комбинативная	Мутационная	Онтогенетическая	

Рис. 1. Классификация типов изменчивости

лись в рамках синтетической теории эволюции (см.: Воронцов, 1999), опиравшейся в огромной степени на генетику популяций, или закономерности микроэволюции, как ее назвал Ю. А. Филипченко (Philipschenko, 1927), противопоставляя макроэволюции, т. е. закономерностям, имеющим место на надвидовом уровне. Вопрос о сводимости макроэволюции к закономерностям микроэволюции до сих пор остается предметом дискуссий.

В то же время, как мне представляется, исторический парадокс заключается в том, что развитие теории микроэволюции, рассматривающей мутационный процесс как один из факторов динамики популяций, привело к заключению, что генные мутации в классическом их понимании не могут быть движущей силой макроэволюции. В популяциях, согласно представлениям М. Кимуры и других исследователей, сохраняются преимущественно так называемые нейтральные мутации, не влияющие на функции генетического материала. Все прочие мутации устраняет стабилизирующий естественный отбор. Таким образом не могут возникать новые гены, и эволюция генетического материала, лежащая в основе прогрессивной эволюции, оказывается невозможной (Kimura, 1983; Ней, Кумар, 2004).

Выход из этой парадоксальной ситуации предложил С. Оно, положивший в основу прогрессивной эволюции совсем другие изменения — дупликации и только потом дивергенцию дублированных копий (Ohno, 1970). Дупликации могут касаться отдельных генов, хромосом и целых геномов. Эти изменения мы также привыкли рассматривать как мутации (хромосомные, геномные).

Здесь необходимо отметить, что до сих пор нет удовлетворительного общепринятого определения мутации. Рискнем дать еще одно определение.

Мутация — наследуемое изменение генетического материала, не сводимое к характеристикам генетического материала родителей.

С этой точки зрения дупликации участков генетического материала не могут считаться мутациями, поскольку они возникают за счет комбинативной изменчивости. В частности, дупликации генов возникают как результат неравного кроссинговера или консервативных (в том числе ретро-) транспозиций. Результаты транспозиций тоже принято относить к мутациям (вспомните «транспозонный мутагенез»), хотя они представляют собой, как и большинство хромосомных перестроек, результат незаконной, или эктопической, рекомбинации (см.: Глазер, 1989).

организма. Согласно точке зрения этих авторов, в новых условиях подбираются генокопии (мутации), повторяющие и «закрепляющие» ранее модификационные адаптации. И без всякого ламаркизма! Эти работы мало известны среди специалистов, по-видимому, вследствие настороженного отношения к модификациям и возможности их наследования, что проповедовали лысенковцы-мичуринцы в известный период отечественной истории.

Основные постулаты современной эволюционной теории сложи-

Если говорить о нерасхождении хромосом, или полиплоидизации, — так называемых геномных мутациях, причиной которых является нарушение в работе белков веретена деления ядра, или шире — нарушения белков цитоскелета, то сборность и спорность принятой классификации изменчивости, и в частности мутаций, становится очевидной. В основе этих изменений лежат первичные события, не касающиеся ДНК как генетического материала. Мутациями их никак не назовешь. Другое дело, что последствия этих в общем-то *модификационных* событий имеют наследуемый, *наследственный*, характер.

Причинно-следственную связь между модификационной и наследственной изменчивостью можно проследить также в процессе становления классических мутаций. Им обычно предшествуют первичные повреждения ДНК, большинство из которых затем в процессе тождественной репарации исчезает (ненаследуемые изменения генетического материала) и лишь незначительная часть первичных повреждений превращается в мутации (наследуемые изменения генетического материала). Исследователи мутационного процесса обычно имеют дело с этой небольшой долей изменений генетического материала, не проследивая судьбу первичных повреждений. Некоторое исключение составляют радиобиологи, особенно исследующие биологические эффекты УФ-излучения. Они фиксируют и косвенно исследуют первичные повреждения в ДНК — циклобутановые димеры благодаря тому, что те подвергаются фотореактивации, что выражается в повышении жизнеспособности УФ-облученных клеток (Friedberg, 1995). Первичным повреждениям, предшествующим мутационным изменениям, не уделяют достаточного внимания, поскольку трудно исследовать их самостоятельное фенотипическое проявление. Тем самым эти изменения ускользают от генетического анализа. Мне известно только две модели, позволяющие отслеживать на уровне фенотипа судьбу первичных повреждений: их устранение репарацией или превращение в мутации. Первая работа была выполнена М. Резником и Р. Холидэем в 1971 г. (Resnick, Holliday, 1971). Они показали, что у гриба *Ustilago maydis* после УФ-облучения (но без фотореактивации) падает активность нитратредуктазы, а в клетках появляется неактивный белок, иммунологически родственный нитратредуктазе. После фотореактивации облученных клеток активность фермента восстанавливается. Таким образом косвенно регистрируются модификационные изменения, связанные с проявлением первичных повреждений ДНК.

Другая модель нравится мне больше. У гетероталличных дрожжей-сахаромицетов клетки принадлежат к одному из двух типов спаривания: *a* или *альфа* (рис. 2). Гены и регуляторные участки, контролирующие типы спаривания идентифицированы и секвенированы, подробно охарактеризована достаточно сложная система детерминации и взаимопревращения типов спаривания (Herskowitz et al., 1992). Первичные повреждения типа спаривания *альфа* могут проявляться как тип спаривания *a*. Большинство из них устраняет репарация. Это — модификации по определению. Тем не менее эти модификации еще до репарации приводят к скрещиванию с соседними, неповрежденными клетками, что выражается в диплоидизации и появлении диплоидов, гомозиготных по типу спаривания *альфа*. Лишь небольшая доля клеток с первичными повреждениями превращается в мутанты. Для УФ эта величина составляет около 1 % (Inge-Vechtomov, Repnevskaya, 1989). Таким образом, мы видим, что пути становления модификаций и мутаций могут иметь общие этапы. Кроме того, согласно данным сравнительной генетики и систематики, в ходе эволюции дрожжей-сахаромицетов, а именно при расхождении родов *Saccharomyces*

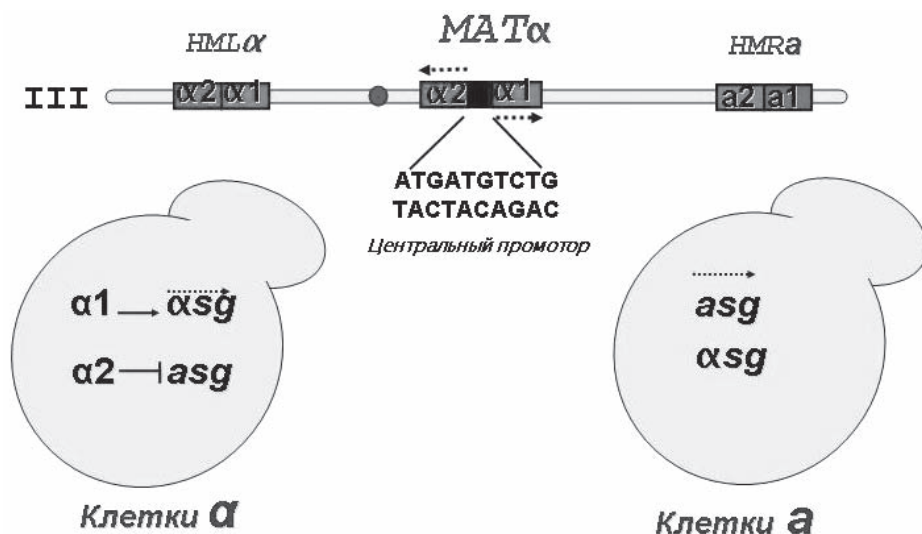


Рис. 2. Генетический контроль типов спаривания у дрожжей-сахаромицетов. Слева и справа от локуса *MAT* на хромосоме III показаны кассеты — *HML α* и *HMR a* , транспозиция которых в локус *MAT* приводит к изменению типа спаривания на противоположный, *asg* — *a*-специфичные гены; αsg — α -специфичные гены; острые стрелки — индукция транскрипции, тупые стрелки — репрессия транскрипции

и *Kluyveromyces* имела место диплоидизация, т. е. удвоение всего генома (Scannell et al., 2006). Дупликация всего генома происходила также при дивергенции рыб и млекопитающих (Jaillon et al., 2004). Дупликации всего генома показаны у цилиат. Особенно отчетлива роль полиплоидизации в эволюции покрытосеменных растений. В эволюции рода *Arabidopsis* удвоение генома происходило трижды (Kellog, 2003).

Такие «экзотические» *нерегулярные* модификации, которые могут возникать спонтанно или под действием индуцирующих факторов, не имеют непосредственного адаптивного значения. Это — хотя и модификационная, но не определенная (не адаптивная) изменчивость.

Первым на спонтанные модификации, или автономную изменчивость, у дрозофилы обратил внимание Б. Л. Астауров (1927) на примере проявления мутации с неполной пенетрантностью — *tetraptera* (рис. 3), анализируя появление дополнительного крыла на левой и на правой стороне мухи. Эти работы остались неизвестными большинству зарубежных да и отечественных исследователей, хотя последнее время появляется немало работ о модификациях как результате стохастических



Рис. 3. Мутант *tetraptera* *D. melanogaster* (Астауров, 1927)

процессов, шумов в экспрессии генов и т. д., «естественно» без ссылок на Астаурова (см., напр., Paulsson, 2004; Austin et al., 2006 или популярную статью на эту тему в журнале «В мире науки», 2008, № 10). Большинство адаптивных модификаций (или определенная изменчивость по Дарвину) основаны на регуляции экспрессии генов и представляют собой реакцию на факторы среды, с которыми организмы длительное время сталкивались в течение своего эволюционного развития. Эти адаптивные модификации тоже бывают причудливо переплетены с наследственной изменчивостью, мутационным процессом. Яркий пример — SOS-, или мутагенная, репарация ДНК у *E.coli*, когда в ответ на повреждения ДНК, сохранившиеся после действия конститутивных систем репарации, происходит индукция ряда адаптивных ферментов, устраняющих эти повреждения (модификация — адаптивный, регулируемый процесс). При этом происходит неточная репликация ДНК «в обход» повреждений, что выражается в случайной подстановке оснований, а следовательно, в появлении мутаций (Сойфер, 1997).

Противоречивость наших представлений об изменчивости легко видеть на примере так называемой онтогенетической изменчивости. Тут и модификации, основанные на регуляции действия генов на транскрипционном и посттранскрипционном уровнях, включая альтернативный сплайсинг, регуляция трансляции и мутационная изменчивость (сайт-направленный мутагенез при образовании антител) и комбинативная изменчивость — сборка генов иммуноглобулинов при дифференцировке иммунной системы и другие перестройки генома в онтогенезе. Здесь и эпигенетическая изменчивость и наследственность, в частности при детерминации клеток и их последующей дифференцировке.

Выделение эпигенетической изменчивости как отдельного типа изменений скорее запутывает ситуацию, объединяя явления, основанные на различных механизмах: ферментативные модификации оснований ДНК и гистонов; как ненаследуемые, так и наследуемые изменения экспрессии генетического материала, в последнем случае через интерференцию РНК. Это так называемый системный сайленсинг, или замолкание генов (Novina, Sharp, 2004). Сюда же относят и геномный импринтинг (Конюхов, Платонов, 2001) и инактивацию X-хромосомы у млекопитающих (Brockdorff, Turner, 2007). Это группа явлений весьма разнородная по своим механизмам, которые во многих случаях плохо исследованы. В то же время эпигенетика в наши дни — область активного экспериментирования. Поэтому в ней гораздо больше феноменологии, не всегда строго интерпретируемой, нежели концептуальной завершенности (Epigenetics, 2007).

В общем виде эпигенетические явления можно отнести к явлениям наследственности и наследственной изменчивости, которые лишь косвенно связаны с сохранением или изменением нуклеотидных последовательностей ДНК.

Здесь необходимо упомянуть работы Р. Н. Чураева и В. А. Ратнера (Чураев, 1975; Чураев, Ратнер, 1975), которые должны были бы считаться классическими (подобно упомянутой ранее работе Б. Л. Астаурова), если бы они были широко известны. В этой теоретической работе рассматривается схема динамического наследования, основанного на регуляторных взаимодействиях по схеме эпигена. В первоначальном варианте схема представляла собой систему из двух взаимно регулируемых оперонов, когда продукт одного оперона служит репрессором другого, и наоборот (рис. 4). В такой системе экспрессия того или иного оперона определяется чисто случайно с вероятностью 50:50. Далее это состояние наследуется.

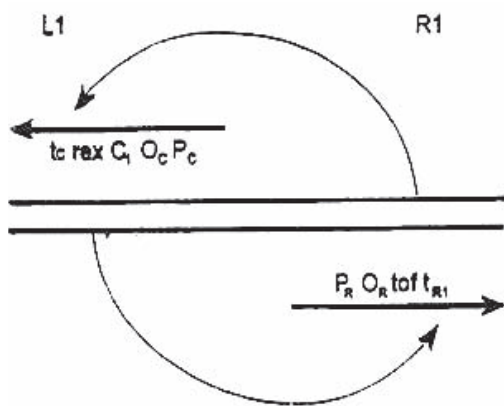


Рис. 4. Схема эпигена (Чураев, 1975)

Подобным образом определяется, например, выбор лизогенного или литического пути в развитии бактериофага *лямбда*, инфицирующего бактерию *E. coli*. В самом начале XXI в. бактериальные эпигены были синтезированы генно-инженерными методами и работали в клетках *E. coli* в соответствии с предложенной теорией (Tchugaev et al., 2000). В работах Чураева и Ратнера впервые сформулированы минимальные требования к системе эпигенетического наследования (изменчивости). Во-первых, признак должен наследоваться хотя бы в ряду клеточных поколений. Во-вторых, это

наследование (изменение) должно быть основано на взаимной регуляции (или нарушении этой регуляции) хотя бы двух, а может быть и более единиц наследственного материала: генов оперонов. Очевидно, что отнесение к эпигенетическим феноменам тех, которые связаны просто с регуляцией экспрессии генетической информации (что делают довольно часто), недостаточно строго.

К эпигенетическим явлениям относят и прионизацию белков (см.: Gottschling, 2007), которая лежит в основе явления так называемой белковой наследственности у грибов, в частности у дрожжей. По механизму это явление следует отнести к *модификациям*, поскольку оно заключается в изменении пространственной укладки полипептида без изменения его первичной структуры, без изменения последовательности кодирующих его нуклеотидов ДНК. В дальнейшем такой измененный белок перестраивает «по своему образу и подобию» вновь синтезируемые гомологичные полипептиды (рис. 5). Это утверждение (о модификации) справедливо для млекопитающих, у которых прионы инфекционны, но они не наследуются при половом размножении, так же как и другие амилоиды, образующиеся в случае болезней: Альцгеймера, Паркинсона, Хантингтона и некоторых других, с той разницей, что прионы обладают свойством инфекционности, а другие амилоиды — нет (Галкин и др., 2006). Это утверждение (о модификации) не справедливо для прионов грибов, у которых прионы ведут себя как цитоплазматические наследственные факторы (табл. 1). Более того, показана возможность белковой трансформации по соответствующему признаку протопластов дрожжей (Fink, 2005).

Означает ли сказанное, что в случае прионов дрожжей мы имеем дело с наследуемой модификацией? Ответ должен быть утвердительным. В таком случае мы обнаруживаем противоречие с классическим определением модификации как ненаследуемого изменения.

Можно попытаться разобраться в противоречиях ныне существующих представлений об изменчивости, идя не от феноменологии, а от механизмов явлений, а именно — от механизмов воспроизведения генетического материала и экспрессии генетической информации. Эти процессы обобщает Центральная догма молекулярной биологии, предложенная Ф. Криком (Crick, 1958, 1970) (рис. 6) и воплощающая современную молекулярно-биологическую парадигму. Что еще более существенно,

Преобразование $\text{PrP}^{\text{C}} \rightarrow \text{PrP}^{\text{Sc}}$

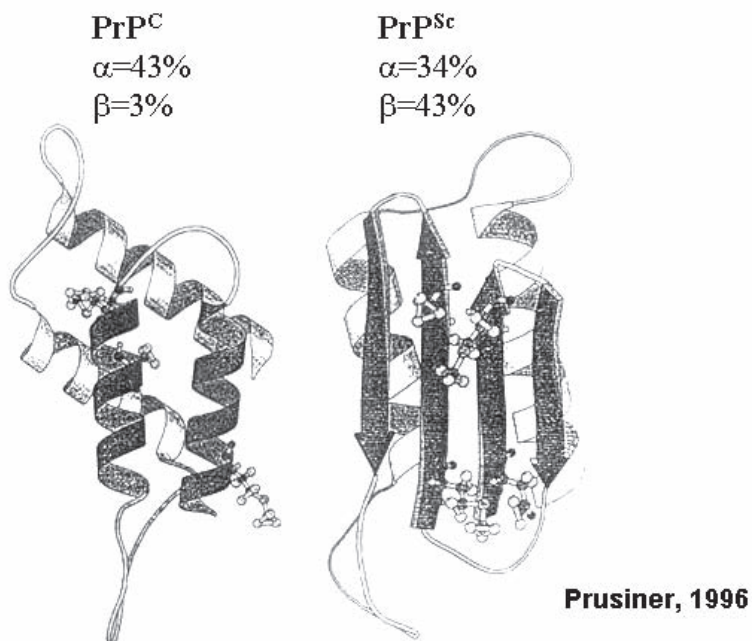


Рис. 5. Конформационное превращение клеточного белка PrP^{C} в белок-прион PrP^{Sc} (Prusiner, 1998)

Таблица 1

Прионы грибов

[Прион] (фенотип, продукт)	Структурный ген	Вид	Источник
[<i>PSI</i> ⁺] (нонсенс-супрессия)	SUP35	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Cox , 1965; Chernoff et al., 1993
[<i>URE3</i>] (усвоение уреидосукцината)	URE2	<i>S. cerevisiae</i>	Wickner, 1994
[<i>PIN</i> ⁺] (инициация [<i>PSI</i>])	RNQ1	<i>S. cerevisiae</i>	Derkatch et al., 2001
[<i>Het-s</i>] (фактор несовместимости)	<i>HET-s</i>	<i>Podospora anserina</i>	Coustou et al., 1997
[<i>ISP</i> ⁺] (антисупрессор к <i>sup35</i>)	<i>SFP1</i>	<i>S. cerevisiae</i>	Рогоза и др., 2009
[<i>SWI</i> ⁺] (регуляция хроматина)	<i>SWI1/SNF5</i>	<i>S. cerevisiae</i>	Du et al., 2008
[<i>OCT</i> ⁺] (транскрипционный фактор)	<i>CYC8/SSN6</i>	<i>S. cerevisiae</i>	Patel et al., 2009
[<i>MCA</i>] (метакаспаза)	MCA1	<i>S. cerevisiae</i>	Nemecek et al., 2009
[<i>MOT3</i>] (транскрипционный фактор)	MOT3	<i>S. cerevisiae</i>	Alberty et al., 2009
[<i>GAR</i> ⁺] (устойчивость к глюкозной репрессии)	PMA1, STD1	<i>S. cerevisiae</i>	Brown, Lindquist, 2009

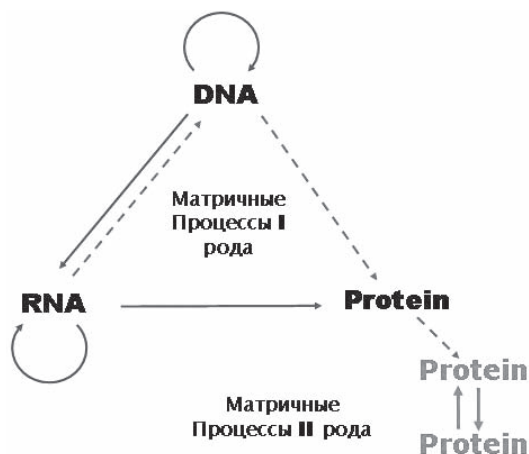


Рис. 6. Центральная догма молекулярной биологии как воплощение матричного принципа (Crick, 1970 с дополнениями)

это воплощение *матричного принципа* в биологии, а вовсе не отражение потока информации в клетке, как часто ее понимают и с этих позиций незаслуженно критикуют.

Формулирование матричного принципа в биологии — одно из важнейших событий науки XX в. Напомним, что матричный принцип впервые был предложен для объяснения воспроизведения хромосом в 1928 г. Н. К. Кольцовым (1936). Кольцов заблуждался, считая хромосомы полипептидными цепями, но оказался прав в отношении матричного механизма их репликации.

Все три привычных нам матричных процесса: репликация, транскрипция, трансляция, — имеют некоторые общие характеристики:

во-первых, в каждом процессе различают три стадии — инициация, элонгация (копирование), терминация, что тривиально;

во-вторых, для всех трех процессов характерна *поливариантность* осуществления (Инге-Вечтомов, 1976, 2001), т. е. для каждого матричного процесса существует несколько вариантов молекулярных машин — читающих устройств, работающих с разной точностью, и таким образом поливариантность матричных процессов сопряжена с их *неоднозначностью*;

в-третьих, в каждом матричном процессе заложена возможность коррекции, или репарации, дочернего полимера.

Баланс двух последних свойств — *поливариантности* и *корректируемости* — определяет возможность эволюционной *оптимизации уровня неоднозначности* (или частоты ошибок, что звучит несколько антропоморфно) для каждого матричного синтеза.

Таким образом, изменчивость (как свойство неоднозначности) априорно заложена в самой организации матричных процессов, а сам развиваемый подход позволяет рассматривать с единых позиций все типы изменчивости, связанные с репликацией, транскрипцией и трансляцией. Тогда связь между разными типами изменчивости представляется вполне естественной, особенно, если учесть, что разные матричные процессы порой включают совместителей — общие молекулярные компоненты читающих устройств (Инге-Вечтомов, 1976, 2001).

Рискну утверждать, что матричный принцип и матричные механизмы все еще недооценены в биологии. То, о чем шла речь до сих пор, преимущественно касалось матричных процессов, в которых последовательность элементов одного полимера (матрицы) определяет последовательность элементов другого — дочернего полимера. Назовем их матричными процессами I рода. Есть еще и матричные процессы II рода, которые мы также упоминали (см.: рис. 5, 6). Существуют конформационные (пространственные) матрицы. На их основе воспроизводится измененная

пространственная структура белков-прионов, прочих амилоидов, включая паутину пауков, цитоплазматические стресс-гранулы млекопитающих и пр. Об этих матричных процессах второго рода мы знаем гораздо меньше, хотя, по-видимому, они широко распространены в природе. При этом не происходит репликации в общепринятом смысле. Воспроизводится, или точнее — передается, только пространственная структура макромолекулы. В чем-то близкие идеи высказывали Л. Б. Меклер и Р. Г. Идлис (1993), говоря о существовании нескольких типов кодирования в клетке.

С учетом всего изложенного в настоящем сообщении представляется необходимым пересмотреть классификацию изменчивости, положив в ее основу матричный принцип и отказавшись от *априорного* деления ее на наследственную и ненаследственную. Дело в том, что одни и те же механизмы могут быть ответственны за тот или иной тип изменчивости в зависимости от объекта и стадии его развития. Именно это является причиной большинства противоречий нынешней классификации изменчивости, примеры которых мы приводили ранее.

Более логично рассматривать изменчивость, связанную с 1) *репликацией генетического материала* и 2) *экспрессией генетической информации*, дополнив эту картину регуляторными механизмами (рис. 7). Таким образом, двигаясь в направлении к общей теории изменчивости, мы попытались представить некоторое вторичное упрощение ситуации (вспомните определенную и неопределенную изменчивость Дарвина).

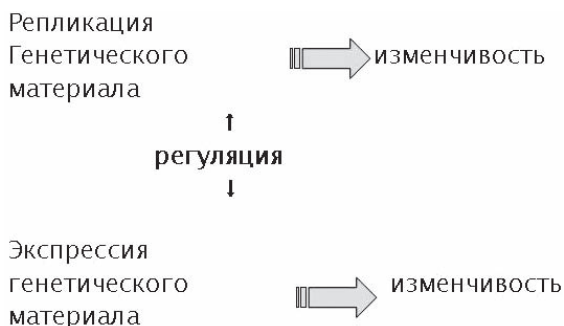


Рис. 7. Альтернативный способ классификации изменчивости

Высказанные соображения не отменяют представлений о наследуемых и ненаследуемых вариациях, однако механизмы возникновения как тех, так и других могут быть существенно различными или сходными: повторим, в зависимости от таксономической принадлежности и стадии жизненного цикла организма. Подробное рассмотрение типов и механизмов изменчивости показывает, что между ними нет однозначного соответствия на молекулярном и на фенотипическом уровнях. Наблюдаемая связь между модификационной и наследственной изменчивостью (по частотам событий, но не по адаптивной направленности), существование эпигенетической изменчивости не отменяет значения дарвиновского естественного отбора и не служит поводом для реабилитации ламаркизма и тем более лысенковщины. Трансмутация элементов не оправдывает алхимиков, успехи астрономии не оправдывают астрологов.

Отбор так и будет работать с наследуемыми изменениями в выработке лучшей приспособленности. Другое дело, что «наследуемые модификации» — эпигенетические изменения — могут сказываться на *темпах отбора по приспособленности*.

В утешение неоламаркистам отметим, что на самом деле место для ламаркизма есть — эволюция человека не в биологическом плане, а в плане сигнальной наследственности (Лобашев, 1961), культуры. «Мемы», или мимы (Докинз, 1993),

наследуются по ламаркистской схеме. Отсюда и колоссальное ускорение этой особой, небιологической «эволюции» человека.

В заключение необходимо отметить, что биология и теория эволюции как квинт-эссенция биологии испытывают своего рода поляризацию. На одном полюсе — углубление в молекулярные механизмы, а механизмы биологических процессов могут быть только молекулярными, поскольку, кроме атомов и молекул, в клетке ничего нет. На другом полюсе — популяционные и экологические закономерности, которые с середины прошлого века все более привлекают внимание эволюционистов. Эволюционирует биосфера в целом. На наших глазах создается новый эколого-генетический синтез в теории эволюции. Это, однако, тема для отдельного разговора.

Работа поддержана грантами: программы «Ведущие научные школы России» — НШ — 197.2008.4 и программы Президиума РАН «Возникновение и эволюция жизни на Земле».

Литература

- Астауров Б. Л. Исследование наследственного изменения гальтеров у *Drosophila melanogaster* Schin // Журнал экспериментальной биологии. Серия А. 1927. Т. 3. Вып. 1–2. С. 1–61.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Учебно-научный центр довузовского образования МГУ, 1999. 640 с.
- Галкин А. П., Миронова Л. Н., Журавлева Г. А., Инге-Вечтомов С. Г. Прионы дрожжей, амилоидозы млекопитающих и проблема протеомных сетей // Генетика. 2006. Т. 42. С. 1–13.
- Глазер В. М. Генетическая рекомбинация без гомологии: процессы, ведущие к перестройкам в геноме // Соросовский образовательный журнал. 1989. № 7. С. 22–29.
- Докинз Р. Эгоистичный ген. М. : Мир, 1993. 317 с.
- Инге-Вечтомов С. Г. Принцип поливариантности матричных процессов // Исследования по генетике. 1976. Вып. 7. С. 3–20.
- Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции. М. : Высшая школа, 1989. 992 с.
- Инге-Вечтомов С. Г. О принципе поливариантности матричных процессов. Современные проблемы радиобиологии, радиоэкологии и эволюции : труды Международной конференции, посвященной столетию Н. В. Тимофеева-Ресовского. Дубна, 6–9 сентября 2000 г. Дубна : Объединенный ин-т ядерных исследований, 2001. С. 343–353.
- Кирпичников В. С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (гипотеза о косвенном отборе) // Биологический журнал. 1935. Т. 4. №5. С. 775–800.
- Кольцов Н. К. Наследственные молекулы // Организация клетки. М. ; Л. : Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1936. С. 585–620.
- Конюхов Б. В., Платонов Е. С. Геномный импринтинг у млекопитающих // Генетика. 2001. Т. 37. С. 5–17.
- Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. 1961. Вып. 1. С. 3–11.
- Лукин Е. И. О причинах замены в процессе органической эволюции ненаследственных изменений наследственными (с точки зрения теории естественного отбора) // Эволюционная биология: История и теория. Вып. III. 2005. СПб. С. 19–33. (Оригинал: Учені Записки Харківського Університету. 1936. С. 200–208).
- Меклер Л. Б., Идлис Р. Г. Код — путь к биотехнологиям XXI века уже сегодня // Природа. 1993. № 5. С. 29–63.
- Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев: КВЦ, 2004. 404 с.

- Рогоза Т. М., Викторовская О. В., Родионова С. А., Иванов М. С., Волков К. В., Миронова Л. Н. Поиск генов, влияющих на поддержание антисупрессорного прионоподобного детерминанта [ISP⁺] у дрожжей с помощью инсерционной библиотеки генов // Генетика. 2009. Т. 43. С. 392–399.
- Сойфер В. Н. Репарация генетических повреждений // Соросовский образовательный журнал. 1997. № 8. С. 4–13.
- Чураев Р. Н. Гипотеза об эпигене. Исследования по математической генетике. Новосибирск : Ин-т цитологии и генетики. 1975. С. 77–94.
- Чураев Р. Н., Ратнер В. А. Моделирование динамики систем управления развитием λ -фага. Исследования по математической генетике. Новосибирск : Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1975. С. 5–66.
- Alberti S., Halfman R., King O., Kapila A., Lindquist S. A systematic survey identifies prions and illuminates sequence features of prionogenic proteins // Cell. 2009. Vol. 137. P. 146–158
- Austin D. W., Allen M. S., McCollum J. M., Dar R. D., Wilgus J. R., Sayler G. S., Samatova N. F., Cox C. D., Simpson M. L. Gene network shaping of inherent noise spectra // Nature. 2006. Vol. 439. P. 608–611.
- Brockdorff N., Turner B. N. Dosage compensation in mammals. Chapter 17 // Epigenetics / ed. by C. D. Allis, T. Jenuwein, D. Reinberg, M.-L. Caparros. Cold Spring Harbor (N. Y.) : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. P. 321–340.
- Brown J. C. S., Lindquist S. A heritable switch in carbon source utilization driven by an unusual yeast prion // Genes and development. 2009. Vol. 23. P. 2320–2332.
- Chernoff Yu. O., Derkach I. L., Inge-Vechtomov S. G. Multicopy SUP35 gene induces de novo appearance of psi-like factors in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* // Current Genetics. 1993. Vol. 24. P. 268–270.
- Coustou V., Deleu C., Saupe S., Begueret J. The protein product of the het-s heterokaryon incompatibility gene of the fungus *Podospora anserina* behaves as a prion analog // Proceedings the National Academy of Science of the USA. 1997. Vol. 94. P. 9773–9778.
- Cox B. S. A cytoplasmic suppressor of super-suppression in yeast // Heredity. 1965. Vol. 20. № 4. P. 505–521.
- Crick H. F. C. On protein synthesis // Symposia of the Society for Experimental Biology, 12. 1958. P. 138–163.
- Crick F. Central dogma of molecular biology // Nature. 1970. Vol. 227. P. 561–563.
- Derkatch I. L., Bradeley M. E., Hong J. Y., Liebman S. W. Prions affect the appearance of other prions: The story of [PIN⁺] // Cell. 2001. Vol. 106. P. 171–182.
- Du Z., Park K. W., Yu H., Fan Q., Li L. Newly identified prion linked to the chromatin remodeling factor Swi1 in *Saccharomyces cerevisiae* // Nature Genetics. 2008. Vol. 40. P. 460–465.
- Epigenetics / ed. by C. D. Allis, T. Jenuwein, D. Reinberg, M.-L. Caparros. Cold Spring Harbor (New York). Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 502 p.
- Fink G. R. A transforming principle // Cell. 2005. Vol. 120. P. 153–154.
- Friedberg E. C. Out of the shadows and into the light: the emergence of DNA repair // Trends in Biochemical Sciences. 1995. Vol. 20. P. 38–116.
- Gottschling D. E. Epigenetics: From phenomenon to field. Chapter 1 // Epigenetics / ed. by C. D. Allis, T. Jenuwein, D. Reinberg, M.-L. Caparros. Cold Spring Harbor (N. Y.) ; Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. P. 1–13.
- Herskowitz I., Rine J., Strathern J. S. Mating-type determination and mating-type interconversion in *Saccharomyces cerevisiae* // The Molecular and Cellular Biology of the Yeast *Saccharomyces*. Vol. 2. Chapter 11. Cold Spring Harbor (N. Y.) : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1992. P. 583–656.
- Inge-Vechtomov S. G., Repnevskaya M. V. Phenotypic expression of primary lesions of genetic material in *Saccharomyces* yeast // Genome. 1989. Vol. 31. P. 497–502.
- Jaillon et al. Genome duplication in the teleost fish *Tetradon nigroviridis* reveals the early vertebrate proto-karyotype // Nature. 2004. Vol. 431. P. 946–951.

- Kellog E.A. It's all relative // Nature. 2003. Vol. 422. P. 383–384.
- Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge : Cambridge Univ. Press., 1983. 367 p.
- Nemecek J., Nakayashiki T., Wickner R.B. A prion of yeast metacaspase homolog (Mca1p) detected by a genetic screen // Proceedings of the National Academy of Science of the USA. 2009. Vol. 106. P. 1892–1896.
- Novina C. D., Sharp P. A. The RNAi revolution // Nature. 2004. Vol. 430. P. 161–164.
- Ohno S. Evolution by gene duplication. Berlin ; Heidelberg ; N.Y. : Springer Verlag, 1970. 178 p.
- Patel B. K., Gavin-Smyth J., Liebman S. W. The yeast global transcriptional co-repressor protein Cyc8 can propagate as prion // Nature Cell Biology. 2009. Vol. 11. P. 344–349.
- Paulsson J. Summing up the noise in gene networks // Nature. 2004. Vol. 427. P. 415–418.
- Philipschenko Ju. Variabilität und Variation. Berlin : Borntraeger, 1927. 101 S.
- Prusiner S. Prions // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1998. Vol. 95. P. 13 363–13 383.
- Resnick M. A., Holliday R. Genetic repair and synthesis of nitrate reductase in *Ustilago maydis* after irradiation // Molecular and General Genetics. 1971. Vol. 111. P. 171–178.
- Scannell D. R., Byrne K. P., Gordon J. L., Wong S., Wolf K. H. Multiple rounds of speciation associated with reciprocal gene loss in polyploidy yeasts // Nature. 2006. Vol. 440. P. 341–345.
- Tchuraev R. N., Stupak I. V., Tropinina T. S., Stupak E. E. Epigenes: design and construction of new hereditary units // FEBS Letters. 2000. Vol. 486. P. 200–202.
- Wickner R. B. [URE3] as an altered URE2 protein: evidence for a prion analog in *Saccharomyces cerevisiae* // Science. 1994. Vol. 264. P. 566–569.

Variability, Template Principle and the Theory of Evolution

S. G. Inge-Vechtomov

Department of Genetics and Breeding St. Petersburg State University,
Sankt-Petersburg Branch N.I.Vavilov Institute of General Genetics, RAS
St. Petersburg, Russia: ingevechtomov@gmail.com

Central dogma (Crick, 1958, 1970) as expression of template principle in biology, suggests a basis for consideration of different types of variability connected with replication, transcription, translation from the single position. There are conformational templates (the second order templates) which should be described in addition to the conventional – templates of the first order. Nevertheless, there is no direct correlation between molecular mechanisms and phenotypic (organismic) expression of variability types. It explains contradictions in accepted classification of variability types. The same mechanisms may underline both inherent and non-inherent variations depending upon taxonomic position and a stage of the life cycle of an organism. Inherent genetic and epigenetic variations appear with different frequencies and so may differently influence efficiency of natural selection.

Keywords: contradictions in classification of variability, templates of the I and II order, mutations, modifications, epigenetics, prions, polyvariacy and ambiguity of template processes.

ЭВОЛЮЦИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ: ДАРВИН И ВАВИЛОВ

Н. А. Колчанов*, В. В. Суслов**, М. П. Пономаренко***

Институт цитологии и генетики СО РАН,
Новосибирск-90, Россия:

*kol@bionet.nsc.ru; **valya@bionet.nsc.ru; ***pon@bionet.nsc.ru

В организации регуляторных районов генов, активных сайтов белков и в генных сетях присутствуют эволюционно-консервативные модули, задающие пространства возможностей, ограничивающие изменчивость и канализирующие эволюцию. Это позволяет по-новому взглянуть на закон гомологических рядов Н. И. Вавилова и другие случаи параллельной эволюции. Модули самоподдерживаются за счет дупликаций и конвергентной молекулярной эволюции. В то же время, выводя из-под отбора часть мутаций, модули способствуют их накоплению в квазинейтральном режиме, подготавливая дальнейшую эволюцию и обеспечивая ее неповторимость.

Ключевые слова: эволюция, параллелизм, генная сеть, коэкспрессирующиеся гены, транскрипционный фактор, закон гомологических рядов.

Введение

Сравнительно-геномные исследования вновь подняли вопрос о темпах молекулярной и морфологической эволюции. Во-первых, полногеномные исследования выявили низкий уровень молекулярной дивергенции в целом по геномам в сочетании с высоким уровнем дивергенции по генам отдельных систем. Так, несмотря на большие морфологические различия между человеком и шимпанзе, полногеномные сравнения дают оценки различий в пределах 1–2 % — не выше, чем между шимпанзе и другими человекообразными обезьянами (Glazko et al., 2005; CSAC, 2005). В то же время сравнение генов-ортологов позволяет выявить консервативные и быстро адаптивно эволюционирующие функциональные группы генов. Так, у млекопитающих быстро адаптивно эволюционируют гены иммунитета, гены, связанные с репродукцией, гены ольфакторных рецепторов и гены модификации хроматина (CSAC, 2005; Arbiza et al., 2006). Во-вторых, полногеномные исследования заставили пересмотреть монофилию таксонов, выстроенную на эмбриональном и морфобиохимическом сходстве. Так, у эукариот окончательно оставлена монофилия *Coelomata*, оспорено единство ракообразных и их родство с насекомыми (Шаталкин, 2003; Cook et al., 2005; Regier et al., 2005), зато «восстановлен в правах» фагоцителлоподобный общий предок *Metazoa* (первичность билатеральной организации по сравнению с радиальной и ранее обособление *Acoela*) (Garcia-Fernández, 2005; Ogishima, Tanaka, 2007; Ryan et al., 2007). У прокариот поставлена под сомнение монофилия такой консервативной группы, как цианобактерии (Захаров-Гезехус, 2008). С учетом этих данных картина эволюции больше соответствует не классическому дереву с длинным стволом и ветвями разной длины, а «кусту», ветвящемуся у корня. Большинство веток «куста» эволюционируют параллельно, что и объясняет сравнительно-анатомическое и эмбриологическое сходство, а также низкий уровень молекулярной дивергенции в целом по геномам.

Классическое определение параллельной эволюции подразумевает сходный ответ общей генетической основы на сходные векторы отбора (Грант, 1991). Однако

трудно предположить общий вектор отбора на протяжении миллионов лет для такой морфологически разнообразной и эволюционно пластичной группы, как ракообразные. Морфологически сходные, но генетически отдаленные линии цианобактерий населяют такие разные биотопы, как горячие источники, моря и пресные водоемы. В чем причина широкого распространения параллелизмов? В статье рассмотрена молекулярно-генетическая организация генных сетей с точки зрения существования эволюционно-консервативных модулей. Самоподдерживаясь за счет дубликаций, молекулярной конвергенции, координационных замен, они формируют пространство возможностей, канализирующее эволюцию.

Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова

Широкое распространение параллелизмов заставляет вспомнить закон гомологических рядов Н. И. Вавилова (1920, 1935):

1) виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предсказать параллельные формы других видов и родов; 2) семейства в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящим через все роды и виды. Для формальной записи параллельных (гомологических) рядов изменчивости был предложен радикал вида — запись признаков в порядке константности их проявления. Радикалы, по Н. И. Вавилову, возникают на базе общего пула генов-гомологов, дополненного общим сходством физиологического пути от гена до признака (здесь Н. И. Вавилов ссылается на Ю. А. Филипченко, 1925 и А. А. Заварзина, 1923, 2000). Морфотип любой популяции можно описать радикалом. Его левая часть — константные признаки — практически одинакова у всех особей, характеризуя таксон высокого порядка — род, семейство, отряд. Правая часть — неустойчивые признаки — распадется по степени варьирования на группы, соответствующие низшим таксонам (от подвида до жорданона — монотипической популяции)¹ (Вавилов, 1931, 1935, 1967). Уникальное сочетание константных и варьирующих признаков «физиономически» характеризует вид, причем, в отличие от современных концепций вида, константные и варьирующие признаки одинаково важны, а репродуктивная изоляция, если она есть, является лишь одним из признаков в радикале (Вавилов, 1931; Васильева, 2002). Формирование радикала вида в эволюции Н. И. Вавилов (1931) объяснял через взаимодействие генетической составляющей дарвиновской неопределенной изменчивости² предковой популяции с разнообразием контрастных физико-географических факторов

¹ Н. И. Вавилов (1967) разрабатывал, но не закончил классификацию признаков злаков. В настоящее время гомологические ряды наиболее широко используют палеонтологи. Данные по растениям (Мейен, 1974; 1977 а, б; Meyen, 1971, 1973) и бентосным морским организмам (Анистратенко, 1998; Рожнов, 2006; Sheldon, 1987) говорят, что наиболее четко ряды выявляются на уровне рода, а не вида.

² Ч. Дарвин (1891) отличал неопределенную изменчивость от «спорта» (садоводческий термин) — внезапного, случайного и константного в дальнейшем ряду поколений изменения признака (то, что позднее Г. де Фриз назовет «мутацией»). Неопределенная изменчивость — признаки с неустойчивым, варьирующим в ряду поколений и от особи к особи проявлением. Отбор фиксирует ее, кумулятивно ограничивая степень варьирования, тогда как константные «спорты» отбор либо выбраковывает, либо комбинирует их сочетания.

внешней среды в пределах небольшого ареала. Таким условиям удовлетворяли центры происхождения культурных растений (Вавилов, 1965), приуроченные к гористым районам с пересеченной местностью и разнообразными, часто контрастными условиями. Здесь вся изменчивость небольших популяций-полуизолятов имела наилучший шанс проявиться и быть закрепленной отбором³ — из первоначального полиморфизма выделялась левая, константная часть радикала. Тогда его правая часть — либо незавершенный эволюционный процесс, либо признаки, чей полиморфизм выгоден виду (системе популяций — линнеону) в целом (Вавилов, 1931, 1965). Позже М. М. Камшилов (1935) на дрозофиле смоделировал формирование константной части радикала в контрастных (Камшилов, 1935) и меняющихся (Камшилов, 1939, 1940 а, б) условиях среды в популяции с исходно изменчивым значением признака.

Одновременно с Н. И. Вавиловым Д. Н. Соболев (1924) построил циклы изменчивости (филоциклы) упрощения—усложнения сутуры отрядов аммонитов. Гомологические ряды в палеонтологии оказались удобны для прогноза. Так, пустые клетки в таблице археоциат А. Ю. Розанова (1973) продолжают заполняться⁴. Идеи Н. И. Вавилова нашли горячий отклик у Л. С. Берга (1977). Изучая сходные ряды изменчивости у строго изолированных групп (отдаленные таксоны, например рыбы и млекопитающие, либо географические изоляты — популяции озерных и речных рыб), он предположил, что сохранение генетической общности у них маловероятно, поэтому отверг творческую роль отбора, предложив собственные динамические законы эволюции, зашифрованные в конформации белков. Ограниченный набор конформаций задает пространство возможностей для эволюции, обеспечивая повторяемость гомологических рядов. В 70-е годы XX в. академик Г. А. Заварзин (1973) ввел понятие «пространство логических возможностей» для взаимоисключающих признаков в систематике бактерий. Мы воспользуемся для ограниченного перебора комбинаций признаков термином «пространство возможностей».

Генные сети

Закон гомологических рядов вызвал большой энтузиазм, но концепция вида, объясняющая их эволюционное становление, современниками Н. И. Вавилова не была воспринята. После классической работы Дж. Холдейна (Haldane, 1927) по окраске млекопитающих гомологические ряды стали связывать только с гомологичными генами, что хорошо совпало с концепцией «один ген — один фермент» (Beadle, Tatum, 1941). Но строить, опираясь на столь простой подход, гомологические ряды не удавалось и они практически выпали из синтетической теории эволюции, хотя широко (и часто неосознанно) применялись в медицине (модели патологий на животных) и селекции.

В отличие от биохимических моногенных признаков, с которыми работал Дж. Холдейн, гомологические ряды Н. И. Вавилова построены на материале более сложных морфофизиологических признаков. Формирование таких признаков, как показал М. М. Камшилов (1935, 1939, 1940а, 1940б, 1974), возможно лишь на

³ Аналитически строго это показал А. Н. Колмогоров (1935).

⁴ Первоначально таблица содержала 140 родов, в настоящее время — более 200 (Рожнов, 2006).

базе сложных коэкспрессирующихся комплексов множества генов, связанных регуляторными взаимодействиями. Для таких комплексов С. Кауфман ввел термин «генная сеть» (ГС) (Kauffman, 1977). Любая ГС имеет: 1) группу генов («ядро»), обеспечивающую выполнение ее функций; 2) центральные регуляторы — транскрипционные факторы (ТФ), координирующие гены «ядра», взаимодействуя с сайтами связывания (ССТФ) в их регуляторных областях; 3) рецепторы, запускающие работу ГС в ответ на внешние сигналы; 4) пути передачи сигналов с рецепторов ГС на ее центральные регуляторы. Часть продуктов генов «ядра» ГС играют роль сигналов, взаимодействуя с рецепторами собственной ГС и/или других генных сетей, формируя регуляторные контуры с положительными и отрицательными обратными связями (Колчанов и др., 2005).

Консерватизм генных сетей

Таким образом, вопрос параллельной изменчивости упирается в консерватизм не отдельных генов, а генных сетей. Его можно оценить по микрочиповым профилям коэкспрессии, часто дополненным попарным анализом гомологии последовательностей коэкспрессирующихся генов (Bergmann et al., 2004) и анализом сетей белок-белковых взаимодействий (Xia et al., 2006). Так, сравнение 3182 экспериментов по изучению экспрессии ортологов *Homo sapiens* (6591 ген), *Drosophila melanogaster* (5802 гена), *Caenorhabditis elegans* (5180 генов) и *Saccharomyces cerevisiae* (2434) выявило 22 163 консервативных случая коэкспрессии. Они распределились по 11 консервативным паттернам, состав генов в которых коррелировал с хорошо изученными генными сетями (Stuart et al., 2003), как древними (сети «домашнего хозяйства» и базовых метаболических процессов — клеточный цикл, трансляция, транскрипция, протеасомная деградация белков и др.), так и молодыми (например, сети нейрогенеза, сигнальных путей и т. д.). Паттерны коэкспрессии можно разделить на три типа (Bergmann et al., 2004; Stuart et al., 2003). Генным сетям базовых процессов «домашнего хозяйства» соответствуют паттерны с высокосохраненным составом и коэкспрессией ортологов, а также высокосвязным графом (тип 1). Паттерны, где состав ортологов варьировал при переходе от таксона к таксону (ГС регуляции транскрипции, межклеточной коммуникации), связаны с появлением новых функций (тип 2); паттерны, где консервативность состава ортологов не соответствует консервативности коэкспрессии (ГС нейрогенеза) — с дивергенцией функций в эволюции (тип 3). Три типа паттернов коэкспрессии заставляют вспомнить вавилонский радикал: тип 1 соответствует левой части, тип 3 — правой части с варьирующим фенотипическим проявлением. Тип 2 связан с признаками, которые невозможно включить в радикал на данном таксономическом уровне.

Для консервативных модулей коэкспрессии предложен термин «регулог» («regulog») (Babu et al., 2004). У прокариот взаиморасположение генов регулога часто консервативно, что связано с оперонной структурой генома (Захаров-Гезехус, 2008). У эукариот в ряде случаев отмечена связь регулогов и определенных районов хромосом (Taddei et al., 2001; Pauli et al., 2006). В регулогах можно выделить «ядро» из гомологичных генов (ортологов и паралогов) и «шлейф» неомологичных видоспецифичных генов. «Ядра» могут сильно варьировать как по составу генов, так и по степени коэкспрессии (Bergmann et al., 2004). Так, «ядро» ГС циркадного ритма

у Metazoa консервативно (Badiu, 2003): мутации в гене казеинкиназы эpsilon I укорачивают циркадный ритм у дрозофилы, грызунов и человека, снижая уровень фосфорилирования белка PER (Vanselow et al., 2006). Мутации по другим казеинкиназам сохраняют гомологичность, хотя направленность нарушений (удлинение или укорочение циркадного ритма) в разных видах может не совпадать (Xu et al., 2005). Замечательно, что ассоциация с регулогами позволяет предсказывать функцию генов (Stuart et al., 2003, Huynen et al., 2004), что взаимодополнительно к закону гомологических рядов.

Высокосвязный граф регулогов типа 1 объясним действием стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1968) — чем больше процессов, в которые вовлечен ген, тем менее вероятна его эволюция из-за плейотропного эффекта мутаций. О двух других типах этого сказать нельзя. Каков же механизм их эволюционной устойчивости?

Пространство возможностей для эволюции генных сетей

Простейший механизм сохранения регулогов следует из вавиловской концепции вида. Восстановление ГС, чьи элементы повреждены разными мутациями, возможно путем комплементации при контактах между полуизолятами. Так, цветы, характерные для цветной капусты и брокколи, возникают у кочанной капусты при объединении нонсенс-мутаций в экзонах 4 и 5 генов ТФ *BoAP1-B* и *BoCAL*, а у арабидопсиса — в их ортологах *AP1* и *CAL*. Эти мутации существуют как полиморфизмы в популяциях у крестоцветных (Lowman, Purugganan, 1999). Таким образом, ареал вида⁵, формируя сложную популяционную структуру вида⁶ (Вавилов, 1931), задает внешнее пространство возможностей для эволюции, препятствуя потере потенциального разнообразия в ходе специализации или дивергенции.

Внутреннее пространство возможностей для эволюции формируется модулями генных сетей. Простейший модуль — пара «ген ТФ + ген с ССТФ». Консерватизм таких пар можно оценить попарным внутри- и межвидовым анализом корегулируемых генов (Snel et al., 2004). Критерий корегуляции — наличие общих ССТФ в генах и высокий ($r > 0,6$) коэффициент коэкспрессии. У *S. cerevisiae* выявлено 975 таких пар. В выборке генов *C. elegans* для ортологов таких пар также характерен высокий коэффициент коэкспрессии. Наглядно выявляет модули транскрипции геном *Rax-6* (центральный регулятор ГС развития глаза) мыши, асцидии и кальмара индуцировал у дрозофилы развитие фасеточных глаз. Обратные эксперименты не столь четки (вызвано развитие ряда глазных тканей), что, видимо, связано со сложным строением камерального глаза (Gehring, Ikeo, 1999). Фасеточные глаза появились не позже кембрия, камеральные — в ордовике (Михайлова, Бондаренко 1997), параллельно развившись из светочувствительных клеток плательминтов

⁵ Или группы близких видов. Молекулярно-филогенетические исследования близких, длительно викарирующих видов свидетельствуют о неполной репродуктивной изоляции, что ведет к эпизодическому обмену генами (вследствие кроссинговера за счет значительных участков гомологии и обратного скрещивания гибридов и родителей). См.: Политов, Крутовский, 1998; Polítov, 2007.

⁶ В современной литературе для внутренней структуры таксона (число субтаксонов) принят термин «экстенционал», тогда как отличительные признаки таксона (его архетип) обозначают его интенционал (Мейен, Шрейдер 1976; Васильева, 2002).

и книдарий (Gehring, 2005). Тем не менее достаточно появления нужного центрального регулятора, чтобы воссоздать «ядро» ГС развития глаза! Морфогенез крыльев насекомых и парных конечностей хордовых (с учетом инверсии дорзовентральной оси) также базируется на общих модулях (Шаталкин, 2003).

Таким образом, раз возникнув на заре эволюции, модули используются независимо, многократно и параллельно в разных, порой очень отдаленных таксонах для формирования как гомологичных, так и негомологичных структур. Обрастая «шлейфом» видоспецифичных генов, модули формируют «ядра» регулогов, которые, взаимодействуя друг с другом в глобальной ГС организма, формируют пространство возможностей для дальнейшей эволюции. Так, ложные ноги гусениц по набору корегулируемых генов оказались гомологичны ногам имаго, а ложные ноги личинок пилильчиков — мандибулам (Шаталкин, 2003). Ясно, что в обоих случаях речь идет не об истинной гомологии, а о развитии параллелизмов на базе различных регулогов. Благодаря экспансии, вероятность потери регуляторного модуля в эволюции мала⁷. Это объясняет устойчивые миллионы лет гомологические ряды в репродуктивно изолированных таксонах, а также низкий уровень молекулярной дивергенции в целом по геномам. Мутационная реактивация «молчащего» регулога может объяснить филоциклы. Причем принцип Долло (Грант, 1991) соблюдается: генные сети морфологически сходных органов различаются по «шлейфу» видоспецифичных генов.

Пространство возможностей для эволюции в генных сетях

Экспансию модулей обеспечивают дубликации. В паре «ген-ТФ + ген с ССТФ» возможно лишь три варианта: дубликация гена ТФ, дубликация гена с ССТФ и последовательно оба события. У *E. coli* по первому пути возникло 272 регуляторных связи, по второму — 128, по третьему — 74. У дрожжей больше роль дубликаций гена ТФ (Teichmann, Babu, 2004). Обеспечивая экспансию модулей, дубликации одновременно снижают интеграцию генных сетей и плейотропность мутаций (Duret, Mouchiroud, 2000), открывая путь движущему отбору.

Другой путь экспансии — конвергентное возникновение ССТФ, чему способствуют их небольшие размеры и ограничения, накладываемые отношением типа «лиганд-рецептор». Так, анализ ССТФ фактора SF-1 в регуляторных районах большой выборки генов выявил сходные особенности встречаемости динуклеотидов и корреляции между частотами динуклеотидов (Levitsky et al., 2007). Параллелизм во взаиморасположении уже не нуклеотидов, а самих ССТФ, образующих консервативные мотивы, характерен для коэкспрессируемых генов. Так, промоторы интерферон-индуцируемых генов обогащены комбинацией сайтов связывания факторов ISGF3, STAT1, IRF1 и NF-kappaB (Ananko et al., 2008).

⁷ Даже если ГС не используется, полной потери не происходит. Так, в Hh-каскаде нематод утрачен морфоген Hh, один из его рецепторов — Smo, но сохранен другой рецептор — Ptc. То есть, от ГС Hh-каскада остался только один из двух модулей передачи сигнала через цитоплазму на ядро. Какой сигнал принимает Ptc пока неясно, хотя у нематод выявлены Hgb-белки, кодируемые семейством генов, гомологичных *Hh* (Aspöck et al., 1999, Kuwabara et al., 2000, Zugasti et al., 2005).

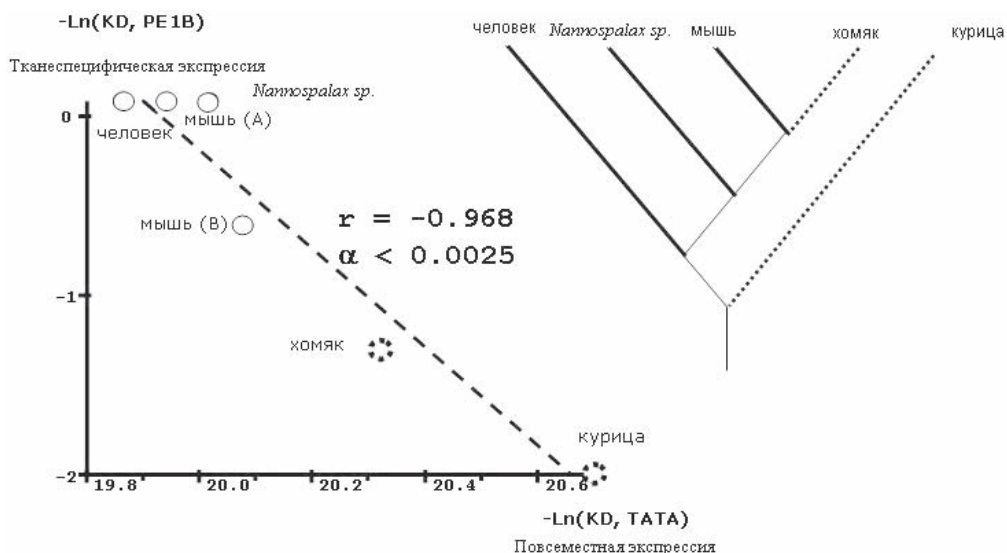


Рис. 1. Формальное представление параллельной изменчивости молекулярного фенотипа гена *альфа*-кристаллина в двумерном пространстве признаков: ось ОУ — тканеспецифическая экспрессия = сродство (Sax et al., 1995) транскрипционного фактора PE1B к соответствующему сайту и ось ОХ — повсеместная экспрессия = сродство ТВР-белка к ТАТА-боксу

Комбинации нуклеотидов и/или ССТФ формируют свое собственное пространство возможностей для эволюции регуляции отдельных генов, тем более ограниченное, чем меньше регуляторный район. Так, в промоторе гена *альфа*-кристаллина ССТФ PE1B, отвечающий за тканеспецифичную экспрессию и ТАТА-бокс сближены, образуя композиционный элемент (Sax et al., 1995). Эволюция в сторону эффективности тканеспецифичной экспрессии ведет к усилению PE1B-сродства у человека, мыши и *Nannospalax sp.* Тренд усиления сродства ТВР-белка к ТАТА-боксу выявлен нами у хомяка и курицы. Другие тренды эволюции здесь просто невозможны (рис. 1).

Регуляторные модули формируются и на базе пар «миРНК — сайт-мишень в мРНК». Так, миРНК miR319 регулирует экспрессию генов *TCP* у томата и арабидопсиса. Интенсивное воздействие миРНК на мРНК-мишень дает лист с изрезанным краем (норма томата, мутация у арабидопсиса), снижение интенсивности — цельнокрайний лист (мутация у томата, норма арабидопсиса). Важно, что сходство фенотипов получено разными молекулярными механизмами: у томата снижение воздействия получено за счет мутации, меняющей сродство к миРНК, а у арабидопсиса интенсивность воздействия повышена путем усиления экспрессии miR319 (мутация jaw) (Palatnik et al., 2003).

Аналогичные соображения о пространстве возможностей эволюции будут справедливы для любых биополимеров (белки, различные РНК), рабочие структуры которых формируются за счет взаимодействия ограниченного множества мономеров. Так, в молекуле родопсина за длину волны преимущественно поглощаемого света λ_{max} ,

отвечает участок аминокислот 76–94. Среднее значение изоэлектрической точки и момент гидрофобности аминокислот здесь хорошо коррелируют с λ мах. Поэтому замены аминокислот у всех видов, использующих родопсин, повторяются в эволюции (Chang et al., 2002, Briscoe, 2002). Один из механизмов ускользания вируса гриппа А от иммунного ответа — образование сайтов связывания ионов в антигенной детерминанте. Ион мешает преципитации антител. Небольшие размеры белка ограничивают количество вероятных сайтов связывания ионов. В итоге, у близкородственных штаммов вируса сайты связывания ионов занимают различное положение — перебор пространства возможностей только начат, а у дальнородственных — сходное: перебор пространства возможностей завершен и завершен цикл (филоцикл) изменчивости⁸ (Иванисенко и др., 2008). Таким образом, для молекулярного фенотипа белка, как ни странно, подходит концепция Л. С. Берга с поправкой на роль отбора.

Консерватизм молекулярного фенотипа активных сайтов белков позволяет делать прогноз. Так, база данных PDBSite (Ivanisenko et al., 2005) содержит библиотеку шаблонов — консервативных трехмерных структур активных сайтов хорошо изученных белков. Программа PDBSiteScan позиционирует эти шаблоны *in silico* на неизученные белки с целью предсказания функций. Эти исследования показали, что в нативном белке активный сайт может быть окружен набором аминокислот, оптимизированных так, что для появления нового сайта достаточно одной-двух мутаций (Иванисенко и др., 2008). Можно предположить, что кроме действующего пространства возможностей эволюции молекулярного фенотипа существует также потенциальное пространство возможностей, куда белок может быть переброшен определенными мутациями в районе активного сайта.

Матрица взаимодействия между мономерами существенно корректирует пространство возможностей для эволюции, делая его вырожденным по отношению к составу мономеров за счет коадаптивных замен. Эффект коадаптивных замен выявлен как для нуклеиновых кислот (Алёшин и др., 1999), так и для белков (Афонников, Колчанов 2001). Так, в протаминах повышена доля основных аминокислот, что необходимо для компактизации ДНК в сперматозоиде. Мутация, элиминирующая основную аминокислоту, будет повышать вероятность фиксации компенсирующей мутации. В итоге, характерный для протаминов высокий уровень dn/ds (Wyckoff et al., 2000), на деле не связан с изменением их функций⁹, хотя ведет к превалированию несинонимичных замен и изменению последовательности ДНК (Rooney et al., 2000). Коадаптивные замены обеспечивают консерватизм структуры рРНК, оставляя при этом как возможность таксон-специфически в квазинейтральном режиме варьировать состав нуклеотидов, так и фиксировать конвергентные замены в неродственных таксонах. (Алёшин и др., 1999).

⁸ Возможен также перебор пространства возможностей на уровне субъединиц белка. Например, таким образом в разных таксонах независимо сформировались FcR-рецепторы иммунной системы (Fayngerts et al., 2007; Guselnikov et al., 2008).

⁹ Так как протамины играют важную роль и в оплодотворении, движущий отбор, фиксируемый кимурианским критерием, видимо, играет роль в двух противоположных трендах эволюции: изменяя белок, формирует репродуктивный барьер (Swanson, Vacquier, 2002) и в то же время путем коадаптивных замен «следит», чтобы общие параметры белка не слишком флуктуировали (Rooney et al., 2000).

Разорвать круг филоциклов можно, видимо, двумя способами: 1) переходом в потенциальное пространство возможностей, что стохастически меняет один филоцикл на другой, или 2) прорывом в линейную эволюцию, ведущую к приобретению новых функций. Последнее возможно лишь после разрушения пространств возможностей. Для белков, по-видимому, это возможно в результате длительного периода эволюции, близкой к нейтральной. Так, эволюция ряда генов, связанных с антропогенезом — *FOXP2*, *BRCA1* (Arbiza et al., 2006), *MYH16* (Stedman et al., 2004), — лучше объясняется не движущим отбором, а длительным его ослаблением, с последующей краткой вспышкой адаптивной эволюции.

Заключение: эволюция в пространствах возможностей

Итак, путь от гена до признака можно представить как иерархию различных пространств возможностей: 1) на уровне биополимеров, 2) модулей в локальных генных сетях и 3) регулогов в глобальной ГС организма. Кроме того, 4) сформировавшийся признак ограничен сверху экоценотическим пространством возможностей ареала вида. Канализируя эволюцию, эти пространства возможностей в то же время значительно снижают мутационный груз, переводя ряд несинонимичных мутаций в режим отбора, близкий к нейтральному. Таким образом, хотя пространство возможностей и ограничивает изменчивость, в нем никогда не будет достигнута полная унификация: высококонсервативную часть (коровый район ССТФ, пространственная структура белка или РНК, «ядро» регулога) всегда будет сопровождать низкоконсервативный «шлейф».

Рассмотрим простейший контур с отрицательной обратной связью (ООС), регулирующей концентрацию белка. Параметр «отклонение концентрации от нормы» отслеживается регуляторным звеном ООС, меняющим скорость синтеза белка. Контур безразличен причины отклонения от нормы. Таким образом, ООС сужает норму реакции, «обнейтраливая», выводя из-под отбора, любое изменение на нижележащих уровнях иерархии. (Колчанов, Шиндялов 1991). Аналогичным свойством обладают лимитирующие звенья — наиболее быстротекущие реакции (Демиденко и др., 2004). Но такая унификация на высшем уровне означает неизбежное размывание гомологии на нижележащих уровнях иерархии за счет квазинейтральной эволюции. Эти данные хорошо согласуются с фактом неравномерности темпов морфофизиологической и молекулярной эволюции (Glazko et al., 2005; CSAC, 2005; Arbiza et al., 2006).

Палеонтологические и современные данные показывают, что гомологические ряды наиболее характерны для раннего периода эволюции филумов — периода «архаического разнообразия», когда четкий архетип не сформирован (Мамкаев, 1991), и периода анагенеза, когда архетип устойчив, но филум еще не впал в стазис (Рожнов, 2006). В первом случае радикал имеет небольшую левую часть и длинную правую часть, варьирующую от таксона к таксону. Во втором случае — радикал с выраженной левой частью и четким иерархическим соподчинением признаков (Рожнов, 2006). Чем сильнее ООС, тем уже норма реакции, следовательно, стабилизирующий отбор благоприятствует таксонам с ООС. При дизруптивном или движущем отборе ситуация противоположна: преимущество получают таксоны без ООС, слом которых должен вести к выявлению всех ранее обнейтраленных мутаций (гиперманифестация изменчивости). Такой дестабилизирующий отбор экспериментально

продемонстрирован школой Д. К. Беляева при доместикации лисиц (Беляев, 1983) и кунных (Трапезов, 2008). Таким образом, во-первых, любая мутация будет нейтральной лишь до тех пор, пока она не способна повлиять на регуляцию в генной сети¹⁰. Во-вторых, при сломе регуляторного контура все накопленные мутации будут тестироваться отбором «оптом», случайно подобранными ансамблями. Такой режим отбора мы предлагаем назвать «адаптивной оптимизацией» в противовес классической схеме движущего отбора, когда мутации тестируются сразу после их появления. При «архаическом разнообразии» мы видим процесс такой оптимизации, а момент, когда в палеонтологической летописи формируется устойчивый архетип, указывает на формирование системы ООС.

Благодарности

Выражаем благодарность всем сотрудникам Лабораторий теоретической генетики и молекулярной эволюции ИЦиГ СО РАН за помощь в подготовке статьи.

Работа поддержана грантом РФФИ № 09-04-01641-а «Компьютерное исследование молекулярной эволюции генов и молекулярно-генетических систем многоклеточных животных», программой РАН 22. Молекулярная и клеточная биология (проект 8 «Системная биология: компьютерно-экспериментальные подходы»), программой РАН 23. Биологическое разнообразие (проект 29 «Биоинформатика генетической изменчивости»), интеграционными проектами СО РАН № 119, грантом НШ-2447.2008.4, проектами № 18.13 по Программе РАН «Происхождение и эволюция биосферы», и госконтрактом №10104-37/П-18/110-327/180608/015 по Программе Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», Подпрограмма 2.

Литература

- Алёшин В. В., Владыченская Н. С., Кедрова О. С., Милютин И. А., Петров Н. Б. Вторичная структура шпильки 17 низшего многоклеточного животного *Rhopalura ophiocomaе* (Mesozoa: Orthonectida) как пример «прерываемого равновесия» в эволюции 18S рибосомной РНК // Молекулярная биология. 1999. Т. 33. № 2. С. 319–329.
- Анистратенко В.В. Гомеоморфия: суть явления и его значение для систематики и филогенетики (на примере брюхоногих моллюсков) // Вестник зоологии. 1998. Т. 32. № 1/2. С. 98–107.
- Афонников Д. А., Колчанов Н. А. Консервативные особенности ДНК-связывающих доменов класса «гомеодомен», обусловленные коадаптивными заменами аминокислотных остатков // Доклады АН. 2001. Т. 380. № 5. С. 691–695.
- Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы). Л. : Наука, 1983. С. 266–277.
- Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей // Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л. : Наука, 1977. С. 95–311.

¹⁰ Вывод подтвержден выявлением ненулевой относительной вредности синонимичных замен у человека (вредность — недопредставленность в геноме мутаций данного класса по сравнению с теоретически возможным). Авторы (Горлов, Горлова, 2007) объясняют это влиянием синонимичных замен на сайты сплайсинга, играющие важную регуляторную роль, что согласуется с данными (Malko, Ermakova, 2007) по дрозофиле.

- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов : Губполиграфотдел, 1920. 16 с.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд., перераб. и расшир. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1935. 56 с.
- Вавилов Н. И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений // Избранные труды в 5 томах. Т. 5. М. : Наука, 1965. С. 108–119.
- Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы // Избранные произведения в двух томах. Т. 2. Л. : Наука, 1967. С. 7–259.
- Васильева Л. Н. Кризис проблемы вида: причины и следствия // Эволюционная биология : материалы II Международной конференции «Проблема вида и видообразование». Томск : Изд-во Томского гос. ун-та, 2002. Т. 2. С. 31–50.
- Горлов И. П., Горлова О. Ю. Движущий отбор в ходе эволюции человека // Информационный Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 363–372.
- Грант В. Эволюционный процесс. М. : Мир, 1991. 488 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб. : Наука, 1991. 539 с.
- Демиденко Г. В., Колчанов Н. А., Лихошвай В. А., Матушкин Ю. Г., Фадеев С. И. Математическое моделирование регуляторных контуров генных сетей // Журнал вычислительной математики и математической физики. 2004. Т. 44. № 10. С. 1921–1940.
- Заварзин А. А. Параллелизм структур как основной принцип морфологии // Изв. Биологич. науч.-исслед. ин-та при Пермском ун-те. 1923. Т. 2. Вып. 4. С. 135–140.
- Заварзин А. А. Сравнительная гистология. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2000. 518 с.
- Заварзин Г. А. Несовместимые признаки в системе родов бактерий // Журнал общей биологии. 1973. Т. 34. № 4. С. 530–538.
- Захаров-Гезехус И. А. Проблема гомологии в эволюционной биологии. М. : [б. и.], 2008. 127 с.
- Иванисенко В. А., Деменков П. С., Фомин Э. С., Крестьянова М. А., Ощурков И. С., Иванисенко Т. В., Иванисенко Н. В., Питус С. С., Яркова Е. Э., Степаненко И. Л., Сурнина Н. Ю., Колчанов Н. А., Гончаров С. С. Распознавание функциональных сайтов в пространственных структурах белков // Системная компьютерная биология. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2008. С. 231–245.
- Камшилов М. М. Отбор в различных условиях проявления признака // Биологический журнал. 1935. Т. 4. № 6. С. 1005–1013.
- Камшилов М. М. 1939. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий // Доклады АН СССР. 1939. Т. 23. № 4. С. 361–364.
- Камшилов М. М. Проявление признака и изменчивость. Эффект порога проявления // Доклады АН СССР. 1940а. Т. 26. № 6. С. 605–608.
- Камшилов М. М. Изменчивость и проявление. Проблема нормального фенотипа // Доклады АН СССР. 1940б. Т. 29. № 3. С. 239–243.
- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. 2-е изд. М. : Наука, 1974. 256 с.
- Колмогоров А. Н. Уклонение от формул Харди при частичной изоляции // Доклады АН СССР. 1935. Т. 3. № 7. С. 129–132.
- Колчанов Н. А., Подколотная О. А., Игнатьева Е. В., Хлебодарова Т. М., Проскура А. Л., Сулов В. В., Воронич Е. С., Дубовенко Е. А. Интеграция генных сетей, контролирующих физиологические функции организма // Информационный Вестник ВОГиС. 2005. Т. 9. № 2. С. 179–198.
- Колчанов Н. А., Шиндялов И. Н. Теоретическое исследование эволюции регуляторных контуров при различных типах отбора // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск : Наука, 1991. С. 268–279.
- Мамкаев Ю. В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. Киев : Наукова думка, 1991. С. 88–103.

- Мейен С. В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35. № 3. С. 353–364.
- Мейен С. В. Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших высших растений // Значение процессов полимеризации и олигомеризации. Л. : Зоологический ин-т АН СССР, 1977а. С. 75–77.
- Мейен С. В. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка, 1977б. С. 25–33.
- Мейен С. В., Шрейдер Ю. А. Методологические аспекты теории классификации // Вопросы философии. 1976. № 12. С. 67–79.
- Михайлова И. А., Бондаренко О. Б. Палеонтология. Т. 1. М. : Изд-во МГУ, 1997. 446 с.
- Политов Д. В., Крутовский К. В. Клиальная изменчивость и интрогрессивная гибридизация в популяциях европейской и сибирской елей // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола : Периодика Марий Эл, 1998. Р. 78–89.
- Рожнов С. В. Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. С. 134–147.
- Розанов А. Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М. : Наука, 1973. 164 с.
- Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь : Государственное издательство Украины, 1924. 202 с.
- Трапезов О. В. Гомологические ряды изменчивости окраски меха у американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) в условиях domestikации // Информационный Вестник ВОГиС. 2008. Т. 11. № 3/4. С. 547–559.
- Филиппченко Ю. А. О параллелизме в живой природе // Успехи экспериментальной биологии. 1925. Т. 3. Вып. 3/4. С. 242–258.
- Шаталкин А. И. Регуляторные гены в развитии и проблема морфотипа в систематике насекомых // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Вып. 56(2). СПб. : Наука, 2003. 109 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М. : Наука, 1968. 452 с.
- Ananko E. A., Kondrakhin Y. V., Merkuloва T. I., Kolchanov N. A. Recognition of interferon-inducible sites, promoters, and enhancers // BMC Bioinformatics. 2007. Vol. 8. P. 56.
- Arbiza L., Dopazo J., Dopazo H. Positive selection, relaxation, and acceleration in the evolution of the human and chimp genome // PLoS Computational Biology. 2006. Vol 2. № 4. e38. Epub 2006. Apr 28.
- Aspöck G., Kagoshima H., Niklaus G., Bürglin T.R. *Caenorhabditis elegans* has scores of hedgehog-related genes: sequence and expression analysis // Genome Research. 1999. Vol. 9. № 10. P. 909–923.
- Babu M. M., Luscombe N. M., Aravind L., Gerstein M., Teichmann S. A. Structure and evolution of transcriptional regulatory networks // Current Opinion in Structural Biology. 2004. Vol. 14. № 3. P. 283–291.
- Badiu C. Genetic clock of biologic rhythms // Journal of Cellular and Molecular Medicine. 2003. Vol. 7. № 4. P. 408–416.
- Beadle G. W., Tatum E. L. Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora* // The Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1941. Vol. 27. № 11. P. 499–506.
- Bergmann S., Ihmels J., Barkai N. Similarities and differences in genome-wide expression data of six organisms // PLoS Biology. 2004. Vol. 2. № 1. E9. Epub 2003. Dec 15, E9.
- Briscoe A. D. Homology modeling suggests a functional role for parallel amino acid substitutions between bee and butterfly red- and green-sensitive opsins // Molecular Biology and Evolution. 2002. Vol. 19. № 6. P. 983–986.
- CSAC – Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome // Nature. 2005. Vol. 437. № 7055. P. 69–87.

- Chang B. S., Jönsson K., Kazmi M. A., Donoghue M. J., Sakmar T. P. Recreating a functional ancestral archosaur visual pigment // *Molecular Biology and Evolution*. 2002. Vol. 19. № 9. P. 1483–1489.
- Cook C. E., Yue Q., Akam M. Mitochondrial genomes suggest that hexapods and crustaceans are mutually paraphyletic // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 2005. Vol. 272. № 1569. P. 1295–1304.
- Duret L., Mouchiroud D. Determinants of substitution rates in mammalian genes: expression pattern affects selection intensity but not mutation rate // *Molecular Biology and Evolution*. 2000. Vol. 17. № 1. P. 68–74.
- Fayngerts S. A., Najakshin A. M., Taranin A. V. Species-specific evolution of the FcR family in endothermic vertebrates // *Immunogenetics*. 2007. Vol. 59. № 6. P. 493–506.
- Garcia-Fernández J. Hox, ParaHox, ProtoHox: facts and guesses // *Heredity*. 2005. Vol. 94. № 2. P. 145–152.
- Gehring W. J. New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors // *Journal of Heredity*. 2005. Vol. 96. № 3. P. 171–184.
- Gehring W. J., Ikeo K. Pax 6: mastering eye morphogenesis and eye evolution // *Trends in Genetics*. 1999. Vol. 15. № 9. P. 371–377.
- Glazko G., Veeramachaneni V., Nei M., Makalowski W. Eighty percent of proteins are different between humans and chimpanzees // *Gene*. 2005. Vol. 346. P. 215–219.
- Guselnikov S. V., Ramanayake T., Erilova A. Y., Mechetina L. V., Najakshin A. M., Robert J., Taranin A. V. The *Xenopus* FcR family demonstrates continually high diversification of paired receptors in vertebrate evolution // *BMC Evolutionary Biology*. 2008. Vol. 8. P. 148.
- Haldane D. B. The comparative genetics of colour in rodents and carnivore // *Biological Review*. 1927. Vol. 11. P. 199.
- Huynen M. A., Snel B., Noort V. van Comparative genomics for reliable protein-function prediction from genomic data // *Trends in Genetics*. 2004. Vol. 20. № 8. P. 340–344.
- Ivanisenko V. A., Pintus S. S., Grigorovich D. A., Kolchanov N. A. PDBSite: a database of the 3D structure of protein functional sites // *Nucleic Acids Research*. 2005. Vol. 33. Database issue. P. D183–D187.
- Kauffman S. A. Gene regulation networks: A theory for their global structure and behaviors // *Current Topics in Developmental Biology*. Vol. 6. N. Y.: Academic Press, 1977. P. 145–182.
- Kuwabara P. E., Lee M. H., Schedl T., Jeffers G. S. A *C. elegans* patched gene, *ptc-1*, functions in germ-line cytokinesis // *Genes and Development* 2000. Vol. 14. № 15. P. 1933–1944.
- Levitsky V. G., Ignatieva E. V., Ananko E. A., Turnaev I. I., Merkulova T. I., Kolchanov N. A., Hodgman T. C. Effective transcription factor binding site prediction using a combination of optimization, a genetic algorithm and discriminant analysis to capture distant interactions // *BMC Bioinformatics*. 2007. Vol. 8. P. 481.
- Lowman A. C., Purugganan M. D. Duplication of the *Brassica oleracea* APETALA1 floral homeotic gene and the evolution of domesticated cauliflower // *Journal of Heredity*. 1999. Vol. 90. № 5. P. 514–520.
- Malko D. B., Ermakova E. O. Evolution of splicing in insects // *Proceedings of the MCCMB* 2007. Moscow: MSU Press, 2007. P. 193–194.
- Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspects // *The Botanical Review*. 1973. Vol. 39. № 3. P. 205–260.
- Meyen S. V. Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // *Geophytology*. 1971. Vol. 1. № 1. P. 34–47.
- Ogishima S., Tanaka H. Missing link in the evolution of Hox clusters // *Gene*. 2007. Vol. 387. № 1–2. P. 21–30.
- Palatnik J. F., Allen E., Wu X., Schommer C., Schwab R., Carrington J. C., Weigel D. Control of leaf morphogenesis by microRNAs // *Nature*. 2003. Vol. 425. № 6955. P. 257–263.

- Pauli F., Liu Y., Kim Y. A., Chen P. J., Kim S. K. Chromosomal clustering and GATA transcriptional regulation of intestine-expressed genes in *C. elegans* // Development. 2006. Vol. 133. № 2. P. 287–295.
- Politov D. V. Patterns of reticulate evolution in plants and animals of the boreal zone // II International Conference “Biosphere Origin and Evolution”. Abstracts book. Novosibirsk : Borekov Institute of Catalysis SB RAS. 2007. P. 69.
- Regier J. C., Shultz J. W., Kambic R. E. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 2005. Vol. 272. № 1561. P. 395–401.
- Rooney A. P., Zhang J., Nei M. An unusual form of purifying selection in a sperm protein // Molecular Biology and Evolution. 2000. Vol. 17. № 2. P. 278–283.
- Ryan J. F., Mazza M. E., Pang K., Matus D. Q., Baxeavanis A. D., Martindale M. Q., Finnerty J. R. Pre-bilaterian origins of the Hox cluster and the Hox code: evidence from the sea anemone, *Nematostella vectensis* // PLoS ONE. 2007. Vol. 2. № 1. P. e153.
- Sax C. M., Cvekl A., Kantorow M., Gopal-Srivastava R., Ilagan J. G., Ambulos N. P., Piatigorsky J. Lens-specific activity of the mouse alpha A-crystallin promoter in the absence of a TATA box: functional and protein binding analysis of the mouse alpha A-crystallin PE1 region // Nucleic Acids Research. 1995. Vol. 23. № 3. P. 442–451.
- Sheldon P. R. Parallel gradualistic evolution of Ordovician trilobites // Nature. 1987. Vol. 330. № 6418. P. 561–563.
- Snel B., Noort V. van, Huynen M. A. Gene co-regulation is highly conserved in the evolution of eukaryotes and prokaryotes // Nucleic Acids Research. 2004. Vol. 32. № 16. P. 4725–4731.
- Stedman H. H., Kozyak B. W., Nelson A., Thesier D. M., Su L. T., Low D. W., Bridges C. R., Shrager Minugh-Purvis N., Mitchell M. A. Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage // Nature. 2004. Vol. 428. № 6981. P. 415–418.
- Stuart J. M., Segal E., Koller D., Kim S. K. A gene-coexpression network for global discovery of conserved genetic modules // Science. 2003. Vol. 302. № 5643. P. 249–255.
- Swanson W. J., Vacquier V. D. The rapid evolution of reproductive proteins // Nature Reviews Genetics. 2002. Vol. 3. № 2. P. 137–144.
- Taddei I., Morishima M., Huynh T., Lindsay E. A. Genetic factors are major determinants of phenotypic variability in a mouse model of the DiGeorge/del22q11 syndromes // The Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. Vol. 98. № 20. P. 11 428–11 431.
- Teichmann S. A., Babu M. M. Gene regulatory network growth by duplication // Nature Genetics. 2004. Vol. 36. № 5. P. 492–496.
- Vanselow K., Vanselow J. T., Westermarck P. O., Reischl S., Maier B., Korte T., Herrmann A., Herzel H., Schlosser A., Kramer A. Differential effects of PER2 phosphorylation: molecular basis for the human familial advanced sleep phase syndrome (FASPS) // Genes and Development. 2006. Vol. 20. № 19. P. 2660–2672.
- Wyckoff G. J., Wang W., Wu C. I. Rapid evolution of male reproductive genes in the descent of man // Nature. 2000. Vol. 403. № 6767. P. 261–263.
- Xia K., Xue H., Dong D., Zhu S., Wang J., Zhang Q., Hou L., Chen H., Tao R., Huang Z., Fu Z., Chen Y. G., Han J. D. Identification of the proliferation/differentiation switch in the cellular network of multicellular organisms // PLoS Computational Biology. 2006. Vol. 2. № 11. P. 145.
- Xu Y., Padiath Q. S., Shapiro R. E., Jones C. R., Wu S. C., Saigoh N., Saigoh K., Ptáček L. J., Fu Y. H. Functional consequences of a CK1delta mutation causing familial advanced sleep phase syndrome // Nature. 2005. Vol. 434. № 7033. P. 640–644.
- Zugasti O., Rajan J., Kuwabara P. E. The function and expansion of the Patched- and Hedgehog-related homologs in *C. elegans* // Genome Research. 2005. Vol. 15. № 10. P. 1402–1410.

Possibility Spaces and Evolution: Darwin and Vavilov

N. A. Kolchanov^{*}, V. V. Suslov^{**}, M. P. Ponomarenko^{***}

Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy
of Sciences, Novosibirsk, Russia:

^{*}kol@bionet.nsc.ru; ^{**}valya@bionet.nsc.ru; ^{***}pon@bionet.nsc.ru

Regulatory sequences, protein active sites and gene networks contain evolutionarily conserved modules, which create possibility spaces limiting variability and canalizing evolution. This allows Vavilov's law of homologous series and other cases of parallel evolution to be looked at a different angle. These modules live in a self-supportive manner and carry on with duplications and convergent molecular evolution. In parallel, keeping a fraction of mutations away from selection, the modules have them accumulate in a quasineutral mode and thus cater for future evolution, which, above all, will be unique.

Keywords: evolution, parallel evolution, genenetwork, transcription factor, coexpressing genes, Vavilov's law of homologous series.

БЕЛКОВАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ

Ю. О. Чернов

Технологический институт Джорджии
Атланта, США; yury.chernoff@biology.gatech.edu

Дарвин и его последователи считали, что наследственные признаки кодируются маленькими частицами (геммулами или геммами), собирающимися в наследуемые структуры большего размера. Исследования последних лет свидетельствуют, что структурные «матрицы» белковой природы действительно играют важную роль в наследственности. Примером структурных матриц являются прионы амилоидного типа (инфекционные агенты нейродегенеративных заболеваний у млекопитающих и наследуемые детерминанты у дрожжей и других грибов). Амилоиды — нековалентные волокнистые β -богатые белковые полимеры, воспроизводящиеся по механизму нуклеированной полимеризации. Шапероновый аппарат сборки/разборки белковых структур и их защиты от стрессов контролируют воспроизведение прионов. Существуют и другие системы структурной наследственности, в частности «матричная» сборка поверхностных структур у простейших. Эти данные указывают на возможную роль прямой преемственности белковых структур в эволюции.

Ключевые слова: Амилоид, геммула, дрожжи, пангенезис, прион.

Взгляды Дарвина и его последователей на наследственность

Сегодня мы вспоминаем Чарлза Дарвина в первую очередь как создателя теории естественного отбора. Между тем Дарвин сформулировал также и гипотезу пангенезиса (Darwin, 1868, цит. по Darwin, 1972), которая составила квинтэссенцию его представлений о наследственности. Согласно этой гипотезе, компоненты организма производят частицы (пангены, или геммулы), которые в конечном счете собираются вместе и формируют половые «элементы» (половые клетки или их части), передающие признаки, переносимые геммулами, следующему поколению. Хотя Дарвин не конкретизировал молекулярной основы геммул, вряд ли приходится сомневаться, что он и его последователи связывали геммулы с белками, которые безоговорочно воспринимались в то время основными носителями жизненных характеристик.

Гипотеза геммул получила дальнейшее развитие в трудах В. Гааке (Naake, 1893, цит. по Гааке, 1996), который предложил модель иерархической организации структурных элементов наследственности. Согласно этой модели, маленькие гранулы, аналогичные дарвиновским геммулам (Гааке именовал их «геммами»), собираются в комплексы («геммари»), причем форма гемм, из которых сложены геммари, определяет и форму последних. Из геммари в итоге собираются клетки. Существует сравнительно небольшое количество разных типов гемм, из которых посредством их укладки формируется бесконечно большое разнообразие геммари. Стабильность формы гемм определяет стабильность наследования, тогда как изменения формы исходных гемм (например, под действием внешних условий) ведут к изменениям геммари и таким образом выражаются в наследуемой изменчивости (рис. 1). В своей модели гемм и геммари Гааке фактически сформулировал концепцию структурных матриц, в которых он и видел основу наследования.

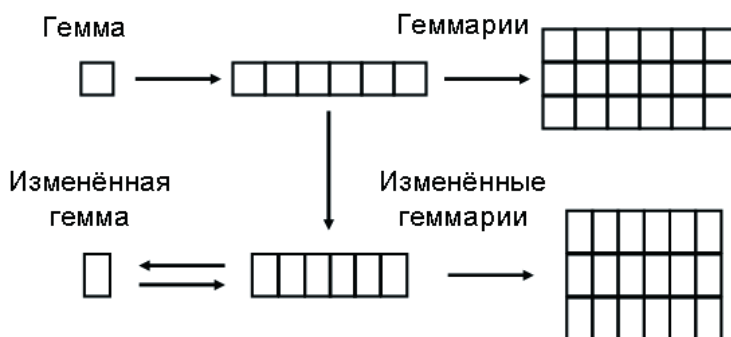


Рис. 1. Геммы и геммари. Концепция гемм и геммариов приведена согласно Гааке (1996) с некоторыми модификациями и в упрощенном варианте. Исходная концепция предполагает существование разных типов гемм, из которых формируются геммари разнообразных структур (которые могут включать блоки, собранные из гемм одного типа в комбинации с блоками гемм других типов)

Разумеется, эти представления были преданы забвению с развитием менделевской генетики, которая отделила наследственные детерминанты (гены) от определяемых ими признаков, и последующими успехами молекулярной биологии, которая идентифицировала нуклеиновые кислоты (как правило, ДНК) в качестве физической основы генов. Концепция структурных матриц уступила место концепции текстовых матриц, согласно которой вся наследственная информация записана в последовательности нуклеотидов ДНК и воспроизводится по механизму комплементарной редупликации этих последовательностей, что обеспечивается композицией ДНК, составленной из двух комплементарных цепей. Проявление наследственной информации осуществляется через «прочтение» текстов в ходе транскрипции (с ДНК на РНК) с последующим «переводом» (трансляцией) в последовательность аминокислот белка, которая и определяет свойства белковых молекул и, в конечном счете, сложного из них организма. Представление о том, что знания последовательности ДНК (разумеется, при умении читать ее) будет достаточно для полного описания генетической конституции клетки и организма, оказалось весьма продуктивным и привело к бурному росту геномики, свидетелями которого мы являемся и в настоящее время.

Роль текстового кодирования в биологии бесспорна, но является ли этот механизм единственным? Если проводить параллели между системами кодирования в биологических и социальных системах, нетрудно заметить что, например, в различных формах письма используется как кодирование в форме последовательности знаков (различные фонетические алфавиты), так и «структурное» кодирование (смысловое иероглифическое письмо). Информация, накапливаемая на протяжении уже довольно продолжительного времени, однозначно указывает на то, что ролью структурного кодирования нельзя пренебрегать и в биологии. Причем молекулярными носителями структурных матриц в известных к настоящему времени примерах оказываются не нуклеиновые кислоты, а именно белки. На базе значительно более детальных представлений о молекулярных механизмах наследственности

мы должны сейчас признать, что умозрительные предвидения Дарвина и Гааке соответствуют определенным реалиям в окружающем нас мире.

Статья, предлагаемая вашему вниманию, касается главным образом прионов амилоидного типа как носителей инфекционной и наследственной информации. Читатели, интересующиеся более детальным описанием наследуемых прионов, а также другими примерами блковой наследственности, могут обратиться к недавно изданной книге “Protein-based inheritance” (Chernoff, 2007a).

Прионы как инфекционные белки

На новом уровне концепция белка как носителя информации (первоначально в роли инфекционного агента, а не наследуемого фактора) выросла из исследований инфекционных нейродегенеративных заболеваний у млекопитающих и человека. Инфекционные энцефалопатии (см. обзоры: Prusiner, 1998; Weissmann, 2004) у домашних животных известны достаточно давно, в частности болезнь скрэпи у овец — по крайней мере с XX в. Сходные по этимологии заболевания были найдены и у человека, в частности болезнь куру у аборигенов Папуа — Новой Гвинеи, распространение которой было связано с ритуальным каннибализмом. Менее экзотическим примером является болезнь Крейтцфельда–Якоба, которая передается обычно через медицинские инструменты. Известна также и наследственная форма этой болезни, а также несколько других наследственных заболеваний сходного типа. Интересно, что эти наследственные заболевания могут передаваться инфекционным путем индивидуумам, не имеющим соответствующих мутаций в генотипе. Все инфекционные энцефалопатии характеризуются длительными инкубационными периодами (у человека до 10–15 лет, а в некоторых случаях даже и дольше), ведут к гибели нейронов и дегенерации головного мозга, и в конечном счете к смертельному исходу. Наибольшее внимание к этим заболеваниям привлекла эпидемия коровьего бешенства, которая нанесла колоссальный ущерб европейскому (и особенно британскому) животноводству в 90-е гг. XX в. Распространение коровьего бешенства, по всей видимости, было связано с использованием пищевых добавок для крупного рогатого скота, приготовляемых из останков овец и других коров. По одной из версий, коровье бешенство произошло в результате инфекции коров овечьим скрэпи. Но в отличие от скрэпи, коровье бешенство может передаваться человеку при потреблении мяса инфицированных коров. Опасения, связанные с переходом эпидемии коровьего бешенства на людей, привели к необходимости уничтожения всех британских коров, родившихся в период использования вышеупомянутых пищевых добавок. Только таким образом эпидемию удалось остановить, хотя в целом заболевание не исчезло и сообщения об отдельных случаях коровьего бешенства продолжают поступать до сих пор.

Первоначально предполагалось, что агентом инфекционных энцефалопатий является вирус с замедленным циклом развития. Но несмотря на продолжительные поиски, выявить этот вирус не удалось. Более того, было показано, что агент скрэпи устойчив к излучениям даже в таких дозах, которые уничтожают все известные микрорганизмы и вирусы (Alper et al., 1967). Для объяснения этого феномена Дж. Гриффитс (Griffith, 1967) предложил несколько моделей, в которых роль инфекционного агента играл белок. Одна из этих моделей предполагала, что агент скрэпи является конформационным вариантом нормального клеточного белка, который способен

изменять конформацию соответствующего клеточного белка по своему подобию. Дальнейший прогресс в исследованиях инфекционных энцефалопатий был в значительной степени связан с работами американского исследователя С. Прюзинера, который предложил термин «прион» (prion, от proteinaceous infectious particle) для обозначения инфекционного агента, и термин «прионовые заболевания» для обозначения инфекционных энцефалопатий (Prusiner, 1982). Прюзинер и его сотрудники (Bolton et al., 1982) показали, что в мозгу больных индивидуумов накапливается специфический белок, который они назвали прионовым белком (PrP). В отличие от PrP, найденного в здоровом организме и обозначенного как PrP^C, от cellular (клеточный), белок, ассоциированный с заболеванием (и обозначенный как PrP^{Sc}, от scrapie), формировал волокнистые структурированные агрегаты, богатые β-структурами (амилоиды), и характеризовался повышенной устойчивостью к протеолизу. В дальнейшем было установлено, что наследственные формы инфекционных энцефалопатий связаны с мутациями в гене, кодирующем PrP. В лаборатории швейцарского исследователя Ч. Вайсмана были сконструированы линии мышей, лишенные PrP. С помощью этих линий удалось показать, что отсутствие клеточной изоформы PrP делает мышей, невосприимчивыми к прионовой инфекции (Sailer et al., 1994). В конечном счете была разработана модель, объясняющая инфекционную форму PrP^{Sc} как конформационный вариант (конформер) PrP, который способен конвертировать клеточный PrP^C в PrP^{Sc} и таким образом распространять прионовую конформацию (см.: Prusiner, 1998). Наиболее логичным механизмом конформационной конверсии в настоящее время представляется нуклеированная полимеризация (рис. 2), при которой мономерный белок включается в полимерные амилоидные волокна, что сопровождается изменением его конформации (Lansbury, Caughey, 1995). Действительно, амилоиды иммобилизуют мономерный белок той же аминокислотной последовательности *in vitro*. Хотя структурные исследования амилоидов пока еще не достигли уровня разрешения сопоставимого с исследованиями кристаллов растворимых белков, тем не менее ясно, что амилоиды являются нековалентными полимерами, в которых белковые молекулы повидимому соединены друг с другом через межмолекулярные взаимодействия между β-структурами, так что белок в составе амилоида обычно имеет более высокое содержание β-структур, чем тот же белок в мономерной форме. Интересно, что один и тот же белок может образовывать разные конформационные варианты амилоидов, однако первоначально образованный вариант в дальнейшем точно воспроизводит свои характеристики.

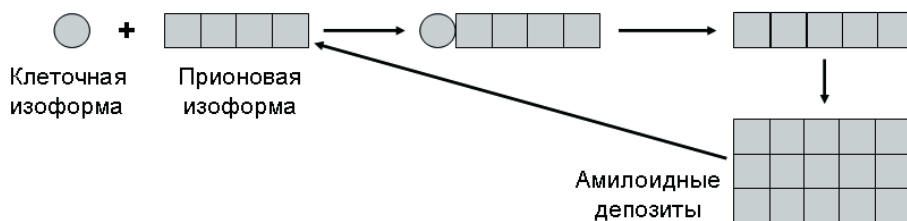


Рис. 2. Прионовая модель. Воспроизведение приона изображено в соответствии с моделью нуклеированной полимеризации (Lansbury, Caughey, 1995). Иммобилизация клеточного белка в прионовый полимер сопровождается изменением конформации белка, в результате чего воспроизводится прионовая конформация

Это может объяснять существование различных вариантов («штаммов») инфекционного агента, различающихся по инкубационным периодам и специфичности инфекции (см.: Weissmann, 2004).

Прионовая модель длительное время не признавалась исследователями ввиду отсутствия прямых доказательств того факта, что PrP не только необходим, но и достаточен для переноса инфекции. В конечном счете, большой объем косвенных доказательств убедил большинство скептиков, и в 1997 г. С. Прузинер получил Нобелевскую премию за исследования прионовых заболеваний. Работы последующих лет показали, что протеазоустойчивую и в некоторых случаях инфекционную форму PrP можно получать *in vitro* при добавлении небольшого количества PrP^{Sc} к мозговым экстрактам, содержащим PrP^C (Castilla et al., 2005). В самое последнее время удалось продемонстрировать и инфекцию чистым белком, полимеризованным в амилоидную форму в пробирке (Kim et al., 2010; Wang et al., 2010). Хотя с формальной точки зрения к уровню доказанности прионовой модели можно еще предъявить некоторые претензии, мало у кого остаются сомнения, что белок PrP^{Sc} действительно является носителем инфекции.

Целый ряд заболеваний (около 30) у человека связан с формированием амилоидных форм различных белков (см.: Luheshi, Dobson, 2009). Наиболее распространенными из них являются болезни Альцгеймера и Паркинсона (см.: Irvine et al., 2008; Yankner, Lu, 2009). Достаточно известны также заболевания, связанные с агрегацией полиглутаминовых белков, например болезнь Хантингтона (см.: Williams, Paulsen, 2009). Последняя имеет наследственную природу, однако большинство случаев болезней Альцгеймера и Паркинсона являются «спорадическими», то есть не связаны с мутациями в ДНК. Эти заболевания преимущественно поражают людей преклонного возраста (например, болезнь Альцгеймера обнаруживается примерно у трети людей, чей возраст превышает 85). Таким образом, роль этих заболеваний будет только расти с увеличением продолжительности жизни. На сегодня большинство этих заболеваний неизлечимы, а многие (включая болезнь Альцгеймера) фатальны. До недавнего времени считалось, что большинство амилоидозов отличаются от прионовых заболеваний отсутствием инфекционности. В нормальных условиях инфекция действительно не обнаружена, но в эксперименте инъекция амилоидов может вызывать агрегацию белка в здоровых клетках (Frost, Diamond, 2009; Kane et al., 2000; Ren et al., 2009). Таким образом, прионовые заболевания представляют лишь экстремальный случай большой группы заболеваний, связанных с возникновением или воспроизведением альтернативной конформации белка.

Прионы как наследуемые детерминанты у дрожжей

Следующий шаг в развитии прионовой модели был совершен американским исследователем Р. Уикнером, который предложил расширительную трактовку приона как инфекционного белка и распространил эту трактовку на детерминанты дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, передаваемые через цитоплазму (Wickner, 1994). Поскольку процесс передачи таких детерминантов в равной степени может именоваться как цитоплазматической инфекцией, так и менделевским наследованием, в этом случае мы уже имеем дело с прионами как элементами наследственности. Концепция Уикнера базировалась как на его собственных исследованиях, так и на результатах других групп, включая и работы российской школы генетиков дрожжей.

Еще с 1960–1970-х гг. у дрожжей-сахаромицетов были известны неменделевские наследуемые элементы, которые, несмотря на многолетние исследования, не удавалось связать с какими-либо нехромосомными нуклеиновыми кислотами. Один из таких элементов, обозначенный как Ψ^+ или $[PSI^+]$, был обнаружен английским исследователем Б. Коксом (Cox, 1965) и детально исследован в его последующих работах, в значительной степени с участием его ученика М. Туита (см.: Cox et al., 1988). $[PSI^+]$ проявлял себя как трансляционный супрессор, то есть фактор, повышающий частоту ошибок терминации белкового синтеза, что можно было легко детектировать в специально сконструированных штаммах. Другой неменделевский элемент неизвестной природы, обозначенный как $[URE3]$, был обнаружен в лаборатории французского исследователя Ф. Лакру (Aigle, Lacroute, 1975; Lacroute, 1971) при изучении пути биосинтеза урацила, и приводил к нарушениям регуляции азотного метаболизма, что придавало дрожжам способность импортировать один из предшественников урацила — уреидосукциновую кислоту (опять же легко тестируемый фенотип в специально сконструированных штаммах). Оба элемента наследовались по цитоплазматическому типу, но при этом были независимы от известных неядерных структур, содержащих ДНК или РНК (митохондрий, эндогенных вирусов и пр.).

Фенотип $[PSI^+]$ сходен с фенотипическим проявлением мутаций в некоторых генах, продукты которых вовлечены в контроль элонгации и терминации трансляции. Мутации в одном из таких генов, *SUP35*, были впервые описаны в работах С. Г. Инге-Вечтомова, выполненных на кафедре генетики и селекции Санкт-Петербургского (тогда Ленинградского) государственного университета (Инге-Вечтомов, 1964; Инге-Вечтомов, Андрианова, 1971). Этот ген был клонирован и секвенирован в Кардиологическом центре в Москве в лаборатории М. Д. Тер-Аванесяна, ученика С. Г. Инге-Вечтомова (Kushnirov et al., 1988). Дальнейшие исследования показали, что *SUP35* кодирует эволюционно консервированный фактор терминации трансляции Sup35, или eRF3 (Stansfield et al., 1995; Zhouravleva et al., 1995).

В работе, выполненной под руководством С. Г. Инге-Вечтомова, автор этих строк (в то время сотрудник СПбГУ) и аспирантка И. Л. Деркач обнаружили, что введение в клетки дрожжей многокопийной плазмиды с геном *SUP35* приводит к возникновению (с высокой частотой) неменделевских детерминант, по всем характеристикам сходных с $[PSI^+]$, которые сохраняются и после потери плазмиды (Chernoff et al., 1993). Таким образом, временное повышение копиюности гена *SUP35*, и соответственно, уровня белка Sup35 приводило к наследуемому изменению. Этот результат указывал на прямую связь между Sup35 и $[PSI^+]$. Вскоре после нашей работы группы Кокса и Тер-Аванесяна показали, что мутация в N-концевом домене гена *SUP35* (Doel et al., 1994) или делеция этого домена (Ter-Avanesyan et al., 1994) приводят к элиминации $[PSI^+]$. Таким образом, N-концевой домен *SUP35* оказался необходим для поддержания $[PSI^+]$.

Параллельно с этими исследованиями Р. Уикнер (на тот момент лидер в исследованиях вирусов дрожжей) заинтересовался элементом $[URE3]$ и его связью с геном *URE2*, мутации в котором имели сходное фенотипическое проявление. Уикнер обнаружил, что сверхпродукция белка Ure2 индуцирует возникновение $[URE3]$, тогда как делеция *ure2* приводит к элиминации $[URE3]$. К моменту завершения этих экспериментов Уикнеру стала известна наша опубликованная работа по индукции $[PSI^+]$ многокопийным *SUP35*, а также неопубликованная еще работа Кокса о роли

N-концевого домена *SUP35* в поддержании [*PSI*⁺] (работа Тер-Аванесяна, также еще не опубликованная, не была доступна Уикнеру). Сопоставив собственные данные по Ure2/[URE3] и данные других исследователей по Sup35/[*PSI*⁺], Уикнер пришел к выводу, что полученные результаты могут быть объяснены только в случае, если [URE3] и [*PSI*⁺] являются изоформами соответственно белков Ure2 и Sup35, которые могут воспроизводить себя по механизму, аналогичному прионовой модели (Wickner, 1994). В последующие годы усилиями нескольких лабораторий было показано, что в штаммах дрожжей, содержащих соответствующий прион, белки Ure2 (Masison, Wickner, 1995) и Sup35 (Patino et al., 1996; Paushkin et al., 1996) действительно представлены в виде протеиназо-устойчивых агрегирующих изоформ. В нашей с И. Л. Деркач работе, начатой в лаборатории С. Г. Инге-Вечтомова и законченной в США в лаборатории С. Либман, было показано, что при индукции [*PSI*⁺] сверхпродуцированным Sup35 возникают варианты, различающиеся по уровню ошибок терминации и эффективности наследования в митотических делениях (Derkatch et al., 1996). Каждый из этих вариантов стабильно воспроизводил свои характеристики в дальнейшем, аналогично «штаммам» прионов млекопитающих, описанным выше. В дальнейшем наследуемые варианты были описаны и для [URE3] в лаборатории Прузинера (Schlumpberger et al., 2000). Работы американской лаборатории С. Линдквист (Glover et al., 1997) и швейцарской лаборатории К. Вютцриха (King et al., 1997) продемонстрировали, что фрагменты, содержащие N-концевой домен белка Sup35, формируют амилоиды *in vitro* после продолжительной инкубации (лаг-периода). В дальнейшем образование амилоидов было подтверждено и для Ure2 в лаборатории Уикнера (Taylor et al., 1999). В элегантной работе из лаборатории М. Д. Тер-Аванесяна (Paushkin et al., 1997) и параллельно в лаборатории С. Линдквист (Glover et al., 1997) было продемонстрировано, что экстракт штамма [*PSI*⁺] (но не контрольного штамма, не содержащего детерминанта [*PSI*⁺]) стимулирует образование агрегатов Sup35 *in vitro* без лаг-периода.

Окончательно белковая природа [*PSI*⁺] была доказана американским исследователем Дж. Вайссманом, который продемонстрировал что при трансфекции амилоида, полученного *in vitro* из чистого белка, содержащего N-концевой домен Sup35, в штамм дрожжей, не содержащий [*PSI*⁺], с высокой частотой получают [*PSI*⁺] клетки. Первая попытка Вайссмана, использовавшая липосомную технологию для ввода амилоида в дрожжи (Sparrer et al., 2000), не убедила всех специалистов в силу невозможности адекватных контролей. Однако в дальнейшем выяснилось, что экзогенный белок легко проникает в сферопласты дрожжей (клетки с разрушенной оболочкой) без специальных ухищрений. Используя эту методику, последующая работа лаборатории Вайссмана (Tanaka et al., 2004) и параллельная работа Ч. Кинга и Р. Диаса-Алавоса (King, Diaz-Alavos, 2004) убедительно продемонстрировали, что именно амилоид (а не вообще белок с N-доменом Sup35) специфически индуцирует образование [*PSI*⁺], причем разные конформационные варианты амилоидов формируют варианты [*PSI*⁺] с разными фенотипическими характеристиками. Более того, когда экстракт штамма, содержащего специфический вариант [*PSI*⁺], был использован для нуклеирования амилоида *in vitro*, свойства исходного варианта [*PSI*⁺] точно воспроизводились при последующей трансфекции в дрожжи. Таким образом, исключительная роль белка в передаче свойств приона была доказана для дрожжей на гораздо более высоком уровне разрешения, чем для млекопитающих. В дальнейшем трансфекция была подтверждена и для

[URE3] (Brachmann et al., 2005), а также и для некоторых других вновь обнаруженных дрожжевых прионов (см. ниже).

Как Sup35, так и Ute2 содержат N-концевые домены (иногда называемые прионовыми доменами, или PrD), которые не являются необходимыми для клеточных функций соответствующих белков, но необходимы и достаточны для поддержания и передачи прионного состояния. Именно прионовые домены взаимодействуют друг с другом и составляют ось амилоидного волокна (рис. 3). Сравнение с другими видами дрожжей показывает, что прионовые домены эволюционируют быстрее, чем функциональные регионы тех же белков (см.: Inge-Vechtomov et al., 2007). Сверхпродукция PrD (как и целого белка) вызывает индукцию соответствующего приона (Derkatch et al., 1996; Masison, Wickner, 1995). PrD Sup35 и Ute2 не гомологичны ни PrP млекопитающих (единственным сходством является наличие неполных олигопептидных повторов в PrD Sup35), ни друг другу, но они содержат участки богатые глутаминами (Q) и/или аспарагинами (N), что придает им сходство с полиглутаминовыми белками млекопитающих, связанными с болезнью Хантингтона и другими подобными заболеваниями (см.: Williams, Paulsen, 2008). Около 100 дрожжевых белков и от 1 до 4 % белков в протеомах других эукариот (включая человека) содержат домены с подобным аминокислотным составом (Michelitsch, Weissman, 2000). Детальный анализ кандидатов в дрожжевом протеоме показал, что по крайней мере 5 белков с QN-богатыми доменами (в дополнение к Sup35 и Ute2) способны формировать и передавать прионовые изоформы *in vivo* (см. табл. 1 и ссылки в таблице), и еще более 15 QN-богатых

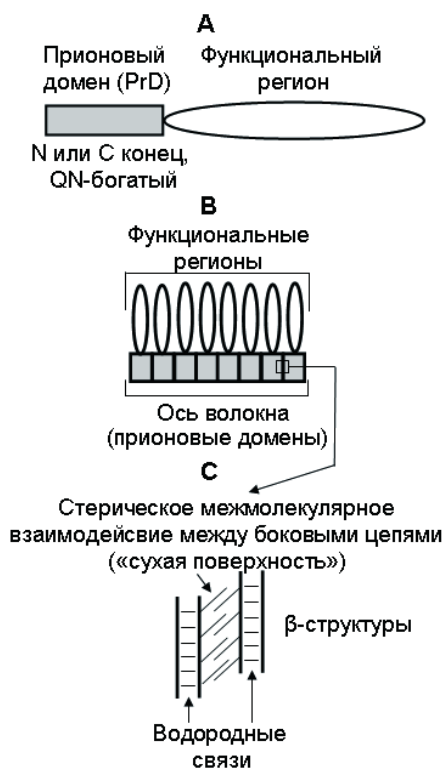


Рис. 3. Структурно-функциональная организация дрожжевых прионов.

А – Типичная организация мономерного дрожжевого прионного белка.

В – Организация амилоидного волокна образованного дрожжевым прионом.

С – Поверхность межмолекулярного взаимодействия β-структур в полимере в соответствии с моделью Д. Эйзенберга

(Nelson et al., 2005). Существуют также и другие модели межмолекулярного взаимодействия в дрожжевых прионовых полимерах (Krishnan, Lindquist, 2005; Wickner et al., 2008)

Установленные прионы *Saccharomyces cerevisiae*

Белок	Функция	Прион	Ссылка
Sup35 (eRF3)	Фактор терминации трансляции	[<i>PSI</i> ⁺]	Wickner, 1994
Ure2	Регулятор азотного катаболизма	[<i>URE3</i>]	Wickner, 1994
Rnq1	Белок неизвестной функции	[<i>RNQ</i> ⁺] или [<i>PIN</i> ⁺]	Derkatch et al., 1997, 2001; Sondheimer et al., 2001
Swi1	Ремоделер хроматина	[<i>SWI</i> ⁺]	Du et al., 2008
Сyc8	Транскрипционный корепрессор	[<i>OCT</i> ⁺]	Patel et al., 2009
Mca1	Гомолог каспазы (протеазы)	[<i>MCA</i>]	Nemecek et al., 2009
Mot3	Регулятор транскрипции	[<i>MOT3</i> ⁺]	Alberti et al., 2009

доменов способны делать это при подстановке в белок Sup35 вместо него PrD (Alberti et al., 2009; Osherovich, Weissman, 2001). Таким образом, прионовые свойства широко распространены среди дрожжевых белков, и трудно поверить, что дрожжи представляют в этом плане исключение. Более того, очевидно, что не все прионы содержат QN-богатые участки, поскольку PrP млекопитающих, а также прионовый белок Het-s, обнаруженный у мицелиального гриба *Podospora anserina* (см.: Saupé, 2007), их не содержат. Следовательно, реальное число прионовых белков может оказаться значительно больше, чем мы можем сейчас предположить, и есть основания утверждать, что они составляют не исключение, а весьма распространенное явление.

Клеточный аппарат наследования прионов

Хотя прионовый белок дрожжей достаточен для структурного кодирования информации, «записанной» в его конформации, эффективное воспроизведение и наследование прионов в клетках дрожжей контролируется энзиматической системой, роль которой в белковой наследственности может быть сопоставлена с ролью энзиматического аппарата репликации и сегрегации хромосом в «нуклеиновой» наследственности. Первый и ключевой компонент этой системы был выявлен в моей работе, начатой во время командировки в Японию в группу Б. Оно, продолженной в Санкт-Петербургском университете в лаборатории С. Г. Инге-Вечтомова, и завершенной в США в лаборатории Либман при помощи лаборатории Линдквист (Chernoff et al., 1995). Эта работа продемонстрировала, что для поддержания [*PSI*⁺] (прионовой формы Sup35) необходим промежуточный уровень белка теплового шока Hsp104. Сверхпродукция Hsp104 приводила к частой потере [*PSI*⁺], а делеция гена, кодирующего Hsp104 — к полной элиминации [*PSI*⁺]. Так впервые удалось связать шаперон с прионом. Поскольку было известно, что Hsp104 вовлечен в разборку белковых агрегатов, вызванных тепловым шоком и другими стрессами (Lindquist et al., 1995), В. В. Кушниров и М. Д. Тер-Аванесян (Kushnirov, Ter-Avanesyan, 1998; Paushkin et al., 1996) предположили что Hsp104 необходим для разбивки прионовых агрегатов на олигомерные «зерна», инициирующие новые циклы полимеризации. При слишком

большом количестве шаперона прион, возможно, распадается на мономеры, которые не могут поддерживать прионовую конформацию (хотя существуют и другие модели, объясняющие эффект сверхпродукции Hsp104). В отсутствие или при низких уровнях Hsp104 эффективность воспроизведения приона нарушается из-за отсутствия новых «зерен», и происходит нерегулируемый рост агрегатов, который нарушает их передачу дочерним клеткам и в итоге приводит к потере агрегатов в клеточных делениях (для более детального обзора, см. Rikhvanov et al., 2007; Romanova, Chernoff, 2009). Действительно, в моей лаборатории в Технологическом институте Джорджии (Атланта, США) было показано, что снижение уровня или активности Hsp104 в прионосодержащих клетках сопровождается уменьшением числа и увеличением размера агрегатов Sup35, слитого с флуоресцентным белком (GFP) для микроскопической детекции (Wegrzyn et al., 2001). Варианты приона $[PSI^+]$, которые воспроизводятся неэффективно из-за сниженной чувствительности к Hsp104, также характеризуются увеличенным размером агрегатов (Borchsenius et al., 2001, 2006).

Таким образом, именно уровень чувствительности к шаперону определяет, будет ли амилоидоподобный агрегат наследоваться по прионовому типу (рис. 4). Этот механизм повидимому является достаточно универсальным по крайней мере для дрожжевых QN-богатых прионов, поскольку все прионы, перечисленные в таблице 1 (с возможным исключением $[MCA^+]$), оказались зависимыми от Hsp104, хотя только $[PSI^+]$ и $[MCA^+]$ ингибируются сверхпродукцией Hsp104 (см. ссылки в таблице, и обзоры Rikhvanov et al., 2007; Romanova, Chernoff, 2009).

При «репарации» поврежденных белков Hsp104 взаимодействует с шаперонами семейств Hsp70 и Hsp40 (Glover, Lindquist, 1998). Работы моей (Allen et al.,

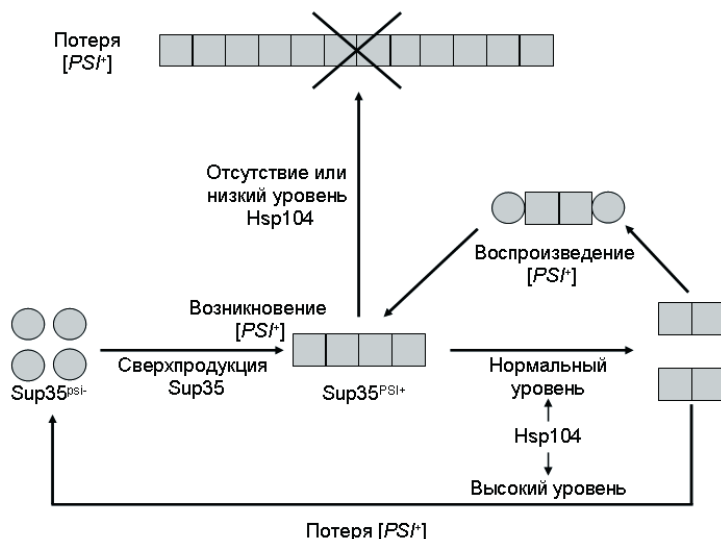


Рис. 4. «Жизненный цикл» приона $[PSI^+]$ и роль шаперона Hsp104. На рисунке изображены современные представления о возникновении, воспроизведении и потере прионовой изоформы белка Sup35 ($[PSI^+]$) в клетках дрожжей-сахаромицетов, и о роли шаперона Hsp104 в этих процессах. Более подробно см.:

Rikhvanov et al., 2007; Romanova, Chernoff, 2009

2005; Chernoff et al., 1999; Newnam et al., 1999) и других (см. обзоры Rikhvanov et al., 2007; Romanova, Chernoff, 2009) лабораторий показали, что представители этих же семейств взаимодействуют с Hsp104 и в процессе воспроизведения прионов. Показательно, что «репликация» прионов осуществляется теми же шаперонами, которые отвечают за «репарацию» белков, поврежденных при стрессовых воздействиях. Наши данные также продемонстрировали, что помимо шаперонов, процессы возникновения и поддержания прионов модулируются цитоскелетными структурами (Bailleul et al., 1999; Ganusova et al., 2006) и убиквитиновой системой, вовлеченной в деградацию белков (Allen et al., 2007).

Биологическая роль прионов и других амлоидов

Прионовые белки дрожжей вовлечены в различные клеточные функции (см. табл. 1) и не обнаруживают гомологии друг с другом. Не ясно, является ли их способность образовывать прионы патологией или выполняет позитивную биологическую функцию. Хотя прионы $[PSI^+]$ and $[URE3]$ найдены в большом количестве лабораторных штаммов дрожжей-сахаромицетов, в природных и промышленных штаммах они обнаружены не были (Chernoff et al., 2000; Nakayashiki et al., 2005; Resende et al., 2003), что скорее свидетельствует в пользу патологического эффекта этих прионов. Однако прион Rnq1 был обнаружен в некоторых промышленных и природных (клинических) изолятах (Nakayashiki et al., 2005; Resende et al., 2003). Систематический поиск остальных прионов пока не проводился, поэтому вопрос об их распространении остается открытым.

В работах лаборатории Линдквист была предложена гипотеза, рассматривающая прион $[PSI^+]$ как фактор, способный демаскировать скрытую изменчивость (например, гены, прерванные нонсенс-мутациями) или генерировать новое разнообразие (белки с добавленными «хвостами») за счет прочтения трансляционных терминаторов вследствие нарушения функции белка в терминации трансляции (True, Lindquist, 2000; True et al., 2004). По мнению авторов, это может приводить к расширению спектра изменчивости, что в свою очередь, предоставляет дополнительный материал для эволюции и адаптации в экстремальных условиях. Эта гипотеза в основных пунктах повторяет представления об эволюционной роли неоднозначности трансляции, обсуждавшиеся в работах Инге-Вечтомова (см. напр.: Инге-Вечтомов и др., 1994), но в применении конкретно к приону. Прямые доказательства этой гипотезы пока отсутствуют: хотя $[PSI^+]$ может иметь позитивный эффект на выживание некоторых лабораторных штаммов дрожжей в определенных условиях, этот эффект зависит от генотипа и, возможно, определяется тем, что лабораторные штаммы, прошедшие через множественные циклы мутагенеза, накопили мутации, супрессируемые $[PSI^+]$. Данные о том что $[PSI^+]$ влияет на программированное изменение рамки считывания в гене антизима (Namy et al., 2008), регулирующего биосинтез полиаминов, тоже не доказывают его адаптивной роли (см. Chernoff, 2008). В любом случае гипотеза Линдквист применима исключительно к $[PSI^+]$ и не объясняет биологической роли других прионов.

С другой стороны, в последнее время стали появляться данные о не только патологических, но и позитивных биологических эффектах неприоновых амилоидов (см. обзор Inge-Vechtomo et al., 2007). Показано, что амилоид может защищать рыбью икру от высыхания (Podrabsky et al., 2001), выполнять роль скаффолда при

синтезе ковалентных полимеров, например меланина, у млекопитающих (Fowler et al., 2006) и обеспечивать контакты между клетками (например, при формировании биофильмов) или клеток с субстратом у микроорганизмов (см.: Gebbink et al., 2005; Wang, Chapman, 2008). Секретируемые гормоны иногда хранятся в клетках в амилоидном состоянии (Maji et al., 2009). Хорошо известным примером биологически (и технологически) используемых амилоидоподобных структур является шелк (Römer, Scheibel, 2008). Недавняя работа лаборатории Э. Канделя (Si et al., 2010) продемонстрировала, что формирование амилоидоподобных структур связано с памятью у моллюска *Aplysia*. Последнее наблюдение наиболее интересно, потому что по самому принципу своего образования амилоиды как бы являются «машинами» молекулярной памяти (необратимое или труднообратимое изменение конформации как бы фиксирует и помнит прежнее воздействие). Наследование дрожжевых прионов тоже можно трактовать в общем виде как молекулярную память, сохраняющуюся в ряду клеточных поколений.

Внутриклеточные образования, имеющие функциональную или протективную роль, в частности стрессовые гранулы (см.: Anderson, Kedersha, 2009), также включают амилоидоподобные белки, контролирующие образование этих структур. Ранее я (Chernoff, 2007b) высказывал гипотезу, предполагающую, что дрожжевые прионы могут образовываться как «сбросы» с конвейера, предназначенного для формирования защитных комплексов, предохраняющих белки от разрушения при неблагоприятных условиях. Обычно такие комплексы обратимы и «разбираются» шаперонами после возвращения в нормальные условия, но при образовании слишком устойчивой формы (приона) шаперон не может разбить комплекс на мономеры и таким образом только стимулирует его «репликацию». Действительно, многие стрессовые воздействия повышают частоту возникновения приона [*PSI*⁺] (см. напр., Tyedmers et al., 2008), а длительное хранение при пониженной температуре индуцирует образование и некоторых других прионов (см.: Chernoff, 2007b; Derkatch et al., 2000; Wickner, Chernoff, 1999).

В общем виде прион можно рассматривать как «мутант», наследуемый на белковом уровне (см.: Chernoff, 2001). Соответственно, возможны белковые мутанты как с негативными, так и с позитивными биологическими эффектами. Даже негативные эффекты белковых мутантов могут играть существенную роль в эволюции. Многие (если не все) белки способны формировать амилоиды *in vitro*, в связи с чем было высказано предположение, что амилоид представляет одну из древнейших белковых конформаций (см. Stefani, Dobson, 2003), существовавшую, возможно, еще в доклеточную эпоху, когда белки не были предохранены компартментализацией от неблагоприятных условий пребиотического бульона. В этом случае дальнейшая эволюция белков могла в значительной степени направляться необходимостью ограничения амилоидогенного потенциала в условиях клетки. Белки, сохранившие способность образовывать и воспроизводить амилоиды в клеточных условиях, возможно, сохранили ее именно потому, что эта способность может играть позитивную биологическую роль. Более того, амилоиды сами способны образовывать мембраноподобные структуры, что делает возможным их участие в возникновении и эволюции самого процесса компартментализации еще до появления липидных мембран (см.: Chernoff, 2004).

По крайней мере, у гриба *Podospora* прион [Het-s] определенно выполняет адаптивную функцию благодаря своему участию в контроле цитоплазматической несовместимости (см.: Saure, 2007). Ирония состоит в том, что эта функция достигается

через деструктивное воздействие (при контакте) на мицеллий, не содержащий приона. Обилие регуляторных белков среди дрожжевых прионов (табл. 1) также свидетельствует в пользу возможных адаптивных эффектов прионов у дрожжей. В целом мы находимся только в самом начале пути, и в отношении биологических эффектов прионов можно смело утверждать, что нам видна только вершина айсберга, размеры которого на сегодня невозможно определить.

Другие примеры белковой и/или структурной наследственности

Прионы амилоидного типа не являются единственным примером наследственности, контролируемой не на уровне последовательностей нуклеиновых кислот. Самоактивирующие ковалентные модификации белков тоже в принципе могут наследоваться. Тот же Уикнер показал, правда в искусственно созданной экспериментальной системе, что вакуолярная протеаза дрожжей, которая расщепляет саму себя и тем самым активирует собственную протеолитическую активность, может, таким образом, тоже контролировать признак, наследуемый на белковом уровне (Roberts, Wickner, 2003). Исходя из расширительного толкования приона как инфекционного (или наследуемого) белка, он отнес это явление также к прионам, что вносит некоторую неоднозначность в терминологию. Наследуемый самоактивирующийся белковый каскад, включающий киназу, выявлен также в работах Ф. Силара на *Podospora anserina* (Kicka et al., 2006).

Другой пример структурной наследованности, так называемый цитотаксис, или наследование поверхностных структур у инфузорий, известен еще с 1960-х гг. (см.: Beisson, 2008). В этом случае в роли структурной «матрицы» выступает целый комплекс поверхностных структур. Молекулярный механизм этого феномена до сих пор неполностью расшифрован. Вообще внутриклеточные структуры при делении, как правило, формируются из предшествующих структур, сохраняя таким образом преемственность в ряду поколений. В какой мере эта преемственность носит матричный характер (то есть определяют ли особенности материнской структуры непосредственно особенности дочерней структуры), на сегодня остается открытым вопросом. Интересным примером является центросома, которая при митозе обычно возникает путем деления предсуществующей центросомы. Длительное время обсуждался вопрос о возможности прямого наследования характеристик центросомы (см.: Wilson, 2008). В последнее время интерес к этому вопросу уменьшился в связи с демонстрацией того факта, что центриоли, ключевые компоненты центросом, могут формироваться заново при сверхпродукции их компонентов (Rodrigues-Martins et al., 2007). Однако следует отметить, что и дрожжевые прионы могут формироваться заново при сверхпродукции прионообразующего белка, как было описано выше. Таким образом, возможность формирования центриоли заново в исключительных случаях не исключает возможности того, что в нормальных условиях предсуществующая центриоль может играть роль структурной матрицы для формирования новой.

Заключение

Да простят мне экскурс в диалектику, знакомую (и не всегда милую) нашему поколению со студенческих лет, но наука действительно часто развивается по спирали, и новое может нести в себе черты хорошо забытого старого. Достаточно

взглянуть на модель геммариес Гааке (рис. 1) и современную модель нуклеированной полимеризации прионов (рис. 2), чтобы убедиться, что они построены на одних и тех же базовых принципах, при которых структура играет роль матрицы при образовании новой структуры и конформационные изменения комплекса и составляющих его компонентов взаимопределяют друг друга. Это открывает и теоретическую возможность для наследования некоторых благоприобретенных признаков по ламаркистскому типу, через адекватное изменение структурных матриц, хотя прямые доказательства такого процесса на сегодня не получены (см.: Chernoff, 2001). Более того, инфекционный характер прионов делает теоретически возможным и существование дарвиновских геммул-пангенов, передаваемых от соматических в зародышевые клетки.

Хотя вклад белковой и структурной наследственности в эволюцию пока еще невозможно точно измерить, растущее число примеров указывает, что этот вклад может оказаться очень значительным. Невозможно представить, что явления структурной наследственности свойственны только грибам и простейшим, хотя бы и потому, что первый пример инфекционного приона обнаружен как раз у млекопитающих. Скорее, хорошая генетическая изученность дрожжей-сахаромицетов позволила выявить и исследовать феномен, который, почти несомненно, имеет широкое распространение. Если так, то, по всей видимости, на каком-то этапе мы должны будем признать, что прочтение последовательности ДНК в принципе не может предоставить всю информацию, необходимую для воспроизведения фенотипа организма и что клонирование животных или человека не обязательно воспроизводит полностью идентичных индивидуумов. Пройдет время, пока опьяненные успехами геномики исследователи осознают необходимость расшифровки структурного кода в дополнение к коду последовательностей. Но уже сейчас можно заключить, что этого не избежать.

Благодарности

Эта работа оказалась возможной благодаря приглашению организаторов конференции «Чарльз Дарвин и современная биология», а также финансовой поддержке Национального фонда научных исследований США (грант МСВ-0614772). В заключение автор хотел бы также поблагодарить своих учителей и всех бывших и нынешних сотрудников своей лаборатории, а также коллег из других организаций, чьи результаты использованы и цитируются в статье.

Литература

- Гааке В. Происхождение животного мира. М.: Терра, 1996. 634 с.
- Инге-Вечтомов С. Г. Реверсии к прототрофности у дрожжей, нуждающихся в аденине // Вестник Ленинградского университета. 1964. Сер. 3 (Биол.). № 2. С. 112–116.
- Инге-Вечтомов С. Г., Андрианова В. М. Рecessивные суперсупрессоры у дрожжей // Генетика. 1970. Т. 6. С. 103–116.
- Инге-Вечтомов С. Г., Миронова Л. Н., Тер-Аванесян М. Д. Неоднозначность трансляции: эукариотическая версия? // Генетика. 1994. Т. 30. С. 1022–1035.
- Aigle M., Lacroute F. Genetical aspects of [URE3], a non-mitochondrial, cytoplasmically inherited mutation in yeast // Molecular & General Genetics. 1975. Vol. 136. P. 327–335.
- Alberti S., Halfmann R., King O., Kapila A., Lindquist S. A systematic survey identifies prions and illuminates sequence features of prionogenic proteins // Cell. 2009. Vol. 137. P. 146–158.

- Allen K. D., Wegrzyn R. D., Chernova T. A., Müller S., Newnam G. P., Winslett P. A., Wittich K. B., Wilkinson K. D., Chernoff Y. O. Hsp70 chaperones as modulators of prion life cycle: novel effects of Ssa and Ssb on the *Saccharomyces cerevisiae* prion [PSI⁺] // Genetics. 2005. Vol. 169. P. 1227–1242.
- Allen K. D., Chernova T. A., Tennant E. P., Wilkinson K. D., Chernoff Y. O. Effects of the ubiquitin system alterations on the *de novo* formation and loss of a yeast prion // The Journal of Biological Chemistry. 2007. Vol. 282. P. 3004–3013.
- Alper T., Cramp W. A., Haig D. A., Clarke M. C. Does the agent of scrapie replicate without nucleic acid? // Nature. 1967. Vol. 214. P. 764–766.
- Anderson P., Kedersha N. RNA granules: post-transcriptional and epigenetic modulators of gene expression // Nature Reviews Molecular & Cell Biology. 2009. Vol. 10. P. 430–436.
- Bailleul P. A., Newnam G. P., Steenbergen J. N., Chernoff Y. O. Genetic study of interactions between the cytoskeletal assembly protein Sla1 and prion-forming domain of the release factor Sup35 (eRF3) in *Saccharomyces cerevisiae* // Genetics. 1999. Vol. 153. P. 81–94.
- Beisson J. Preformed cell structure and cell heredity // Prion. 2008. Vol. 2. P. 1–8.
- Bolton D. C., McKinley M. P., Prusiner S. B. Identification of a protein that purifies with the scrapie prion // Science. 1982. Vol. 218. P. 1309–1311.
- Borchsenius A. S., Wegrzyn R. D., Newnam G. P., Inge-Vechtomov S. G., Chernoff Y. O. Yeast prion protein derivative defective in aggregate shearing and production of new seeds // The EMBO Journal. 2001. Vol. 20. P. 6683–6691.
- Borchsenius A. S., Müller S., Newnam G. P., Inge-Vechtomov S. G., Chernoff Y. O. Prion variant maintained only at high levels of the Hsp104 disaggregase // Current Genetics. 2006. Vol. 49. P. 21–29.
- Brachmann A., Baxa U., Wickner R. B. Prion generation *in vitro*: amyloid of Ure2p is infectious // The EMBO Journal. 2005. Vol. 24. P. 3082–3092.
- Castilla J., Saá P., Hetz C., Soto C. *In vitro* generation of infectious scrapie prions // Cell. 2005. Vol. 121. P. 195–206.
- Chernoff Y. O. Mutation processes at the protein level: is Lamarck back? // Mutation Research. 2001. Vol. 488. P. 39–64.
- Chernoff Y. O. Amyloidogenic domains, prions and structural inheritance: rudiments of early life or recent acquisition? // Current Opinion in Chemical Biology. 2004. Vol. 8. P. 665–671.
- Chernoff Y. O. (ed.) Protein-based inheritance. Austin, TX : Landes Bioscience, 2007a. 154 p.
- Chernoff Y. O. Stress and prions: lessons from the yeast model // FEBS Letters. 2007b. Vol. 581. P. 3695–3701.
- Chernoff Y. O. Prion: disease or relief? // Nature Cell Biology. 2008. Vol. 10. P. 1019–1021.
- Chernoff Y. O., Derkach I. L., Inge-Vechtomov S. G. Multicopy *SUP35* gene induces *de-novo* appearance of *psi*-like factors in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* // Current Genetics. 1993. Vol. 24. P. 268–270.
- Chernoff Y. O., Lindquist S. L., Ono B., Inge-Vechtomov S. G., Liebman S. W. Role of the chaperone protein Hsp104 in propagation of the yeast prion-like factor [*psi*⁺] // Science. 1995. Vol. 268. P. 880–884.
- Chernoff Y. O., Newnam G. P., Kumar J., Allen K., Zink A. D. Evidence for a “protein mutator” in yeast: role of the Hsp70-related chaperone Ssb in formation, stability and toxicity of the [PSI] prion // Molecular and Cellular Biology. 1999. Vol. 19. P. 8103–8112.
- Chernoff Y. O., Galkin A. P., Lewitin E., Chernova T. A., Newnam G. P., Belenkiy S. M. Evolutionary conservation of prion-forming abilities of the yeast Sup35 protein // Molecular Microbiology. 2000. Vol. 35. P. 865–876.
- Cox B. S. *PSI*, a cytoplasmic suppressor of super-suppressor in yeast // Heredity. 1965. Vol. 20. P. 505–521.
- Cox B. S., Tuite M. F., McLaughlin C. S. The *psi* factor of yeast: a problem in inheritance // Yeast. 1988. Vol. 4. P. 159–178.

- Darwin C. R.* The variation of animals and plants under domestication. N. Y. : Abrahams Magazine Service, 1972. Vol. 1. XIV, 473 p.; Vol. 2. X, 495 p.
- Derkatch I. L., Chernoff Y. O., Kushnirov V. V., Inge-Vechtomov S. G., Liebman S. W.* Genesis and variability of [PSI] prion factors in *Saccharomyces cerevisiae* // Genetics. 1996. Vol. 144. P. 1375–1386.
- Derkatch I. L., Bradley M. E., Zhou P., Chernoff Y. O., Liebman S. W.* Genetic and environmental factors affecting the de novo appearance of the [PSI⁺] prion in *Saccharomyces cerevisiae* // Genetics. 1997. Vol. 147. P. 507–519.
- Derkatch I. L., Bradley M. E., Masse S. V., Zadorsky S. P., Polozkov G. V., Inge-Vechtomov S. G., Liebman S. W.* Dependence and independence of [PSI⁺] and [PIN⁺]: a two-prion system in yeast? // The EMBO Journal. 2000. Vol. 19. P. 1942–1952.
- Derkatch I. L., Bradley M. E., Hong J. Y., Liebman S. W.* Prions affect the appearance of other prions: the story of [PIN⁺] // Cell. 2001. Vol. 106. P. 171–182.
- Doel S. M., McCready S. J., Nierras C. R., Cox B. S.* The dominant PNM2- mutation which eliminates the *psi* factor of *Saccharomyces cerevisiae* is the result of a missense mutation in the *SUP35* gene // Genetics. 1994. Vol. 137. P. 659–670.
- Du Z., Park K. W., Yu. H., Fan Q., Li L.* Newly identified prion linked to the chromatin-remodeling factor Swi1 in *Saccharomyces cerevisiae* // Nature Genetics. 2008. Vol. 40. P. 460–465.
- Fowler D. M., Koulouf A. V., Alory-Jost C., Marks M. S., Balch W. E., Kelly J. W.* Functional amyloid formation within mammalian tissue // PLoS Biology. 2006. Vol. 4. P. e6.
- Frost B., Diamond M. I.* The expanding realm of prion phenomena in neurodegenerative disease // Prion. 2009. Vol. 3. P. 74–77.
- Ganusova E. E., Ozolins L. N., Bhagat S., Newnam G. P., Wegrzyn R. D., Sherman M. Y., Chernoff Y. O.* Modulation of prion formation, aggregation and toxicity by the actin cytoskeleton in yeast // Molecular and Cellular Biology. 2006. Vol. 26. P. 617–629.
- Gebbink M.F., Claessen D., Bouma B., Dijkhuizen L., Wösten H.A.* Amyloids – a functional coat for microorganisms // Nature Review Microbiology. 2005. Vol. 3. P. 333–341.
- Glover J. R., Lindquist S.* Hsp104, Hsp70, and Hsp40: a novel chaperone system that rescues previously aggregated proteins // Cell. 1998. Vol. 94. P. 73–82.
- Glover J. R., Kowal A. S., Schirmer E. C., Patino M. M., Liu J. J., Lindquist S.* Self-seeded fibers formed by Sup35, the protein determinant of [PSI⁺], a heritable prion-like factor of *S. cerevisiae* // Cell. 1997. Vol. 89. P. 811–819.
- Griffith J. S.* Self-replication and scrapie // Nature. 1967. Vol. 215. P. 1043–1044.
- Inge-Vechtomov S. G., Zhouravleva G. A., Chernoff Y. O.* Biological roles of prion domains // Prion. 2007. Vol. 1. P. 228–235.
- Irvine G. B., El-Agnaf O. M., Shankar G. M., Walsh D. M.* Protein aggregation in the brain: the molecular basis for Alzheimer's and Parkinson's diseases // Molecular Medicine. 2008. Vol. 14. P. 451–464.
- Kane M. D., Lipinski W. J., Callahan M. J., Bian F., Durham R. A., Schwarz R. D., Roher A. E., Walker L. C.* Evidence for seeding of beta-amyloid by intracerebral infusion of Alzheimer brain extracts in beta-amyloid precursor protein-transgenic mice // Journal of Neuroscience. 2000. Vol. 20. P. 3606–3611.
- Kicka S., Bonnet C., Sobering A. K., Ganesan L. P., Silar P.* A mitotically inheritable unit containing a MAP kinase module // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2006. Vol. 103. P. 13445–13450.
- Kim J. I., Cali I., Surewicz K., Kong Q., Raymond G. J., Atarashi R., Race B., Qing L., Gambetti P., Caughey B., Surewicz W. K.* Mammalian prions generated from bacterially expressed prion protein in the absence of any mammalian cofactors // The Journal of Biological Chemistry. 2010. Vol. 285. P. 14083–14087.
- King C. Y., Diaz-Avalos R.* Protein-only transmission of three yeast prion strains // Nature. 2004. Vol. 428. P. 319–323.

- King C. Y., Tittmann P., Gross H., Gebert R., Aebi M., Wüthrich K. Prion-inducing domain 2–114 of yeast Sup35 protein transforms in vitro into amyloid-like filaments // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1997. Vol. 94. P. 6618–6622.
- Krishnan R., Lindquist S. L. Structural insights into a yeast prion illuminate nucleation and strain diversity // Nature. 2005. Vol. 435. P. 765–772.
- Kushnirov V. V., Ter-Avanesyan M. D., Telckov M. V., Surguchov A. P., Smimov V. N., G. Nucleotide sequence of the SUP2 (SUP35) gene of *Saccharomyces cerevisiae* // Gene. 1988. Vol. 66. P. 45–54.
- Kushnirov V. V., Ter-Avanesyan M. D. Structure and replication of yeast prions // Cell. 1998. Vol. 94. P. 13–16.
- Lacroute F. Non-Mendelian mutation allowing ureidosuccinic acid uptake in yeast // Journal of Bacteriology. 1971. Vol. 106. P. 519–522.
- Lansbury P. T. Jr., Caughey B. The chemistry of scrapie infection: implications of the 'ice 9' metaphor // Chemistry & Biology. 1995. Vol. 2. P. 1–5.
- Lindquist S., Patino M. M., Chernoff Y. O., Kowal A. S., Singer M. A., Lee K.-H., Blake T., Liebman S. W. The role of Hsp104 in stress tolerance and [PSI⁺] propagation in *Saccharomyces cerevisiae* // Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. 1995. Vol. 60. P. 451–460.
- Luheshi L. V., Dobson C. M. Bridging the gap: from protein misfolding to protein misfolding diseases // FEBS Lett. 2009. Vol. 583. P. 2581–2586.
- Maji S. K., Perrin M. H., Sawaya M. R., Jessberger S., Vadodaria K., Rissman R. A., Singru P. S., Nilsson K. P., Simon R., Schubert D., Eisenberg D., Rivier J., Sawchenko P., Vale W., Riek R. Functional amyloids as natural storage of peptide hormones in pituitary secretory granules // Science. 2009. Vol. 325. P. 328–332.
- Masison D. C., Wickner R. B. Prion-inducing domain of yeast Ure2p and protease resistance of Ure2p in prion-containing cells // Science. 1995. Vol. 270. P. 93–95.
- Michelitsch M. D., Weissman J. S. A census of glutamine/asparagine-rich regions: implications for their conserved function and the prediction of novel prions // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2000. Vol. 97. P. 11910–11915.
- Nakayashiki T., Kurtzman C. P., Edskes H. K., Wickner R. B. Yeast prions [URE3] and [PSI⁺] are diseases // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2005. V. 102. P. 10 575–10 580.
- Namy O., Galopier A., Martini C., Matsufuji S., Fabret C., Rousset J. P. Epigenetic control of polyamines by the prion [PSI⁺] // Nature Cell Biology. 2008. Vol. 10. P. 1069–1075.
- Nelson R., Sawaya M. R., Balbirnie M., Madsen A. Ø., Riekelt C., Grothe R., Eisenberg D. Structure of the cross-beta spine of amyloid-like fibrils // Nature. 2005. Vol. 435. P. 773–778.
- Nemecek J., Nakayashiki T., Wickner R. B. A prion of yeast metacaspase homolog (Mca1p) detected by a genetic screen // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2009. Vol. 106. P. 1892–1896.
- Newnam G. P., Wegrzyn R. D., Lindquist S. L., Chernoff Y. O. Antagonistic interactions between yeast chaperones Hsp104 and Hsp70 // Molecular and Cellular Biology. 1999. Vol. 19. P. 1325–1333.
- Osherovich L. Z., Weissman J. S. Multiple Gln/Asn-rich prion domains confer susceptibility to induction of the yeast [PSI⁺] prion // Cell. 2001. Vol. 106. P. 183–194.
- Patel B. K., Gavin-Smyth J., Liebman S. W. The yeast global transcriptional co-repressor protein Cyc8 can propagate as a prion // Nature Cell Biology. 2009. Vol. 11. P. 344–349.
- Patino M. M., Liu J. J., Glover J. R., Lindquist S. Support for the prion hypothesis for inheritance of a phenotypic trait in yeast // Science. 1996. Vol. 273. P. 622–626.
- Paushkin S. V., Kushnirov V. V., Smirnov V. N., Ter-Avanesyan M. D. Propagation of the yeast prion-like [psi⁺] determinant is mediated by oligomerization of the SUP35-encoded polypeptide chain release factor // The EMBO Journal. 1996. Vol. 15. P. 3127–3134.
- Paushkin S. V., Kushnirov V. V., Smirnov V. N., Ter-Avanesyan M. D. In vitro propagation of the prion-like state of yeast Sup35 protein // Science. 1997. Vol. 277. P. 381–383.

- Podrabsky J. E., Carpenter J. F., Hand S. C.* Survival of water stress in annual fish embryos: dehydration avoidance and egg envelope amyloid fibers // *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 2001. Vol. 280. P. R123–R131.
- Prusiner S. B.* Novel proteinaceous infectious particles cause scrapie // *Science*. 1982. Vol. 216. P. 136–144.
- Prusiner S. B.* Prions // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1998. Vol. 95. P. 13363–13383.
- Ren P. H., Lauckner J. E., Kachirskaia I., Heuser J. E., Melki R., Kopito R. R.* Cytoplasmic penetration and persistent infection of mammalian cells by polyglutamine aggregates // *Nature Cell Biology*. 2009. Vol. 11. P. 219–225.
- Resende C. G., Outeiro T. F., Sands L., Lindquist S., Tuite M. F.* Prion protein gene polymorphisms in *Saccharomyces cerevisiae* // *Molecular Microbiology*. 2003. Vol. 49. P. 1005–1017.
- Rikhvanov E. G., Romanova N. V., Chernoff Y. O.* Chaperone effects on prion and non-prion aggregates // *Prion*. 2007. Vol. 1. P. 217–222.
- Roberts B. T., Wickner R. B.* Heritable activity: a prion that propagates by covalent autoactivation // *Genes & Development*. 2003. Vol. 17. P. 2083–2087.
- Rodrigues-Martins A., Riparbelli M., Callaini G., Glover D. M., Bettencourt-Dias M.* Revisiting the role of the mother centriole in centriole biogenesis // *Science*. 2007. Vol. 316. P. 1046–1050.
- Romanova N. V., Chernoff Y. O.* Hsp104 and prion propagation // *Protein and Peptide Letters*. 2009. Vol. 16. P. 598–605.
- Römer L., Scheibel T.* The elaborate structure of spider silk: structure and function of a natural high performance fiber // *Prion*. 2008. Vol. 2. P. 154–161.
- Sailer A., Büeler H., Fischer M., Aguzzi A., Weissmann C.* No propagation of prions in mice devoid of PrP // *Cell*. Vol. 77. 1994. P. 967–968.
- Saupe S. J.* A short history of small s: a prion of the fungus *Podospira anserina* // *Prion*. 2007. Vol. 1. P. 110–115.
- Schlumpberger M., Wille H., Baldwin M. A., Butler D. A., Herskowitz I., Prusiner S. B.* The prion domain of yeast Ure2p induces autocatalytic formation of amyloid fibers by a recombinant fusion protein // *Protein Science*. 2000. Vol. 9. P. 440–451.
- Si K., Choi Y. B., White-Grindley E., Majumdar A., Kandel E. R.* Aplysia CPEB can form prion-like multimers in sensory neurons that contribute to long-term facilitation // *Cell*. 2010. Vol. 140. P. 421–435.
- Sondheimer N., Lopez N., Craig E. A., Lindquist S.* The role of Sis1 in the maintenance of the [RNQ⁺] prion // *The EMBO Journal*. 2001. Vol. 20. P. 2435–2442.
- Sparrer H. E., Santoso A., Szoka F. C. Jr., Weissman J. S.* Evidence for the prion hypothesis: induction of the yeast [PSI⁺] factor by *in vitro*-converted Sup35 protein // *Science*. 2000. Vol. 289. P. 595–599.
- Stansfield I., Jones K. M., Kushnirov V. V., Dagkesamanskaya A. R., Poznyakowski A. I., Paushkin S. V., Nierras C. R., Cox B. S., Ter-Avanesyan M. D., Tuite M. F.* The products of the *SUP45* (eRF1) and *SUP35* genes interact to mediate translation termination in *Saccharomyces cerevisiae* // *The EMBO Journal*. 1995. Vol. 14. P. 4365–4373.
- Stefani M., Dobson C. M.* Protein aggregation and aggregate toxicity: new insights into protein folding, misfolding diseases and biological evolution // *Journal of Molecular Medicine*. 2003. Vol. 81. P. 678–699.
- Tanaka M., Chien P., Naber N., Cooke R., Weissman J. S.* Conformational variations in an infectious protein determine prion strain differences // *Nature*. 2004. Vol. 428. P. 323–328.
- Taylor K. L., Cheng N., Williams R. W., Steven A. C., Wickner R. B.* Prion domain initiation of amyloid formation *in vitro* from native Ure2p // *Science*. 1999. Vol. 283. P. 1339–1343.
- Ter-Avanesyan M. D., Dagkesamanskaya A. R., Kushnirov V. V., Smirnov V. N.* The *SUP35* omnipotent suppressor gene is involved in the maintenance of the non-Mendelian determinant [PSI⁺] in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* // *Genetics*. 1994. Vol. 137. P. 671–676.

- True H. L., Lindquist S. L. A yeast prion provides a mechanism for genetic variation and phenotypic diversity // *Nature*. 2000. Vol. 407. P. 477–483.
- True H. L., Berlin I., Lindquist S. L. Epigenetic regulation of translation reveals hidden genetic variation to produce complex traits // *Nature*. 2004. Vol. 431. P. 184–187.
- Tyedmers J., Madariaga M. L., Lindquist S. Prion switching in response to environmental stress // *PLoS Biology*. 2008. Vol. 6. P. e294.
- Wang X., Chapman M. R. Curli provide the template for understanding controlled amyloid propagation // *Prion*. 2008. Vol. 2. P. 57–60.
- Wang F., Wang X., Yuan C.G., Ma J. Generating a prion with bacterially expressed recombinant prion protein // *Science*. 2010. Vol. 327. P. 1132–1135.
- Wegrzyn R. D., Bapat K., Newnam G. P., Zink A. D., Chernoff Y. O. Mechanism of prion loss after Hsp104 inactivation in yeast // *Molecular and Cellular Biology*. 2001. Vol. 21. P. 4656–4669.
- Weissmann C. The state of the prion // *Nature Review Microbiology*. 2004. Vol. 2. P. 861–871.
- Wickner R. B. [URE3] as an altered URE2 protein: evidence for a prion analog in *Saccharomyces cerevisiae* // *Science*. 1994. Vol. 264. P. 566–569.
- Wickner R. B., Chernoff Y. O. Prions of fungi: [URE3], [PSI] and [Het-s] discovered as heritable traits // *Prion Biology and Diseases* / ed. by Prusiner S. B. Cold Spring Harbor, N. Y. : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1999. P. 229–272.
- Wickner R. B., Shewmaker F., Kryndushkin D., Edskes H. K. Protein inheritance (prions) based on parallel in-register beta-sheet amyloid structures // *Bioessays*. 2008. Vol. 30. P. 955–964.
- Williams A. J., Paulson H. L. Polyglutamine neurodegeneration: protein misfolding revisited // *Trends in Neuroscience*. 2008. Vol. 31. P. 521–528.
- Wilson P. G. Centriole inheritance // *Prion*. 2008. Vol. 2. P. 9–16.
- Yankner B. A., Lu T. Amyloid beta-protein toxicity and the pathogenesis of Alzheimer disease // *The Journal of Biological Chemistry*. 2009. Vol. 284. P. 4755–4759.
- Zhouravleva G., Frolova L., Le Goff X., Le Guellec R., Inge-Vechtomov S., Kisselev L., Philippe M. Termination of translation in eukaryotes is governed by two interacting polypeptide chain release factors, eRF1 and eRF3 // *The EMBO Journal*. 1995. Vol. 14. P. 4065–4072.

Protein-Based Inheritance and Evolution

Yu. O. Chernoff

Georgia Institute of Technology,
Atlanta, USA; yury.chernoff@biology.gatech.edu

Charles Darwin and his followers thought that small particles (gemmules or gems) assembled into the larger structures serve as carriers of heritable information. Recently accumulated data indeed show that structural “templates” of protein nature play an important role in inheritance. An example of structural templates is provided by amyloid-based prions, that manifest themselves as infectious agents of neurodegenerative diseases in mammals and heritable determinants in yeast and other fungi. Amyloids are non-covalent β -rich fibrous protein polymers, reproduced via nucleated polymerization. Chaperone machinery of protein assembly/disassembly and stress defense controls prion propagation. There are also other systems of structural inheritance, such as “templated” assembly of the surface structures in Protozoa. These data point to the potential role of the direct continuity of protein-based structures in evolution.

Keywords: Amyloid, gemmula, pangenesis, prion, yeast.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ НОВЫХ БЕЛКОВ ЗА СЧЕТ ДУПЛИКАЦИЙ ГЕНОВ

Г. А. Журавлева

Кафедра генетики и селекции Санкт-Петербургского государственного университета
Санкт-Петербург, Россия: zhouravleva@rambler.ru

Дупликации генов играют доминирующую роль в создании новых генов. Общеизвестно, что для эволюции более важна дупликация генома, а не отдельных его частей, так как в последнем случае возможно возникновение регуляторного дисбаланса из-за частичной дупликации регуляторных элементов генома. Известно, что полиплоидизации генома происходили на протяжении эволюционной истории всех четырех эукариотических царств: растений, животных, грибов и протист. Сохранение дуплицированных копий в эволюции может обеспечиваться одним из трех процессов: 1) неофункционализацией; 2) субфункционализацией; 3) консервацией. Одним из вариантов неофункционализации является образование «химерных», или слитных, генов. В обобщенном виде этот процесс известен под названием блочных перестроек генов. Это явление становится возможным вследствие дупликации всего гена или его части, так как лишь в этом случае оно не приведет к нарушению функции исходного гена. В настоящее время выделяют три типа эволюции семейств генов. Два самых простых типа — дивергенция и согласованная эволюция. При третьем способе, названном «рождение и смерть генов», комбинируются первые два способа.

Ключевые слова: дупликация, дивергенция, эволюция, полиплоидизация, неофункционализация, субфункционализация.

1. Роль дупликаций в эволюции

Чарльз Дарвин знаменит своим вкладом в развитие эволюционной теории. Гораздо менее известен тот факт, что он был также хорошим ботаником и написал несколько книг, посвященных цветковым растениям. Будучи честным ученым, Дарвин не скрывал своей неспособности объяснить внезапное появление и быстрое распространение покрытосеменных растений с точки зрения теории эволюции, называя это явление «отвратительной тайной» (*abominable mystery*). Одним из возможных объяснений загадки, волновавшей Ч. Дарвина, может быть то, что в начале дивергенции покрытосеменных произошло несколько последовательных дупликаций генома их древнего предшественника, что и позволило вновь возникшим вариантам быстро накапливать изменения и дивергировать (Cui et al., 2006).

Предположения о возможной роли дупликаций генов в эволюции существовали еще в 1930-е гг. (Sturtevant, 1925; Haldane, 1932; Muller, 1936; Lewis, 1951). Но лишь бурное развитие методов молекулярной биологии позволило идентифицировать многочисленные повторяющиеся последовательности, показавшие высокую частоту дупликаций генов в эволюции. На основе этих данных С. Оно (Ohno, 1970) выдвинул предположение о том, что дупликация генов — единственный способ возникновения новых генов.

Известны различные типы дупликаций ДНК, это 1) дупликация части гена (или внутренняя дупликация); 2) дупликация одного гена; 3) дупликация части хромосомы; 4) дупликация всей хромосомы; 5) дупликация генома, или полиплоидия. Первые четыре типа дупликаций иногда объединяют под термином “SSD” (smaller

scale duplication) (Davis, Petrov, 2005). Другие авторы предлагают термин «паралогон» (производное от паралог) для протяженных дублицированных участков, содержащих паралоги, вводя термин SGD (single gene duplication) для дубликаций отдельных генов (Durand, Hoberman, 2006). Дубликации всего генома обозначают как “WGD” (whole genome duplication) (Davis, Petrov, 2005). С точки зрения С. Оно, для эволюции более важна дубликация генома, а не отдельных его частей, так как в последнем случае возможно возникновение регуляторного дисбаланса из-за частичной дубликации регуляторных генов и/или элементов генома (Ohno, 1970).

2. Внутренние дубликации

Предложено несколько механизмов усовершенствования функций белков и создания новых функций. Одним из таких механизмов являются внутренние (частичные) дубликации генов, играющие важную роль в увеличении функциональной сложности генов в эволюции (Li, 1997). Считается, что такие дубликации сыграли ключевую роль в возникновении сложных генов. Многие белки современных организмов обнаруживают внутренние повторы аминокислотных последовательностей (табл. 1), и эти повторы часто соответствуют функциональным или структурным доменам белков. Эти данные позволили предположить, что гены, кодирующие эти белки, образовались за счет внутренних дубликаций (Lavorgna et al., 2001). Внутренние дубликации обеспечивают улучшение функций белка за счет увеличения числа активных сайтов, приобретения дополнительной функции за счет модификации избыточного участка, а также участия в блочных перестройках. Многочисленные данные о роли внутригеновых дубликаций на ранних этапах эволюции белков получены при сравнительном анализе секвенированных геномов (Marcotte et al., 1999; Lavorgna et al., 2001; Conant, Wagner, 2005; Chen et al., 2007). В случае фиксации дубликаций в ходе эволюции в дублицированных участках могло происходить накопление мутаций, что способствовало дивергенции повторенных фрагментов. Поэтому в современных аминокислотных последовательностях могут быть обнаружены только следы дубликаций в виде несовершенных повторов (табл. 1). Эукариотические белки характеризуются большим числом повторов по сравнению с прокариотическими (Marcotte et al., 1999; Chen et al., 2007).

Таблица 1

Внутренние дубликации привели к появлению белков человека с повторяющимися структурными доменами¹

Белки	Размер (ак)	Повтор (ак)	Число повторов	Процент идентичности в повторе
β-гликопротеин	474	91	5	96
Фибронектин	2324	40	12	21
Гексокиназа	917	447	2	97
Рецептор интерлейкина-2	251	68	2	54
Иммуноглобулин γ (С-область)	329	108	3	98

¹ Источник: Li, 1997.

3. Дупликации генома

Древние полиплоидизации всего генома были проанализированы во всех четырех эукариотических царствах: растений, животных, грибов и протист. Во всех этих случаях доля генов, сохранившихся в виде дублицированных копий, варьирует от 10 до 50 % и чаще всего коррелирует со временем, прошедшем с момента дупликации (Scannell et al., 2006). Тем не менее характерным является то, что у многих видов в виде дубликатов сохраняются сходные функциональные классы генов.

Известно, что у растений дупликация генома является широко распространенной (Vision et al., 2000; Adams, Wendel, 2005) (рис. 1). Оценки частоты встречаемости полиплоидии у покрытосеменных варьируют от 30 до 80 %, и около 3 % событий видообразования объясняют за счет дупликаций генома (Otto, Whitton, 2000). Таким образом, возможно, что многие (если не все) виды растений имеют по крайней мере одного полиплоидного предка. Предполагается, что большинство эвдикот (*Eudicots*) произошло от древнего гексаплоидного предшественника с последующей тетраплоидизацией в некоторых таксонах (Jaillon et al., 2007). При этом у тополя (*Populus trichocarpa*) и бобовых произошла одна такая тетраплоидизация (Cannon et al., 2006; Tuskan et al., 2006), в то время как у арабидопсиса — две (Simillion et al., 2002; Conant, Wagner, 2005), а у винограда — ни одной (Jaillon et al., 2007).

Дупликация всего генома у дрожжей *S. cerevisiae* привела к первоначальному увеличению числа генов от 5000 к 10 000, но последующие потери паралогов привели к сохранению у современных дрожжей-сахаромицетов около 5500 белок-кодирующих генов, из которых 1102 формируют 551 паралогичную пару (Вугне,

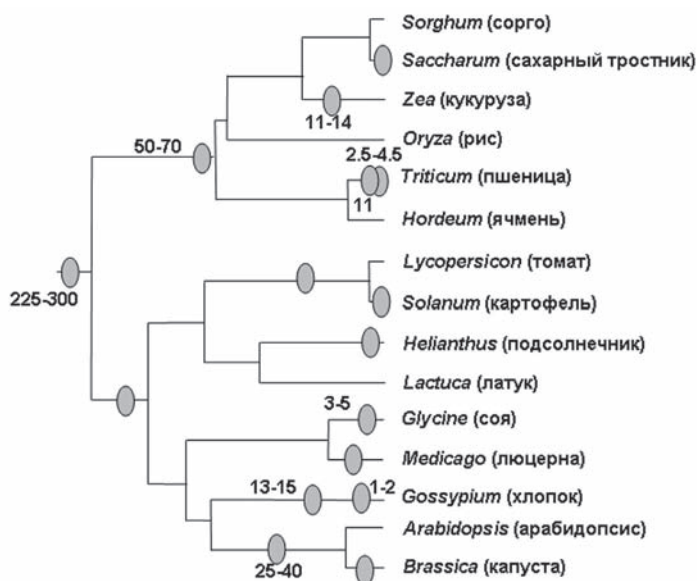


Рис. 1. Предполагаемые события полиплоидизации (серые овалы) во время эволюции покрытосеменных. Длина ветвей показана не в масштабе. Цифры соответствуют времени (в млн. лет) с момента дупликации. Модифицировано из (Adams, Wendel, 2005)

Wolfe, 2005). Для паралогов, возникших в результате WGD, в честь С. Оно был предложен специальный термин «онологи» (от “ohnologes”) (Wolfe, 2000).

Обнаружение естественной полиплоидизации является сложной задачей, особенно если речь идет о древнем событии. Недавние дупликации могут быть обнаружены при сравнении близкородственных видов, один из которых претерпел диплоидизацию и поэтому содержит вдвое больше хромосом по сравнению с другим, который не диплоидизировался. В частности, сравнение геномов *Ashbya gossypii* и *S. cerevisiae* позволило установить, что оба вида произошли от одного предшественника, содержавшего семь или восемь хромосом (Dietrich et al., 2004). Изменения числа хромосом за счет перестроек, в частности транслокаций, привело к появлению предков *A. gossypii* и *S. cerevisiae*. Диплоидизация генома *S. cerevisiae* предоставила этому виду новые возможности функциональной дивергенции, отсутствовавшие у *A. gossypii*. Аналогичный сравнительный анализ проведен также для *S. cerevisiae* и его ближайшего «недуплицированного» родственника *Kluyveromyces waltii* (Kellis et al., 2004).

Тем не менее, чем древнее дупликация, тем труднее такой анализ, так как вслед за полиплоидизацией следует период диплоидизации, который завершается «превращением» полиплоидного генома в диплоидный. Достигается это интенсивной потерей генов, перестройками генома и различными способами дивергенции генов, оставшихся в виде дублицированных копий. Кроме того, недавний анализ показал, что дупликации отдельных генов происходили в эволюции гораздо чаще, чем ранее предполагалось, и их частота позволила бы дублицировать целый геном каждые 100 млн лет (Lynch, Conery, 2000; Lynch et al., 2001).

Процесс диплоидизации был проанализирован на многочисленных геномных данных, в том числе геномах растений (Chapman et al., 2006; Tuskan et al., 2006; Jaillon et al., 2007), костистых рыб (Brunet et al., 2006), дрожжей (Piskur 2001; Kellis et al., 2004; Scannell et al., 2006; Scannell et al., 2007), парамеции (Aury et al., 2006) и позвоночных (Blomme et al., 2006). Предполагается, что растения многократно использовали полиплоидизацию в ходе своей эволюции как за счет возможности вегетативного размножения, так и за счет существования специфических механизмов регуляции в растительной клетке. В частности, показано, что у модельных полиплоидов наблюдаются быстрые потери одних генов и специфическая инактивация других за счет метилирования (Comai et al., 2000; Lee, Chen, 2001; Kashkush et al., 2002). Предполагается, что эпигенетический сайленсинг может защищать дублицированные копии от превращения в псевдогены и таким образом способствовать приобретению ими новых функций (Rodin, Riggs, 2003).

Геном позвоночных содержит множество семейств генов, которые не обнаруживаются у беспозвоночных, и, по-видимому, многие дупликации генов произошли на ранних этапах эволюции хордовых (Taylor, Raes, 2004). Еще С. Оно было высказано предположение, что сложный геном позвоночных возник в результате двух раундов (2R) геномных дупликаций (Ohno, 1970). Эта точка зрения как будто поддерживалась утверждением, что геном человека содержит около 100 тысяч генов, что в четыре раза превышает оценку числа генов в геномах беспозвоночных. Секвенирование генома человека уменьшило число его генов в несколько раз, но не ответило на вопрос о числе и возможностях дупликаций у его предков. В то время как одни авторы продолжают придерживаться гипотезы 2R (например, Spring 1997; Meyer, Schartl, 1999; Wang, Gu, 2000; Larhammar et al., 2002; Dehal, Boore, 2005), другие обнаруживают

только один раунд WGD (Guigo et al., 1996; Gu et al., 2002a; McLysaght et al., 2002), в то время как третьи отрицают возможность WGD и говорят лишь о дупликациях ограниченного числа сегментов (Friedman, Hughes, 2001, 2003).

4. Судьба дублицированных генов

По прошествии десятков миллионов лет после полиплоидизации геномов *A.thaliana* и *S.cerevisiae* лишь около 30 % и 10 % генов каждого генома сохранились в виде дублицированных копий (Seoighe, Wolfe, 1999; Wong et al., 2002; Blanc et al., 2003). Сохранение дублицированных копий в эволюции может обеспечиваться одним из трех процессов: 1) **неофункционализацией**, при которой один из паралогов приобретает новую функцию, в то время как другой сохраняет старую, «древнюю» функцию; 2) **субфункционализацией**, при которой оба паралога необходимы для выполнения функции, которую ранее обеспечивал предковый ген (Ohno, 1970) (термины предложены (Force et al., 1999)); 3) **консервацией**, при которой копии сохраняются в неизменном состоянии (Hahn, 2009). Характерно, что в (1) и (2) случаях возможно изменение регуляторных и/или структурных частей гена (рис. 2).

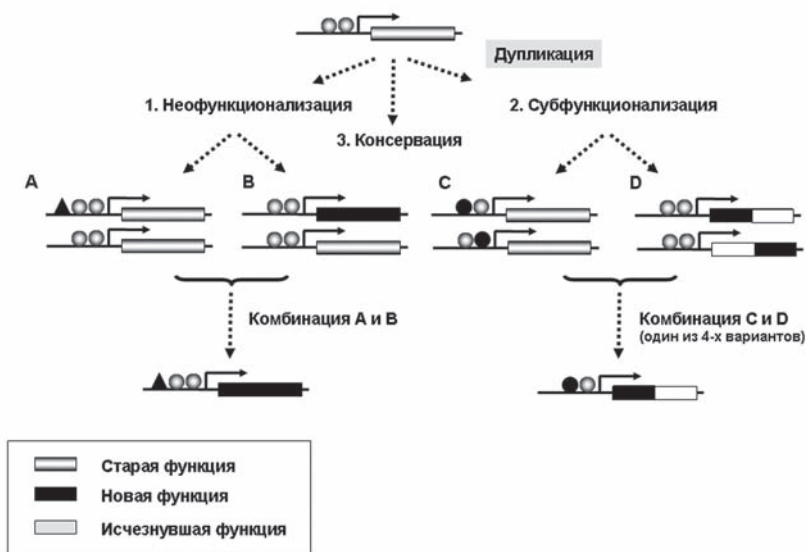


Рис. 2. Возможные последствия дупликации генов (модифицировано из (Hahn 2009)).

А и С — изменение регуляторных последовательностей;

В и D — изменение структурных. Т.к. вариант 3 (консервация) не приводит к изменению дублицированных копий, он на схеме не представлен

4.1. Сохранение, или консервация, дублицированных копий

Дублицированные гены сохраняются в тех случаях, когда для нормального развития организма необходимы многие копии генов с одинаковой функцией, что позволяет синтезировать большие количества специфических РНК или белков (Ohno,

1970). Показано, что увеличение копий таких генов коррелирует с увеличением сложности организма (Chen et al., 2007). Амплификация генов у микроорганизмов приводит к устойчивости к антибиотикам, ионам тяжелых металлов, увеличению вирулентности и другим адаптивным свойствам (Romero, Palacios, 1997; Reams, Needle, 2004; Andersson, Hughes, 2009). У растений амплификация генов обеспечивает устойчивость к гербицидам (Harms et al., 1992; Shyt et al., 1992). К наиболее известным примерам сохранения дублицированных копий генов у самых различных организмов относятся гены рРНК, тРНК, гистонов, многие из которых организованы в виде tandemных повторов (что позволяет сохранять гомогенность за счет неравно-го кроссинговера или конверсии (Hurles, 2004)).

Одним из наиболее интересных вопросов, связанным с сохранением дублицированных копий генов, является следующий: происходит ли потеря генов случайно или подвергается естественному отбору? Какие дубликаты теряются, а какие сохраняются после полиплоидизации? Около 13 % дрожжевых генов сохранились в виде дублицированных копий, причем большая их часть не нужна для обеспечения жизнеспособности (Gu et al., 2002b). Наиболее часто дублицированы гены, кодирующие такие белки, как циклины, компоненты пути сигнальной трансдукции, цитоплазматические (но не митохондриальные) рибосомные белки (табл. 2). Большинство из них характеризуется высоким уровнем экспрессии. Возможно, основным фактором отбора на сохранение генов в дублицированном состоянии был отбор на увеличение уровня их экспрессии (Seoighe, Wolfe, 1999).

Таблица 2

**Создание дополнительной копии гена приводит
к увеличению количества транскрипта²**

Белки	Количество белков	Процент дубликатов
Всего в геноме дрожжей	5792	12,9
Циклины	22	54,5
Фосфатазы	40	32,5
Белки теплового шока	32	31,3
Киназы	123	29,3
Метаболизм глюкозы	223	26,0
Метаболизм аминокислот	189	12,7
Факторы транскрипции	261	12,3
Рибосомные белки	165	50,3

Анализ наименее древней дубликации генома у арабидопсиса выявил преимущественное сохранение генов, участвующих в транскрипции и сигнальной трансдукции, в то время как другие классы, вовлеченные в репарацию ДНК или кодирование белков органелл, характеризуются более частой потерей (Blanc, Wolfe, 2004). Интересно, что гены, сохранившиеся в виде паралогов после дубликации, имеют высокую вероятность остаться дублицированными после следующего раунда дубликации (Seoighe, Gehring, 2004). Таким образом, потеря дубликатов не является случайным процессом.

² Источник: Seoighe, Wolfe, 1999.

4.2. Субфункционализация

Эта модель объясняет появление новых генов при дупликации мультифункциональных генов. Такие гены кодируют белки, уже выполняющие в клетке различные функции. Это явление было открыто у кристаллинов (табл. 3), которые используются в хрусталике глаза. Они составляют до 70 % содержимого клеток, но при этом остаются в растворимой форме, не образуя агрегатов (образование агрегатов приводит к катаракте). В подобных условиях большинство белков в течение нескольких секунд образовали бы нерастворимые агрегаты. Другой особенностью этих белков является рекордное время жизни (равное времени жизни индивидуума, т. е. например 80 лет), для большинства белков это время составляет минуты или часы. Существует стандартный набор кристаллинов (a, b, g) в глазах всех позвоночных и дополнительные видоспецифичные кристаллины, кодируемые генами, которые в других тканях кодируют ферменты (табл. 3). В большинстве случаев такая двойная жизнь обеспечивается не дупликациями, а «разделением функций», т. е. и фермент, и кристаллин кодируются одним геном, при этом белок начинает выполнять дополнительные функции без изменения своей аминокислотной последовательности. Этот феномен был назван «разделением функций» (gene sharing) (Piatigorsky et al., 1988; Piatigorsky 2003). Это означает, что ген приобретает вторую функцию без дупликации и без потери первичной функции. Тем не менее при этом может происходить изменение тканеспецифичности или регуляции в ходе развития.

Таблица 3

Выполнение различных функций одними и теми же белками (gene sharing)³

Кристаллин	Распространение	Функция
A	Все позвоночные	Кристаллин
b	Все позвоночные	Кристаллин
g	Все позвоночные	Кристаллин
δ	Птицы, рептилии	Аргинино-сукцинат лиаза
ε	Некоторые птицы, крокодилы	Лактат-дегидрогеназа В
ζ	Морская свинка, верблюд	НАДФН: хинон оксидоредуктаза
τ	Многие позвоночные	Энолаза

Приобретение новой функции без дупликации вначале было обнаружено у кристаллина ε птиц и крокодилов, который по своей аминокислотной последовательности идентичен лактат дегидрогеназе В (LHD) и обладает активностью, аналогичной LHD. Последующая работа показала, что оба белка кодируются одним и тем же геном. Аналогично, было показано, что кристаллин τ у миног, костистых рыб, рептилий и птиц идентичен и кодируется тем же самым геном, что α энолаза, гликолитический фермент, превращающий 2-фосфоглицерат в фосфоенолпируват (2 субъединицы). Кристаллин ζ идентичен НАДФН: хинон оксидоредуктазе, а кристаллин δ — аргинино-сукцинат лиаза (табл. 3). Таким образом кристаллины δ, ε, ζ и τ иллюстрируют примеры «разделения функций», когда ген приобрел дополнительные функции без дупликации.

³ Источник: Piatigorsky et al., 1988.

Гены, кодирующие мультифункциональные белки, характеризуются значительными ограничениями в возможности каких-либо адаптивных изменений, так как мутации, которые усовершенствуют одну функцию, могут нарушать другую. Возможным разрешением такого «адаптивного конфликта» стала бы дупликация.

Молекулярные механизмы, приводящие к субфункционализации, до недавнего времени не были детально исследованы. Подобный анализ стал возможен благодаря сравнительному анализу геномов близкородственных видов, в частности сравнение генов, участвующих в утилизации галактозы у *S. cerevisiae* и *K. lactis*, позволило проследить эволюцию пары дублированных генов у *S. cerevisiae* и показать их практически полную субфункционализацию (Hittinger, Carroll, 2007).

Дупликация всего генома *S. cerevisiae* привела к появлению двух идентичных копий гена *GAL1/3*, которые сохранялись с помощью процесса DDC (duplication-degeneration-complementation). У современных представителей *S. cerevisiae* ген *GAL1* кодирует фермент галактокиназу, а ген *GAL3* — регуляторный белок Gal3. Gal3 является ко-индуктором галактокиназы, так как он связывает репрессор (Gal80) фактора транскрипции Gal4, активирующего путь утилизации галактозы. Оба гена произошли из одного бифункционального гена, при этом Gal3 потерял ферментативную активность, а Gal1 — регуляторные свойства. Следует отметить, что изменилась и регуляция обоих генов (Рис. 3). В случае *GAL1* изменилось расположение сайтов присоединения димеров Gal4, приведя к их ориентации с одной стороны спирали, что приводит к кооперативному присоединению Gal4 и в то же время его более эффективной репрессией Gal80.

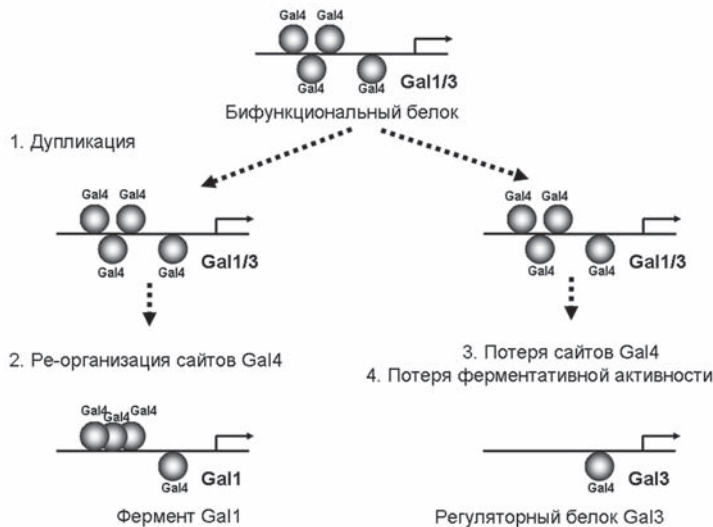


Рис. 3. Эволюция генов GAL после дупликации

(модифицировано из (Hittinger & Carroll, 2007)). Общий предок *K. lactis* и *S. cerevisiae* содержал ген *GAL1/3*. После дупликации у *S. cerevisiae* одна копия (*GAL1*) стала кодировать фермент галактокиназу, а вторая (*GAL3*) — регуляторный белок Gal3. Эта субфункционализация сопровождается реорганизацией регуляторных последовательностей, к которым присоединяется фактор транскрипции Gal4 (серый овал)

Совокупность этих событий привела к появлению строго контролируемого и высоко индуцибельного гена *GAL1*. Белок репрессирован в отсутствии галактозы, в ее присутствии уровень синтеза увеличивается в 1000 раз, в отличие от гена. *GAL3* с максимальным уровнем индукции в 3–5 раз. У *K. lactis* обе функции выполняет белок, кодируемый одним геном. При этом сверхэкспрессия модуля, соответствующего *GAL1*, увеличивает приспособленность, а модуля, соответствующего *GAL3*, — уменьшает. Это приводит к конфликту, которого нет у дрожжей-сахаромицетов. Таким образом адаптивная эволюция привела к оптимальной регуляции гена, кодирующего первый фермент пути утилизации галактозы, при этом сделав ее независимой от коиндуктора этого пути — Gal3.



Рис. 4. Схема, иллюстрирующая согласованную дивергенцию. Стрелки показывают, что продукты неродственных генов 1 и 2 взаимодействуют. Паралоги А и В отличаются или тем, что экспрессируются в разных тканях, или уровнем экспрессии. Модифицировано из (Blanc & Wolfe, 2004)

Дивергенция в экспрессии дублицированных генов в течение длительного времени привлекала интерес ученых, так как ее рассматривали как важный этап в возникновении нового гена при дупликации (Ohno, 1970; Ferris, Whitt, 1979). Таким образом, в ряде случаев кодирующие последовательности дубликатов могут оставаться идентичными, сочетаясь с изменениями в регуляторных последовательностях. Обнаружено, что некоторые пары дублицированных генов могут дивергировать согласованно, образуя две группы, отличающиеся экспрессией или в разных тканях, или при разных условиях (Blanc, Wolfe, 2004) (рис. 4). Этот процесс, объясняющий дивергенцию метаболических путей, авторы назвали «согласованной дивергенцией».

4.3. Неофункционализация

Для того чтобы дублицированные копии генов стабильно поддерживались в геноме, необходима их функциональная дивергенция. С точки зрения С. Оно (1970), возможность этого события достигается за счет того, что одна копия гена сохраняет старую функцию, в то время как другая приобретает новую. При этом неизбежной промежуточной стадией в этом процессе должно быть возникновение псевдогена, так как большинство мутаций будут нарушать или инактивировать ген, а не приводить к возникновению новой функции. Поскольку это событие считается крайне маловероятным, то была предложена расширенная гипотеза неофункционализации (NF), включающая следующие варианты: 1) ген, приобретающий новые функции, сохраняет и все старые (NF-I); 2) новый ген полностью теряет все старые функции (NF-II); 3) новый ген сохраняет часть старых функций (NF-III) (He, Zhang, 2005).

При этом модель С. Оно соответствует варианту 2. В последние годы описано достаточно примеров неофункционализации (Hahn 2009), хотя в ряде случаев ее достаточно трудно отличить от субфункционализации, что привело к созданию модели «субнеофункционализации» (He, Zhang, 2005).

4.4. Блочные перестройки генов как вариант неофункционализации

Одним из вариантов неофункционализации является образование «химерных», или слитных, генов (Long, 2000). В обобщенном виде этот процесс известен под названием блочных перестроек генов. Это явление становится возможным вследствие дубликации всего гена или его части, так как лишь в этом случае оно не приведет к нарушению функции исходного гена. После дубликации ген может захватывать экзон(ы) из неродственного соседнего гена. Другим вариантом является присоединение фланкирующей некодирующей ДНК в качестве дополнительной открытой рамки считывания. Модель, известная под названием «перетасовка экзонов» (exon shuffling) (Gilbert, 1978), предполагает, что рекомбинация в интронах могла бы обеспечить механизм для обмена последовательностями экзонов между генами. Однако только в том случае, когда в событие вовлечен структурный или функциональный домен, оно станет эволюционно значимым. Более того, тасовка доменов может происходить и без участия интронов (Doolittle, 1995). Таким образом, более правильно говорить о тасовке доменов, а не экзонов. В прокариотических генах не найдено интронов, но у них описано много случаев тасовки доменов. Тем не менее существование интронов значительно облегчило тасовку доменов, особенно у позвоночных. За 30 лет, прошедших с момента открытия интронов, обнаружено много примеров тасовки экзонов у самых различных организмов (позвоночных, беспозвоночных, растений). Но лишь недавно было показано, что в основе этого явления лежат механизмы незаконной рекомбинации и ретротранспозиции (Long et al., 2003; van Rijk, Bloemendal, 2003).

Данных, полученных к настоящему времени, явно недостаточно для того, чтобы решить, какой из способов (неофункционализация, субфункционализация или консервация генов) используется более часто в эволюции. Возможно, что «выбор» способа зависит от механизма, приведшего к возникновению дублированной копии. Очевидно, что дубликация за счет полиплоидизации должна приводить к другим последствиям, чем дубликация за счет ретропозиции, так как в последнем случае ген попадает в новое хромосомное окружение, что должно способствовать его неофункционализации (Hahn, 2009).

5. Рождение и смерть генов

Все гены, которые принадлежат к определенной группе повторяющихся последовательностей в геноме, образуют семейство генов, или мультигенное семейство. Обычно члены семейства тесно сцеплены друг с другом, хотя в некоторых случаях некоторые члены могут локализоваться на других хромосомах.

Когда дублированные гены становятся слишком отличными друг от друга как по своим функциям, так и по последовательности, то их становится трудно и неудобно относить к одному и тому же семейству. Поэтому М. Дайхофф (Dayhoff, 1976) предложила термин «надсемейство» (superfamily) для того, чтобы отделить близкородственные белки от отдаленно родственных.

Группируя белки по их функциональной роли в метаболизме и другим проявлениям, М. Дайхофф предложила ввести несколько таксономических категорий по степени различия аминокислотных последовательностей: надсемейство (<85–90 % различий), семейство (<50 %), подсемейство (<20 %). В 1984 г. изученные белки подразделялись на 181 надсемейство, 314 семейств и 537 подсемейств, включающие около 4000 белков.

При отнесении белка к определенному семейству также учитываются функциональное сходство белков и тканеспецифичность. Например, α -глобины человека и карпа идентичны только на 46 %, т. е. их невозможно было бы отнести к одному семейству только на основе сравнения последовательностей.

После дупликации гена каждый дублицированный локус необязательно эволюционирует независимо. Напротив, дубликаты, по-видимому, иногда обмениваются последовательностями с помощью некоторого механизма, который поддерживает тесную гомологию последовательностей этих двух локусов. Этот процесс был назван согласованной эволюцией.

В настоящее время выделяют три типа эволюции семейств генов. Два самых простых типа — дивергенция и согласованная эволюция. При третьем способе эволюции семейств генов комбинируются первые два способа. Если дупликации генов семейства происходят часто, то это дает начало новым генам. Они будут похожи друг на друга, как при согласованной эволюции. Число генов растет незначительно, так как часть из них элиминируется: они становятся псевдогенами и умирают. В результате этот тип эволюции выглядит как смесь дивергентной и согласованной эволюции и называется «рождение и смерть генов» (Niimura, Nei, 2006). Рождение и смерть генов может быть случайным или быть под контролем отбора. Й. Ниимура и М. Ней проследили судьбу дублицированных генов на примере генов, кодирующих рецепторы обоняния у различных организмов. Геном человека содержит 388 различных генов OR (olfactory receptor), а также 414 псевдогенов. Присутствие в псевдогене единичных мутаций свидетельствует о его недавнем возникновении; напротив, накопление множественных мутаций, включая протяженные инсерции и делеции, говорит о потере функциональности миллионы лет назад. Ни один из OR генов не содержит интронов, это является достоинством данной модели, так как в этом случае достаточно легко узнать гены и псевдогены, анализируя геном. Гены и псевдогены человека кластеризованы. Некоторые кластеры содержат десятки генов, в то время как другие — всего несколько генов. Все хромосомы человека (кроме 20 и Y) содержат 95 различных кластеров.

Филогенетическое дерево 388 функциональных генов OR выявляет два основных класса. Все 57 генов I класса кластеризованы на хромосоме 11. Гены II класса могут быть подразделены на несколько подгрупп, обозначенных от A до S. Примечательно то, что гены, принадлежащие к одному классу, имеют тенденцию располагаться рядом. Соседние, тесно родственные гены, которые транскрибируются в одном направлении, скорее всего, возникли в результате дупликации.

Геном мыши содержит 1037 функциональных генов и 354 псевдогена в 69 кластерах. Как и ожидалось, у мыши больше генов обонятельных рецепторов, чем у человека. Большинство этих кластеров картируется аналогично родственным кластерам генома человека. Как эволюционируют гены этого большого семейства? Ясно, что общий предшественник мыши и человека должен был иметь много генов OR. Похоже, что число генов значительно менялось в одной или в обеих линиях. Почему

и как некоторые гены были инактивированы? Происходит ли эволюция семейств генов благодаря естественному отбору или чему-то еще?

Ниимура и Ней смогли ответить на некоторые из этих вопросов благодаря секвенированию геномов человека и мыши. Сравнение последовательностей всех OR генов и псевдогенов позволило определить, что наиболее близкий предок (MCRA, Most Recent Common Ancestor) мыши и человека обладал 754 генами. Из них 691 до сих пор работают у мыши, но только 326 — у человека. Это исследование было расширено за счет анализа геномов других организмов. Предшественник бесчелюстных и челюстных рыб имел два гена. Каждый из этих генов дал начало двум подсемействам у рыб, так, что MCRA рыб и тетрапод имел шесть генов первого класса и три гена второго класса. В ходе эволюции в линиях, ведущих к современным рыбам, амфибиям, птицам и млекопитающим, происходило увеличение или уменьшение числа генов в каждом подсемействе. Это и есть эволюция, названная «рождением и смертью генов» (Niimura, Nei, 2006).

6. Заключение

Существуют многочисленные гипотезы о количестве различных белков на начальных этапах эволюции. Одни авторы считают, что на ранних стадиях жизни было немного небольших белков, многие современные белки произошли из них за счет дупликаций и модификаций (Doolittle, 1995). Другие предполагают, что существовало большое число полипептидов, и все современные белки произошли в результате тасовки этих первичных структурных единиц (Dorit, Gilbert, 1991). Возможен и промежуточный сценарий, согласно которому дупликация генов с последующей дивергенцией и пересортировкой экзонов привела к современному разнообразию белков (Aravind, Subramanian, 1999). Согласно точке зрения Ф. Жакоба (Jacob, 1977) (“evolution as tinkering”) эволюция не работает, как хороший инженер, который мечтает сделать работу наилучшим образом, согласно детальному плану и используя специальные материалы. Напротив, она использует любой материал, попадающий в руки, и создает нечто, выполняющее новые функции, но первоначально совсем не наилучшим способом. Вслед за этим наступает этап подгонки. В случае справедливости этого предположения вновь возникшие гены должны быстро изменяться. Таким образом, дупликация генов является основным источником новых генов (Ohno, 1970) и в связи с этим — центральной силой, управляющей эволюцией генома (Wolfe, Li, 2003).

Работа поддержана грантами РФФИ (07-04-00605) и программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем».

Литература

- Adams K. L., Wendel J. F. Polyploidy and genome evolution in plants // *Current Opinion in Plant Biology*. 2005. Vol. 8. P. 135–141.
- Andersson D.I., Hughes D. Gene Amplification and Adaptive Evolution in Bacteria // *Annual Review of Genetics*. 2009. P. 43 167–43 195.

- Aravind L., Subramanian G. Origin of multicellular eukaryotes — insights from proteome comparisons // *Current Opinion in Genetics & Development*. 1999. Vol. 9. P. 688–694.
- Aury J. M., Jaillon O., Duret L. et al. Global trends of whole-genome duplications revealed by the ciliate *Paramecium tetraurelia* // *Nature*. 2006. Vol. 444. P. 171–178.
- Blanc G., Hokamp K., Wolfe K. H. A recent polyploidy superimposed on older large-scale duplications in the *Arabidopsis* genome // *Genome Research*. 2003. Vol. 13. P. 137–144.
- Blanc G., Wolfe K. H. Widespread paleopolyploidy in model plant species inferred from age distributions of duplicate genes // *The Plant Cell*. 2004. Vol. 16. P. 1667–1678.
- Blomme T., Vandepoele K., De Bodt S. et al. The gain and loss of genes during 600 million years of vertebrate evolution // *Genome Biology*. 2006. Vol. 7. R43.
- Brunet F. G., Crollius H. R., Paris M. et al. Gene loss and evolutionary rates following whole-genome duplication in teleost fishes // *Molecular Biology and Evolution*. 2006. Vol. 23. P. 1808–1816.
- Byrne K. P., Wolfe K. H. The Yeast Gene Order Browser: combining curated homology and syntenic context reveals gene fate in polyploid species // *Genome Research*. 2005. Vol. 15. P. 1456–1461.
- Cannon S. B., Sterck L., Rombauts S. et al. Legume genome evolution viewed through the *Medicago truncatula* and *Lotus japonicus* genomes // *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA* 2006. Vol. 103. P. 14 959–14 964.
- Chapman B. A., Bowers J. E., Feltus F. A., Paterson A. H. Buffering of crucial functions by paleologous duplicated genes may contribute cyclicality to angiosperm genome duplication // *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA*. 2006. Vol. 103. P. 2730–2735.
- Chen C. C., Li W. H. and Sung H. M. Patterns of internal gene duplication in the course of metazoan evolution // *Gene*. 2007. Vol. 396. P. 59–65.
- Comai L., Tyagi A. P., Winter K. et al. Phenotypic instability and rapid gene silencing in newly formed *Arabidopsis* allotetraploids // *The Plant Cell*. 2000. Vol. 12. P. 1551–1568.
- Conant G. C., Wagner A. The rarity of gene shuffling in conserved genes // *Genome Biology*. 2005. Vol. 6. R50.
- Cui L., Wall P. K., Leebens-Mack J. H. et al. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants // *Genome Research*. 2006. Vol. 16. P. 738–749.
- Davis J. C., Petrov D. A. Do disparate mechanisms of duplication add similar genes to the genome? // *Trends in Genetics*. 2005. Vol. 21. P. 548–551.
- Dayhoff M. O. The origin and evolution of protein superfamilies // *Federation Proceedings*. 1976. Vol. 35. P. 2132–2138.
- Dehal P., Boore J. L. Two rounds of whole genome duplication in the ancestral vertebrate // *PLoS. Biology*. 2005. Vol. 3, e314.
- Dietrich F. S., Voegeli S., Brachat S. et al. The *Ashbya gossypii* genome as a tool for mapping the ancient *Saccharomyces cerevisiae* genome // *Science*. 2004. Vol. 304. P. 304–307.
- Doolittle R. F. The multiplicity of domains in proteins // *Annual Review of Biochemistry*. 1995. Vol. 64. P. 287–314.
- Dorit R. L., Gilbert W. The limited universe of exons // *Current Opinion in Genetics & Development*. 1991. Vol. 1. P. 464–469.
- Durand D., Hoberman R. Diagnosing duplications — can it be done? // *Trends in Genetics*. 2006. Vol. 22. P. 156–164.
- Ferris S. D., Whitt G. S. Evolution of the differential regulation of duplicate genes after polyploidization // *Journal of Molecular Evolution*. 1979. Vol. 12. P. 267–317.
- Force A., Lynch M., Pickett F. B. et al. Preservation of duplicate genes by complementary, degenerative mutations // *Genetics*. 1999. Vol. 151. P. 1531–1545.
- Friedman R., Hughes A. L. Pattern and timing of gene duplication in animal genomes // *Genome Research*. 2001. Vol. 11. P. 1842–1847.
- Friedman R., Hughes A. L. The temporal distribution of gene duplication events in a set of highly conserved human gene families // *Molecular Biology and Evolution*. 2003. Vol. 20. P. 154–161.

- Gilbert W. Why genes in pieces? // *Nature* 1978. Vol. 271. P. 501.
- Gu X., Wang Y. and Gu J. Age distribution of human gene families shows significant roles of both large- and small-scale duplications in vertebrate evolution // *Nature Genetics*. 2002a. Vol. 31. P. 205–209.
- Gu Z., Cavalcanti A., Chen F. C. et al. Extent of gene duplication in the genomes of *Drosophila*, nematode and yeast // *Molecular Biology and Evolution*. 2002b. Vol. 19. P. 256–262.
- Guigo R., Muchnik I., Smith T. F. Reconstruction of ancient molecular phylogeny // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 1996. Vol. 6. P. 189–213.
- Hahn M.W. Distinguishing among evolutionary models for the maintenance of gene duplicates // *Journal of Heredity*. 2009. Vol. 100. P. 605–617.
- Haldane J. The causes of evolution. N. Y. : Longmans, Green, 1932. VII, 234 p.
- Harms C. T., Armour S. L., DiMaio J. J. et al. Herbicide resistance due to amplification of a mutant acetohydroxyacid synthase gene // *Molecular and General Genetics*. 1992. Vol. 233. P. 427–435.
- He X., Zhang J. Rapid subfunctionalization accompanied by prolonged and substantial neofunctionalization in duplicate gene evolution // *Genetics*. 2005. Vol. 169. P. 1157–1164.
- Hittinger C. T., Carroll S. B. Gene duplication and the adaptive evolution of a classic genetic switch // *Nature*. 2007. Vol. 449. P. 677–681.
- Hurles M. Gene duplication: the genomic trade in spare parts // *PLoS Biology*. 2004. Vol. 2. E206.
- Jacob F. Evolution and tinkering // *Science*. 1977. Vol. 196. P. 1161–1166.
- Jaillon O., Aury J. M., Noel B. et al. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla // *Nature*. 2007. Vol. 449. P. 463–467.
- Kashkush K., Feldman M., Levy A. A. Gene loss, silencing and activation in a newly synthesized wheat allotetraploid // *Genetics*. 2002. Vol. 160. P. 1651–1659.
- Kellis M., Birren B. W., Lander E. S. Proof and evolutionary analysis of ancient genome duplication in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* // *Nature*. 2004. Vol. 428. P. 617–624.
- Larhammar D., Lundin L. G., Hallbook F. The human Hox-bearing chromosome regions did arise by block or chromosome or even genome duplications // *Genome Research*. 2002. Vol. 12. P. 1910–1920.
- Lavorgna G., Patthy L., Boncinelli E. Were protein internal repeats formed by “bricolage”? // *Trends in Genetics*. 2001. Vol. 17. P. 120–123.
- Lee H. S., Chen Z. J. Protein-coding genes are epigenetically regulated in *Arabidopsis polyploids* // *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*. 2001. Vol. 98. P. 6753–6758.
- Lewis E. B. Pseudoallelism and gene evolution // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1951. Vol. 16. P. 159–174.
- Li W. H. Molecular evolution. Sunderland (Mass.) : Sinauer Associates, 1997. 477 p.
- Long M. A new function evolved from gene fusion // *Genome Research*. 2000. Vol. 10. P. 1655–1657.
- Long M., Betran E., Thornton K., Wang W. The origin of new genes: glimpses from the young and old // *Nature Review Genetics*. 2003. Vol. 4. P. 865–875.
- Lynch M., Conery J. S. The evolutionary fate and consequences of duplicate genes // *Science*. 2000. Vol. 290. P. 1151–1155.
- Lynch M., O'Hely M., Walsh B., Force A. The probability of preservation of a newly arisen gene duplicate // *Genetics*. 2001. Vol. 159. P. 1789–1804.
- Marcotte E. M., Pellegrini M., Yeates T. O., Eisenberg D. A census of protein repeats // *Journal of Molecular Biology*. 1999. Vol. 293. P. 151–160.
- McLysaght A., Hokamp K., Wolfe K. H. Extensive genomic duplication during early chordate evolution // *Nature Genetics*. 2002. Vol. 31. P. 200–204.
- Meyer A., Schartl M. Gene and genome duplications in vertebrates: the one-to-four-to-eight in fish rule and the evolution of novel gene functions // *Current Opinion in Cell Biology*. 1999. Vol. 11. P. 699–704.
- Muller H.J. Bar duplication // *Science*. 1936. Vol. 83. P. 528–530.

- Niimura Y., Nei M. Evolutionary dynamics of olfactory and other chemosensory receptor genes in vertebrates // Journal of Human Genetics. 2006. Vol. 51. P. 505–517.
- Ohno S. Evolution by Gene Duplication. N. Y. : Springer Verlag, 1970. 160 p.
- Otto S. P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // Annual Review of Genetics. 2000. Vol. 34. P. 401–437.
- Piatigorsky J., O'Brien W. E., Norman B. L. et al. Gene sharing by delta-crystallin and argininosuccinate lyase // Proceeding of the National Academy of Sciences of USA. 1988. Vol. 85. P. 3479–3483.
- Piatigorsky J. Crystallin genes: specialization by changes in gene regulation may precede gene duplication // Journal of Structural and Functional Genomics. 2003. Vol. 3. P. 131–137.
- Piskur J. Origin of the duplicated regions in the yeast genomes // Trends in Genetics. 2001. Vol. 17. P. 302–303.
- Reams A. B., Neidle E. L. Selection for gene clustering by tandem duplication // Annual Review of Microbiology. 2004. Vol. 58. P. 119–142.
- Rijk A. van, Bloemendal H. Molecular mechanisms of exon shuffling: illegitimate recombination // Genetica. 2003. Vol. 118. P. 245–249.
- Rodin S. N., Riggs A. D. Epigenetic silencing may aid evolution by gene duplication // Journal of Molecular Evolution. 2003. Vol. 56. P. 718–729.
- Romero D., Palacios R. Gene amplification and genomic plasticity in prokaryotes // Annual Review of Genetics. 1997. Vol. 31. P. 91–111.
- Scannell D. R., Byrne K. P., Gordon J. L. et al. Multiple rounds of speciation associated with reciprocal gene loss in polyploid yeasts // Nature. 2006. Vol. 440. P. 341–345.
- Scannell D. R., Butler G., Wolfe K. H. Yeast genome evolution — the origin of the species // Yeast. 2007. Vol. 24. P. 929–942.
- Seoighe C., Wolfe K. H. Yeast genome evolution in the post-genome era // Current Opinion in Microbiology. 1999. Vol. 2. P. 548–554.
- Seoighe C., Gehring C. Genome duplication led to highly selective expansion of the Arabidopsis thaliana proteome // Trends in Genetics. 2004. Vol. 20. P. 461–464.
- Shyr Y. Y., Hepburn A. G., Widholm J. M. Glyphosate selected amplification of the 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase gene in cultured carrot cells // Molecular and General Genetics. 1992. Vol. 232. P. 377–382.
- Simillion C., Vandepoele K., Montagu M. C. van et al. The hidden duplication past of Arabidopsis thaliana // Proceeding of the National Academy of Sciences USA. 2002. Vol. 99. P. 13 627–13 632.
- Spring J. Vertebrate evolution by interspecific hybridization — are we polyploid? // FEBS Letters. 1997. Vol. 400. P. 2–8.
- Sturtevant A.H. The Effects of Unequal Crossing over at the Bar Locus in Drosophila // Genetics. 1925. Vol. 10. P. 117–147.
- Taylor J. S., Raes J. Duplication and divergence: the evolution of new genes and old ideas // Annual Review of Genetics. 2004. Vol. 38. P. 615–643.
- Tuskan G. A., Difazio S., Jansson S. et al. The genome of black cottonwood, Populus trichocarpa (Torr. & Gray) // Science. 2006. Vol. 313. P. 1596–1604.
- Vision T.J., Brown D. G., Tanksley S. D. The origins of genomic duplications in Arabidopsis // Science. 2000. Vol. 290. P. 2114–2117.
- Wang Y., Gu X. Evolutionary patterns of gene families generated in the early stage of vertebrates // Journal of Molecular Evolution. 2000. Vol. 51. P. 88–96.
- Wolfe K. Robustness — It's not where you think it is // Nature Genetics. 2000. Vol. 25. P. 3–4.
- Wolfe K. H., Li W. H. Molecular evolution meets the genomics revolution // Nature Genetics. 2003. Vol. 33 Suppl. P. 255–265.
- Wong S., Butler G., Wolfe K. H. Gene order evolution and paleopolyploidy in hemiascomycete yeasts // Proceeding of the National Academy of Sciences of USA. 2002. Vol. 99. P. 9272–9277.

The Origin of Novel Proteins by Gene Duplication

G. A. Zhouravleva

Department of Genetics and Breeding St. Petersburg State University
St. Petersburg, Russia: zhouravleva@rambler.ru

Duplications of genes play a dominating role in creation of new genes. It is wide accepted, that whole genome duplication (instead of its separate parts) is more important for evolution. In the latter case an occurrence of regulator disbalance because of partial duplication of genome regulatory elements is possible. It is known, that genome polyploidization occurred during evolutionary history of all of four eukariotic kingdoms: plants, animal, fungus and protista. Preservation of duplicated copies in evolution can be provided by one of three processes: 1) neofunctionalization; 2) subfunctionalization; 3) conservation. Neofunctionalization also includes a formation of “chimeric” or fused genes. This process is known as a block-modular gene reorganizations. This phenomenon becomes possible owing to duplication of all gene or its part since only in this case it will not lead to perturbation of function of an initial gene. Now assign three types of gene families’ evolution. Among them are two most simple types — divergence and the coordinated evolution. At the third process named “the birth and death of genes” are combined first two ways.

Keywords: duplication, divergence, evolution, polyploidization, neofunctionalization, subfunctionalization.

ПРИНЦИП ФАКУЛЬТАТИВНОСТИ, ОБОБЩЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ ГЕНОМА И НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

М. Д. Голубовский

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН
Санкт-Петербург, Россия;

Университет Калифорния, Беркли, Калифорния, США: mdgolub@gmail.com

Факультативность в структуре и функции генома есть одно из выражений универсального принципа в организации и эволюции живых систем всех уровней — «единство целого при свободе частей». На уровне генома факультативность структуры состоит в подразделении ДНК и РНК элементов ядра и цитоплазмы на две подсистемы: а) облигатные компоненты (гены, их семейства и комплексы) и б) множество факультативных компонентов (начиная с разного типа повторов ДНК, мобильных элементов, ампликонов, плазмид, встроенных вирусов и цитобионтов). Их количество и внутриклеточная топография варьирует в разных клетках, тканях, организмах одного вида. Функциональная факультативность основана на вариативности трех матричных процессов — репликации, транскрипции и трансляции — и трех основных генетических процессов — репарации, рекомбинации и сегрегации. Эти две триады процессов универсальны и свойственны прокариотам и эукариотам.

Обобщенная концепция генома включает описание генома как ансамбля облигатных и факультативных элементов, анализ факультативности в функции матричных и генетических процессов и учет всего разнообразия форм структурно-динамических наследуемых изменений. Помимо мутаций следует выделять вариации (разного рода изменения ФК) и эпигенетические альтерации, или эпимутации. Между ОК и ФК подсистемами генома постоянно происходит миграция генетических элементов: ампликоны и их воплощения. Процесс возникновения *de novo* наследственных изменений в природе двухэтапен: сначала при действии средовых факторов обычно происходят вариации в подсистеме ФК и эпимутации, а затем и структурные изменения ОК, или мутации. Вариации и эпигенетические альтерации, в отличие от мутаций, могут происходить с большой частотой и возникать массово и упорядоченно.

Ключевые слова: геном, изменчивость, мутации, вариации, эпигенетика, эволюция.

Данные по расшифровке молекулярной структуры геномов множества видов и путях их функционирования в ходе онтогенеза и эволюции вновь возвращают нас к ситуации «парламента идей» о формах и закономерностях организации наследственной системы и ее изменчивости. Такой парламент идей существовал в первые два десятилетия становления генетики и был с позиции истории науки концептуально проанализирован А. А. Любищевым (Любищев, 1925; Голубовский, 2004). Справедливо отмечено, что в настоящее время в ходу «противоречивая классификация» форм изменчивости, а основные понятия (ген, мутация или эпигенетическая изменчивость) «объединяют разнородные явления» (Инге-Вечтомов, 2009). Необходим критический анализ семантики и эволюции основных понятий, как это сделано международным коллективом авторов в случае концепции гена (The concept... 2000).

Остановимся в контексте настоящей статьи на эволюции ключевого понятия «геном». Впервые его в 1920 г. ввел цитолог Г. Винклер (Hans Winkler) для обозначения совокупности наследственных факторов в гаплоидном наборе хромосоме.

В этом смысле пользуются термином «геномный анализ» у растений или термином «размер генома» — количество ДНК гаплоидного набора хромосом. Затем к геному стали относить и обнаруженные у бактерий разного рода факультативные элементы типа плазмид и транспозонов. Семантика термина постепенно расширялась. Теперь бытуют два его смысла: первоначальный, более узкий, и обобщенный — для обозначения всей наследственной конституции клетки, включая структурные и динамические аспекты. В известной молекулярной сводке Р. Б. Хесина «Непостоянство генома» под геномом понимается вся наследственная субстанция клетки, куда входят состав и структура самых разных элементов ядра и цитоплазмы, а также система устойчивых динамических связи между ними, от которых зависят многие признаки организма (Хесин, 1984).

Термин «геном» в широком смысле, а также введенный впервые в 1909 г. В. Иогансеном термин «генотип» семантически стали близки. Они соответствуют всей наследственной конституции зиготы (клетки, организма), а не только набору генов хромосом. Весьма современно звучит предостережение В. Иогансена, что «живой организм надо понимать как целую систему не только во взрослом состоянии, но и в течение всего его развития... Было бы неправильным предполагать бесконечную расчленяемость фенотипа живого организма на отдельные элементы, отдельные явления, т. е. на простые фены» (Иогансен, 1933, с. 124). Многообразие самовоспроизводящихся элементов ядра и цитоплазмы приходится анализировать с позиций «внутриклеточной популяционной генетики» (Хесин, 1984). Такой подход естественным образом ведет к признанию разного рода неканонических или немэнделевских форм наследственной изменчивости.

В начале 1980-х гг. Хесин особо выделил и рассмотрел три формы неканонической наследственной изменчивости: неслучайные упорядоченные изменения в локусах и участках хромосом, состоящих из повторов ДНК, изменения и наследование свойств цитоплазмы и эпигенетическое наследование локальных и общих изменений упаковки хроматина. Затем добавилась изменчивость, связанная с разными мобильными элементами, анализ поведения которых привел к проблеме непостоянства геномов (Хесин, 1984).

Неожиданно в конце XX в. вопрос о том, каковы границы и спектр наследственной изменчивости, вышел за рамки чисто академических дискуссий. Сначала в Англии, а потом и в Германии пришлось забивать скот из-за нейродегенеративной аномалии, способной передаваться людям с мясом больных животных. Инфекционным агентом оказались не ДНК или РНК, а белки, названные прионами (prions — protein infectious particles — белковые инфекционные частицы). Впервые с их необычным проявлением исследователи столкнулись еще в 1960-е гг. Но тогда этот феномен пытались истолковать в рамках классических представлений, полагая, что это «медленные вирусные инфекции» животных или особый тип супрессорных мутаций у дрожжей. Теперь выясняется, что «феномен прионов не является экзотикой, характерной для млекопитающих, а скорее — частным случаем общебиологического механизма» динамического наследования (Инге-Вечтомов, 2000). Вероятно, центральную догму молекулярной генетики придется дополнить с учетом возможности внутри- и межвидовой передачи по типу инфекций.

Цель данной статьи — показать, что разные формы немэнделевского наследования не исключение, а следствие более общих представлений об организации генома (Голубовский, 2000).

2. Принцип факультативности и обобщенная концепция генома

Факультативность в структуре и функции генома есть одно из выражений универсального принципа в организации и эволюции живых систем всех уровней: *«единство целого при свободе частей»*. В наследственной системе (геноме) существуют разные структурные и динамические *способы кодирования, хранения и передачи* наследственной информации. Последние составляют базу динамической наследственности (основы теории — работы Чураева, 2005). **Обобщенная концепция генома** включает: а) описание генома как ансамбля облигатных и факультативных элементов; б) анализ факультативности в функции матричных и генетических процессов и в) учет всего разнообразия форм структурно-динамических наследуемых изменений (Голубовский, 2000).

2.1. Структурная факультативность

Факультативность структуры проявляется уже в вырожденности генетического кода. На уровне генома факультативность структуры состоит в подразделении ДНК и РНК элементов ядра и цитоплазмы на две подсистемы: а) облигатные компоненты — ОК (гены, их семейства и комплексы) и б) множество факультативных компонентов — ФК (начиная с разного типа повторов ДНК, мобильных элементов, ампликонов, плазмид, встроенных вирусов и цитобионтов).

Их количество и внутриклеточная топография варьирует в разных клетках, тканях, организмах одного вида. Такое подразделение на две подсистемы предложено мной в 1985 г., дабы совместить данные классической и «подвижной» генетики (Голубовский, 2000). Из этой естественной классификации вытекают важные следствия, позволяющие осмыслить или сформулировать многие необычные факты из области наследственной изменчивости. Назовем некоторые из них (подр. см.: Голубовский, 2000):

1. Универсальность факультативности. Нет видовых геномов, которые состоят лишь из облигатных элементов, как нет живых организмов, состоящих лишь из одного скелетного остова.

2. Генетическая неидентичность дочерних клеток. В силу случайности они различаются по числу и составу цитоплазматических факультативных элементов. Соотношение фракций облигатных и факультативных элементов ДНК — относительно устойчивый видовой признак. Имея сходное число генных локусов, близкие виды могут отличаться по количеству ДНК в 2–5 и более раз, наращивая блоки повторов и меняя их геномную топографию. Между облигатной и факультативной частями генома непрерывно наблюдаются разные переходы. Самые очевидные примеры — мутации генов за счет внедрения (инсерций) мобильных элементов или умножение числа (амплификация) сегментов хромосом и переход их в разные внутри- и внехромосомные состояния.

3. Характерный тип наследственной изменчивости для каждой из двух подсистем генома. Моргановские мутации легко соотносятся с облигатным компонентом. Разнообразные наследственные изменения в числе и топографии факультативных элементов я предложил называть «вариациями» (как в музыке — вариации на заданную тему). Мутации, согласно классическим представлениям, происходят, как правило, случайно, с низкой частотой у отдельных особей. Характер вариаций совсем иной — здесь возможны массовые, упорядоченные изменения под действием самых разных, в том числе слабых немутагенных факторов (температуры, пищевого режима и т. д.).

4. Двухэтапный характер большинства природных наследственных изменений. Сначала активизируются факультативные элементы как наиболее чувствительные к изменениям среды. Затем начинают опосредованно поражаться и генные локусы. К такому выводу мы пришли в ходе многолетних наблюдений за вспышками мутаций в природе. Большинство их оказалось нестабильными и были вызваны инсерциями мобильных элементов, которые таинственным образом время от времени активируются в природе. У дрозофилы около 70 % мутаций, возникших в природе или лаборатории спонтанно, связано с перемещениями мобильных элементов. Б. Мак-Клинтон впервые сделала заключение, что активация факультативных элементов и последующая структурная реорганизация генома могут быть следствием адаптивного ответа клетки на стресс (McClintock, 1984). Наследственная система, активируя факультативные элементы, осуществляет генетический поиск, переходя к новому адаптивному уровню функционирования. Так, многолетние исследования Л. З. Кайданова показали, что после длительного инбридинга в линиях дрозофил регулярно за одно-два поколения происходят множественные кооперативные перемещения подвижных генов и сайт-специфичные перестройки хромосом; при этом одновременно резко повышается выживаемость.

Обобщенное представление о геноме как ансамбле облигатных и факультативных элементов расширяет и понятие «горизонтальный перенос», включающий не только интеграцию чужеродных генов в хромосомы ядра. О горизонтальном переносе можно говорить уже и в случаях создания устойчивой ассоциации двух генетических систем, в которой появляются новые признаки и свойства.

2.2. Функциональная факультативность генома

Функциональная факультативность основана на **вариативности** трех *матричных* процессов — *репликации, транскрипции и трансляции* — и трех основных *генетических* процессов — *репарации, рекомбинации и сегрегации*. Эти две триады универсальны, свойственны и прокариотам, и эукариотам, и каждая из них осуществляется с помощью определенной системы ферментов (с возможными видоспецифичными модификациями).

Для матричных процессов отмечены следующие три общих свойства: 1) они осуществляются в три этапа — инициация, воспроизведение матрицы и терминация; 2) в случае ошибок при построении матрицы происходит коррекция; 3) поливариантность элементов матрицы (или их факультативность) (Инге-Вечтомов, 2009).

Очевидно, что эти три свойства характерны и для выделенных выше трех основных генетических процессов. Так, за сегрегацию клеточных геномов в процессе митоза отвечают этапы инициации и терминации процесса, а также особые «контрольные точки» (check points), где проверяется правильность прохождения предыдущего этапа, происходит коррекция, и если она невозможна, процесс клеточного деления останавливается.

Очевидно, наследственные изменения возникают в результате ошибок процессов, возникающих в ходе функционирования двух наследственных триад, инвариантных для любых живых организмов: 1) репликации, транскрипции, трансляции; 2) репарации, рекомбинации и сегрегации.

В рамках данной статьи особо остановимся на свойстве факультативности.

Факультативность репликации означает возможность относительно автономной гипер- или гипорепликации отдельных участков ДНК, независимо от плановой

закономерной репликации всей геномной ДНК в ходе деления клетки. Такими свойствами обладают участки хромосом с повторами, блоки гетерохроматина. При этом автономная репликация приводит к умножению числа отдельных сегментов и имеет, как правило, адаптивный характер.

Факультативность транскрипции состоит в возможности появления разных мРНК с одной и той же матрицы за счет присутствия в данном локусе более одного промотора и альтернативного сплайсинга. Эта ситуация нормальна для множества генов.

Неоднозначность (факультативность) трансляции проявляется в разных вариантах опознания одного и того же кодона, например стоп-кодона или кодона для включения определенной аминокислоты в синтезируемый белок. Такая трансляция зависит от физиологических условий в клетке и от генотипа (Тиходеев и др., 1990).

Согласно теории мутационного процесса, которую выдвинул в конце 1940-х гг. М. Е. Лобашёв, возникновение мутаций связано со способностью клетки и ее наследственных структур к репарации повреждений. Появлению мутации предшествует состояние, когда повреждение либо полностью обратимо, либо может реализоваться в виде мутации, которую можно представить как «нетождественную репарацию». К началу 1970-х гг. выяснилось, что стабильность ДНК в клетке не имманентное свойство самих молекул ДНК, — оно поддерживается особой ферментативной системой.

С середины 1970-х гг. стала проясняться эволюционная роль «ошибок рекомбинации» как индуктора наследственных изменений, причем гораздо более мощного, чем ошибки репликации ДНК. На молекулярном уровне различают три варианта рекомбинации: общую, сайт-специфичную и репликативную. Для первой, общей, регулярной рекомбинации (кроссинговер) необходимы длинные районы гомологии ДНК. Сайт-специфичная рекомбинация довольствуется короткими, в несколько оснований, участками гомологии, какие, к примеру, имеют ДНК фага лямбда и хромосома бактерии. Аналогично происходит включение в геном мобильных элементов и соматическая локальная рекомбинация в онтогенезе между иммуноглобулиновыми генами, создающая их поразительное разнообразие. Ошибки общей рекомбинации можно рассматривать как закономерные следствия линейно протяженной структуры генов. Возникает дилемма, о которой писал Хесин: можно считать, что митотические рекомбинации — особый тип мутагенеза или, напротив, некоторые виды мутаций (хромосомные aberrации) — результат «ошибок» митотических рекомбинаций (Хесин, 1984).

Если перемещения мобильных элементов или рекомбинация участков запрограммированы в онтогенезе, классифицировать такие наследственные изменения трудно. Трансформацию пола у дрожжей долгое время считали мутационным событием, но оказалось, что на определенной стадии развития аскоспор она происходит с высокой вероятностью в результате сайт-специфичной рекомбинации.

3. Вариации генома в ответ на вызов среды

3.1. Наследственные изменения и отбор

В теории эволюции и генетике всегда обсуждался вопрос о связи наследственных изменений с направлением отбора. Согласно дарвиновским и постдарвиновским представлениям, наследственные изменения происходят в разных направлениях и лишь затем подхватываются отбором. Особенно наглядным и убедительным

оказался метод реплик, изобретенный в начале 1950-х гг. супругами Ледерберг. С помощью бархатной материи они получали точные копии — отпечатки — опытного посева бактерий на чашке Петри. Затем на одной из чашек вели отбор на устойчивость к фагу и сопоставляли топографию точек появления устойчивых бактерий на чашке с фагом и в контроле. Расположение устойчивых к фагу колоний было одинаковым в двух чашках-репликах. Такой же результат получили и при анализе положительных мутаций у бактерий, дефектных по какому-либо метаболиту.

Открытия в области подвижной генетики показали, что клетка, как целостная система, в ходе отбора может адаптивно перестраивать свой геном. Она способна ответить на вызов среды активным генетическим поиском, а не пассивно ждать случайного возникновения мутации, позволяющей выжить. А в опытах супругов Ледерберг у клеток не было выбора: либо смерть, либо адаптивная мутация.

В тех же случаях, когда фактор отбора не летален, возможны постепенные перестройки генома, прямо или косвенно связанные с условиями отбора. Это выяснилось с открытием в конце 1970-х гг. постепенного умножения числа локусов, в которых расположены гены устойчивости к селективному агенту, блокирующему деление клеток. Известно, что метотрексат — ингибитор клеточного деления — широко применяется в медицине для остановки роста злокачественных клеток. Этот клеточный яд инактивирует фермент дигидрофолатредуктазу (ДГФР), работу которого контролирует определенный ген.

Рассмотрим, как в ходе подобного отбора менялся геном у одноклеточного паразитического жгутиконосца лейшмании *Leishmania tropica*, вызывающего кожные язвы и передающегося человеку москитами от грызунов. До начала опытов ген устойчивости был в геноме лейшмании в одной дозе. В результате отбора число генов устойчивости увеличилось (амплифицировалось). Что же наблюдалось при разных вариантах отбора? (подр. см.: Голубовский, 2000).

Устойчивость клеток лейшмании к яду-цитостатику (метотрексат) возрастала ступенчато, и пропорционально увеличивалась доля амплифицированных сегментов с геном устойчивости. Умножался не только селектируемый ген, но и большие прилежащие к нему участки ДНК, названные ампликонами. Когда устойчивость к яду у лейшмании повысилась в 1000 раз, амплифицированные внехромосомные сегменты составили до 10 % ДНК в клетке! Можно сказать, что из одного облигатного гена образовался пул факультативных элементов. Произошла адаптивная перестройка генома в ходе отбора.

Если отбор продолжался достаточно долго, часть ампликонов встраивалась в исходную хромосому, и после прекращения отбора устойчиво сохранялась повышенная устойчивость. С удалением из среды селективного агента число ампликонов с геном устойчивости постепенно снижалось в ряду поколений и одновременно падала устойчивость. Тем самым был смоделирован феномен длительных модификаций, когда массовые изменения, вызванные средой, наследуются, но постепенно угасают в ряду поколений.

При повторном отборе часть сохранившихся в цитоплазме ампликонов обеспечивала быструю их автономную репликацию, и устойчивость возникала гораздо быстрее, чем в начале опытов. Иными словами, формировалась своеобразная клеточная ампликонная память о прошедшем отборе на основе сохранившихся ампликонов.

Если сопоставить метод реплик и ход отбора на устойчивость в случае амплификации, то оказывается, что именно контакт с селективным фактором вызвал

преобразование генома, характер которого коррелировал с интенсивностью и направлением отбора.

3.2. Вариации факультативных элементов и приобретенные признаки

Историки науки отмечают, что дискуссия о наследовании или ненаследовании приобретенных в ходе онтогенеза признаков — одна из самых длительных и важных по своему смыслу и последствиям. Можно вспомнить аналогичную ситуацию с попытками превращения химических элементов. Алхимики верили в эту возможность, но в химии утвердился постулат о неизменности химических элементов. Однако ныне в ядерной физике и химии исследования по превращению элементов — дело обычное. Кто же оказался прав в многовековом споре? Можно сказать, что на уровне химических молекулярных взаимодействий не происходит превращения элементов, а на ядерном уровне оно — правило.

Напрашивается сходная аналогия и с вопросом о наследовании признаков, которые появились в ходе онтогенеза. Если вновь возникающие наследственные изменения сводить лишь к мутациям генов и хромосом, тогда вопрос о наследовании возникших в ходе онтогенеза признаков (приобретенных) можно считать закрытым. Но если исходить из обобщенной концепции генома, включая представление о динамической наследственности, решение проблемы нуждается в пересмотре. Помимо мутационной существуют вариационная и эпигенетическая формы наследственной изменчивости, связанные не с изменениями в тексте ДНК, а в состоянии гена. Такие эффекты обратимы и наследуемы.

Вышедший в конце 1991 г. Международный ежегодник по генетике открылся статьей О. Ландмана «Наследование приобретенных признаков» (Landman, 1991). Автор суммировал давно полученные в генетике факты, показывая, что наследование приобретенных признаков вполне совместимо с современной концепцией молекулярной генетики. Ландман детально рассмотрел около десяти экспериментальных систем, в которых установлено наследование приобретенных признаков. Четыре разных механизма способны привести к нему: изменение структур клеточной мембраны (кортекса), изученное Т. Соннеборном у инфузорий; ДНК-модификации, т. е. клонально передаваемые изменения в характере локального метилирования ДНК (сюда входит феномен импринтинга); эпигенетические изменения без каких-либо модификаций ДНК; индуцированная утрата либо приобретение факультативных элементов.

Статья Ландмана делает нас как бы свидетелями критического периода смены постулата в генетике. Автор спокойно объединяет старые и новые данные в систему, дает им ясное современное истолкование. Можно сформулировать общий принцип: **наследование приобретенных признаков возможно в тех случаях, когда некий фенотипический признак зависит от числа или топографии факультативных элементов.** Здесь происходят процессы отбора на уровне внутриклеточной популяционной генетики.

Приведу два поучительных примера на дрозофиле: первый связан с поведением вируса сигма, второй — мобильных элементов, ответственных за гибридную стерильность самок и сверхмутабельность.

Изучение взаимодействия вируса сигма с геномом дрозофилы началось более 60 лет назад. Сначала в 1937 г. французский генетик Ф. Леритье обнаружил резкие наследственные отличия у разных линий мух по степени чувствительности

к углекислому газу (CO_2). Признак наследовался причудливым образом: через цитоплазму, но не только по материнской линии, а иногда и через самцов. Чувствительность можно было передать и путем инъекции гемолимфы, причем разным видам дрозофил. В этих случаях признак передавался не стабильно, но в результате отбора наследование становилось устойчивым.

Чувствительность к CO_2 оказалась связана с устойчивым размножением в половых и соматических клетках РНК-содержащего пулевидного рабдовируса сигма, сходного по ряду свойств с вирусом бешенства у млекопитающих. Оогонии (клетки, из которых в ходе мейоза и созревания образуются яйцеклетки) у самок стабилизированной линии обычно содержат 10–40 вирусных частиц, а ооциты (зрелые яйцеклетки) — 1–10 млн. Вирус сигма — типичный факультативный элемент. Мутации в его геноме приводят к сложным формам поведения системы. Найдены случаи вирусоносительства, при которых дрозофилы остаются устойчивы к CO_2 , но вместе с тем иммунны к заражению другими штаммами вируса. Ситуация вполне сравнима с поведением системы «фаг–бактерия», что сразу заметили Ф. Жакоб и Э. Вольман.

Взаимоотношения генома дрозофилы и размножающегося в ее цитоплазме вируса подчиняются правилам внутриклеточной генетики. Воздействия в ходе онтогенеза могут вызвать сдвиг в числе и межклеточной топографии частиц и как результат — изменить степень чувствительности к углекислому газу. Так, повышенная температура блокирует репликацию вирусных частиц. Если самок и самцов в период гаметогенеза содержать несколько дней при температуре 30 °С, потомство таких мух будет свободно от вируса и устойчиво к CO_2 . Значит, приобретенный в ходе индивидуального развития признак наследуется в ряду поколений.

Ситуация с вирусом сигма не единична. Французские генетики изучали факторы стерильности самок, связанные с поведением мобильных элементов типа «I». Наследование этого признака определяется сложными ядерно-цитоплазматическими взаимодействиями. Если в отцовских хромосомах локализованы активные I-элементы, то на фоне R-цитоплазмы они начинают активироваться, претерпевают множественные транспозиции и в результате вызывают резкие нарушения онтогенеза в потомстве самок с чувствительной цитоплазмой. Такие самки откладывают яйца, но часть эмбрионов гибнет на ранней стадии дробления — еще до образования бластомеры. Линии, выделенные из природных популяций, обычно отличаются по силе действия I-факторов и степени реактивности (или чувствительности) цитоплазмы. Эти показатели можно изменить внешним влиянием. Возраст исходных родительских самок, а также воздействие в ранний период развития повышенной температуры отражаются не только на плодовитости выросших самок, но и на плодовитости их потомства. Вызванные условиями среды изменения реактивности цитоплазмы поддерживаются на протяжении многих клеточных поколений. «Самое замечательное, что эти изменения реактивности цитоплазмы под влиянием негенетических факторов наследуются: наблюдается наследование „благоприобретенных“ признаков», — отмечал Р. Б. Хесин (1984, с. 176).

4. Оогенез и эпигенетическое наследование

В теории развития и фенотипике XX в. важное место занимают глубокие и совершенно оригинальные исследования эмбриолога П. Г. Светлова (1892–1972). Им разработана теория квантованности онтогенеза (наличия критических периодов

в развитии, когда происходит детерминация морфогенетических процессов и одновременно повышается чувствительность клеток к повреждающим агентам). Он аргументировал, что изучение онтогенеза надо вести не с момента оплодотворения и образования зиготы, а еще с гаметогенеза, включающего оогенез у самок предшествующего поколения — проэмбрионального периода.

На основании этих постулатов Светлов провел в 1960-е гг. простые и ясные опыты на дрозофиле и мышах. Он убедительно показал, что возможно стойкое неменделевское наследование свойств цитоплазмы, а модификации в выраженности мутантных признаков, возникшие после кратковременного внешнего воздействия в критический период развития организма, тоже передаются в ряду поколений (см. обсуждение: Хесин, 1984; Голубовский, 2000).

В одной из серий опытов он сравнивал степень проявления мутантного признака в потомстве двух линий мышей, гетерозиготных по рецессивной мутации микрофтальмии (уменьшенный размер сетчатки и глаз с момента рождения): нормальных по фенотипу гетерозигот, у которых мутантными были матери, и тех, у которых мутантны отцы. Потомство от мутантной бабушки отличалось более сильным проявлением признака. Светлов объяснял этот странный факт тем, что женские гаметы гетерозиготных самок находились еще в теле их мутантных матерей и испытывали с их стороны влияние, которое усилило мутации у внуков.

По существу Светлов установил явление, впоследствии получившее название «геномный импринтинг» — различие в выраженности гена в зависимости от того, пришел он к потомству от матери или от отца. Эти работы, увы, остались недооцененными. Дело в том, что еще в конце 1980-х гг. импринтинг, как остроумно заметил генетик К. Сапиенца, было «принято считать генетическим курьезом, затрагивающим лишь очень немногие признаки. Меня неоднократно спрашивали, почему я попросту трачу свое время на столь незначительное явление» (Сапиенца, 1990, с. 19).

Большинство исследователей безоговорочно принимали одно из главных положений Менделя — «зачаток», или ген, не может менять свои потенции в зависимости от пола, на чем основано повсеместно наблюдаемое расщепление 3:1. При анализе менделевского расщепления обычно рассматривают только наличие или отсутствие признака, а если он количественный, то границу *есть–нет* устанавливали по принятому порогу. Если же выявить, какова степень проявления признака (в современных терминах, степень транскрипции), обнаруживается феномен эпигенетического наследования.

Именно таков был подход Светлова, когда он тщательно изучал, как меняется выраженность признаков у потомства в зависимости от материнского генотипа. Как эмбриолог он видел общность наследственных и особых ненаследственных изменений — фенкопий (имитирующих мутации), если затрагивается один и тот же морфогенетический аппарат, ответственный за осуществление данного признака.

Впервые на разных видах животных (дрозофилах и мышах) Светлов показал возможность наследования через мейоз измененного характера проявления мутантного гена. Эти пионерские работы Хесин в своей сводке назвал замечательными (Хесин, 1984). Кратковременное (20 мин) прогревание тела восьмидневного мышонка самки вызывало стойкие изменения ооцитов, ослаблявшие действие вредной мутации у внуков! «Передача улучшения развития глаз, наблюдаемая в опытах с нагреванием, может быть объяснена только передачей свойств, приобретенных ооцитами нагретых самок по наследству» (Светлов, Корсакова, 1966, с. 71). Этот

феномен Светлов связывал с особенностями формирования и строения яйцеклетки у животных, ибо «в ооците имеется как бы каркас, отражающий наиболее общие черты архитектоники строящегося организма». Для профилактики нарушений развития у человека он обосновал необходимость изучения критических периодов гаметогенеза, в которых повышена чувствительность к повреждениям.

Этот вывод подтвержден молекулярно-генетическими исследованиями последних десятилетий (Корочкин, 1999). У дрозофилы установлены три системы материнских генов, которые формируют осевую и полярную гетерогенность цитоплазмы и градиенты распределения биологически активных генных продуктов. Задолго до начала оплодотворения происходит молекулярная детерминация (предопределение) плана строения и начальных этапов развития. В формировании ооцита большую роль играют генопродукты клеток материнского организма. В некотором смысле это можно сравнить с откармливанием матки в улье группой рабочих пчел.

У человека первичные половые клетки, из которых потом возникают яйцеклетки-гаметы, начинают обособляться у двухмесячного эмбриона. В возрасте 2,5 месяца они вступают в мейоз, но сразу после рождения это деление блокируется. Оно возобновляется через 14–15 лет с началом полового созревания, когда яйцеклетки раз в месяц выходят из фолликул. Но в конце второго деления мейоз снова останавливается, и его блокировка снимается только при встрече со спермием. Таким образом, женский мейоз начинается в 2,5 месяца и заканчивается лишь через 20–30 и более лет, сразу после оплодотворения.

Зигота на стадии 2–8 клеток имеет ослабленный геномный иммунитет. При изучении нестабильных инсерционных мутаций в природных популяциях дрозофилы мы обнаружили, что активация мобильного элемента, сопровождаемая мутационным переходом, происходит часто уже в первых делениях зиготы или в первых делениях первичных половых клеток. В итоге одно мутантное событие захватывает сразу клон первичных половых клеток, пул гамет становится мозаичным, и наследственные изменения в потомстве возникают пучками и кластерами, имитируя семейное наследование (Golubovsky, Manton, 2005).

Эти эксперименты весьма важны для эпидемиологии, когда возникает вопрос о степени влияния той или иной вирусной эпидемии на генофонд потомства. Начатые еще в начале 1960-х гг. пионерские исследования С. М. Гершензона и Ю. Н. Александрова привели к выводу, что ДНК- и РНК-содержащие вирусы и их нуклеиновые кислоты — мощные мутагенные агенты. Попадая в клетку, они провоцируют геномный стресс, активируют систему мобильных элементов хозяина и вызывают нестабильные инсерционные мутации в группе избранных локусов, специфичных для каждого агента.

Теперь представим, что мы хотим оценить влияние на наследственную изменчивость у человека какой-либо вирусной пандемии (например, гриппа). При этом можно ожидать, что частота разного рода аномалий развития будет повышена в первом поколении у потомства, родившегося в год или спустя год после эпидемии. Оценку же частоты мутационных и вариационных изменений в половых клетках (гаметах) следует проводить во внучатом поколении.

Общий вывод состоит в том, что наследственная изменчивость у внуков может весьма зависеть от условий, в которых происходил оогенез у их бабушек! Представим женщину, которой в 2000 г. было около 25 лет, а матерью она станет в третьем тысячелетии. Оплодотворенная яйцеклетка, из которой она сама появилась на свет, начала

формироваться в то время, когда ее мать была еще двухмесячным эмбрионом, т.е. где-то в середине 50-х гг. XX в. И если в эти годы свирепствовала пандемия гриппа, то ее последствия должны сказаться через поколение. Для оценки последствий глобальной эпидемии на генофонд человечества надо сравнивать внучатое потомство трех групп, или когорт, — тех, у которых бабушки были беременны в год, когда разразилась эпидемия, с теми, чьи бабушки забеременели до и после пандемии (это две контрольные когорты). К сожалению, такие важные для охраны здоровья эпидемиолого-генетические сведения пока отсутствуют (Golubovsky, Manton, 2005).

Спустя 30 лет после опытов Светлова, несложных по технике, но оригинальных по замыслу и глубоких по своим выводам, в середине 1990-х гг. произошел психологический перелом: резко возросло число работ в области наследственной изменчивости, в названии которых стоит слово «эпигенетический». Разного рода эпимутации (наследственные вариации в характере генной активности, не связанные с изменениями в тексте ДНК и носящие массовый, направленный и обратимый характер) перешли из разряда маргинальных в активно изучаемое явление. Стало очевидно, что живые системы обладают оперативной «памятью», которая находится в непрерывном контакте со средой и использует средства природной эмбриогенетической инженерии для быстрого наследуемого перехода из одного режима функционирования в другой.

Оказалось, что эпимутации сплошь и рядом можно обнаружить у обычных «классических генов», если только подобрать пригодную экспериментальную систему. Еще в 1906 г., за пять лет до того как Т. Морган стал работать с дрозофилой, французский биолог-эволюционист Л. Кэно открыл у мышей менделевскую мутацию «желтое тело». Она обладала удивительной особенностью — доминантностью по отношению к нормальной окраске (серо-коричневой) и летальностью в гомозиготе. При скрещивании гетерозиготных желтых по окраске мышей друг с другом из-за гибели гомозигот нормальные мыши появлялись в потомстве в соотношении не 3:1, а 2:1.

Выяснилось, что в области транскрипции одного из аллелей гена «желтое тело» внедрен мобильный элемент, напоминающий по структуре и свойствам ретровирус. В результате такой вставки ген стал подчиняться знакам пунктуации своего незваного гостя и непредсказуемо активироваться *«в ненужное время и в ненужном месте»*. У мутантов с инсерциями (вставками) возникают множественные дефекты (желтая окраска меха, ожирение, диабет и др.), а поведение становится нестабильным. Ненужная активность вставки в той или иной степени гасится в разных тканях за счет обратимой модификации или метилирования оснований ДНК. На уровне фенотипа проявление доминантного аллеля сильно колеблется и носит мозаичный характер. Австралийские генетики обнаружили, что у отобранных из гомогенной линии желтых самок в потомстве было больше желтых мышей, а фенотип отца — носителя мутации — не влияет на изменение окраски у потомства. Самки оказались более инерционными, и отобранные по фенотипу модификации ДНК, или отпечатки-импринты, лучше сохранялись в оогенезе. Другие генетики нашли и чисто материнское влияние, аналогичное обнаруженному в опытах Светлова. В зависимости от диеты беременных самок выраженность мутации «желтое тело» определенным образом менялись в генотипе гетерозигот. Такое измененное состояние нестойко, но наследовалось в потомстве. Степень проявления признака коррелировала со степенью метилирования оснований ДНК во вставке (Jaenish, Bird, 2003).

Эвристически важно сделанное в 1975 г. предложение выделять элементарную единицу эпигенетических наследственных изменений, или *эпиген* (теория: Чураев, 2005). Эта любая структурно-функциональная наследственная единица — циклическая система, имеющая не менее двух режимов функционирования и способная сохранять каждый из них в ряду клеточных поколений без структурных изменений в ДНК. Понятие *эпиген* адекватно вошедшим ранее в «явочном порядке» понятиям *эпиаλληли*, *эпигенотип*, *эпигетерозигота* и *эпимутации*. Аналогия: понятие «ген» возникло позже понятий «мутация», «гомо- и гетерозигота».

5. Некоторые эволюционно-генетические следствия

Нет видовых геномов, которые состоят из лишь ОК и не проявляют структурно-функциональной факультативности матричных и генетических процессов. Изменчивость, опосредованная мобильными элементами — важный фактор адаптации и межвидовой эволюции (Евгеньев, 2007). С их помощью клетки, как целостные системы, отвечают на вызов среды. Реорганизация геномов с помощью *природной генетической инженерии* — термин Дж. Шапиро (Shapiro, 1992) — регулируется клеточными системами с обратными связями. Они переключаются и активно ищут возможное адаптивное решение в ответ на вызов среды при стрессе (генетический поиск). Наследственные изменения, возникающие в ходе взаимодействий в системе «среда–ФК–ОК», могут носить неменделевский характер — «молекулярное упражнение», феномен экспансии повторов, наследование упорядоченных массовых вариаций и эпимутаций, геномный импринтинг (Хесин, 1984; Голубовский, 2000).

Работа иммунной системы построена на непрерывном конструировании новых вариантов молекул иммуноглобулинов на основе действия природных биотехнологических систем (ферменты: нуклеазы, лигазы, обратные транскриптазы, полимеразы и т. д.). Эти же системы используют мобильные элементы для создания новых наследуемых структур. При этом генетические изменения могут быть массовыми и упорядоченными. Реорганизация генома — один из основных биологических процессов. Природные генно-инженерные системы регулируются системами с обратной связью. До поры до времени они пребывают в неактивном состоянии, но в ключевые периоды или во время стресса приводятся в действие (McClintock, 1984; Jaenish, Bird, 2003).

Клеточный информационный процессинг определяет *телеономический* характер жизнедеятельности клеток, ход их деления, гибели, передвижения, организацию в ткани. Этот же механизм во многом влияет на возникновение и формы наследственных изменений. Термин «телеономичность» был использован уже в 1961 г. в классической статье Ф. Жакоба и Ж. Моно, где были сформулирована концепция генной регуляции. Принцип телеономичности за прошедшие 50 лет детализирован и расширен. Одно из самых важных открытий в области биологии клетки состоит в том, что клетка непрерывно собирает и анализирует информацию о своем внутреннем состоянии и внешней среде, принимая решение о росте, движении и дифференциации (McClintock, 1984; Jaenish, Bird, 2003).

Особенно показательны, как отмечено выше, механизмы контроля клеточного деления, лежащие в основе роста и развития. Процесс митоза универсален у высших организмов и включает три последовательных этапа: подготовка к делению, репликация хромосом и завершение деления клетки. Анализ генного контроля этих фаз привел к открытию особых контрольных точек, в которых клетка проверяет,

произошла ли репарация нарушений в структуре ДНК на предыдущем этапе или нет. Если ошибки не будут исправлены, последующий этап не начнется. Когда же ликвидировать повреждения нельзя, запускается генетически запрограммированная система клеточной смерти, или апоптоза.

В условиях вызова среды клетка действует целенаправленно, подобно компьютеру, когда при его запуске шаг за шагом проверяется нормальная работа основных программ, и в случае неисправности работа компьютера останавливается. Поскольку клетка, с помощью своей наследственной системы, способна осуществлять генетический поиск, становится видна правота нетрадиционного французского зоолога-эволюциониста Поля Грассэ: «Жить — значит реагировать, а отнюдь не быть жертвой» (см. обсуждение: Чайковский, 2006).

В природе непрерывно происходит межвидовая миграция чужеродных ДНК и РНК носителей (прежде всего вирусов), которые могут относительно устойчиво ассоциироваться и закрепляться в геноме, переходя в ранг ФК. Ассоциированные в ядре или цитоплазме цитобионты, передаваемые в ряду клеточных поколений, тоже можно относить к ФК (РНК-содержащий вирус сигма у дрозофил, бактерии *Wolbachia*, у насекомых и ракообразных). Понятие *горизонтальный перенос* следует расширить вплоть до случаев устойчивых ассоциаций геномов (симбиоз).

Литература

- Голубовский М. Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб. : Борей-Арт, 2000. 262 с.
- Голубовский М. Д. Становление генетики и парламент идей в критике Любичева : послесловие к работе Любичева «О природе наследственных факторов // Любичевские чтения. Т. 1. Ульяновск : Изд-во Ульян. гос. ун-та, 2004. С. 177–211.
- Евгеньев М. Б. Мобильные элементы и эволюция // Молекулярная биология. 2007. Т. 41. С. 1–12.
- Инге-Вечтомов С. Г. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестник РАН. 2000. Т. 70. Вып. 4. С. 299–306.
- Инге-Вечтомов С. Г. Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. междунар. конф. СПб. : СПбНЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН. 2009. С. 51–53.
- Иогансен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. М. : Сельхозгиз, 1933. 368 с.
- Корочкин Л. И. Введение в генетику развития. М. : Наука, 1999. 253 с.
- Любичев А. А. О природе наследственных факторов (Критическое исследование) // Известия Биологического НИИ при Пермском университете. 1925. Т. 4. Прил. 1. 142 с.
- Сапиенца К. Генетический импринтинг // В мире науки. 1990. № 12. С. 14–20.
- Светлов П. Г., Корсакова Г. Ф. Зависимость фенотипа микрофтальмической мутации у мышей от внешних воздействий на гаметы самок двух предшествующих поколений // Генетика. 1966. № 5. С. 66–81.
- Тиходеев О. Н., Гетманова Е. В., Тихомирова В. Л., Инге-Вечтомов С. Г. Неоднозначность трансляции у дрожжей: генетический контроль и модификации // Молекулярные механизмы генетических процессов. М. : Наука, 1990. С. 218–228.
- Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М. : Наука, 1984. 472 с.
- Чайковский Ю. В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М. : Тов-во научных изданий КМК, 2006. 712 с.
- Чураев Р. Н. Контуры неканонической теории наследственности: от генов к эпигенам // Журнал общей биологии. 2005. № 2. С. 99–102.

- Golubovsky M., Manton K.* A three generation approach in biodemography is based on the developmental profile and the epigenetics of female gametes // *Frontiers in Bioscience*, 2005. Vol. 10. P. 187–191.
- Jaenish R., Bird A.* Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals // *Nature Genetics*. 2003. Vol. 33. P. 245–254.
- Landman O. E.* Inheritance of acquired characteristics // *Annual Review of Genetics*. 1991. Vol. 25. P. 1–20.
- McClintock B.* The significance of responses of the genome to challenge // *Science*. 1984. Vol. 226. P. 792–801.
- Shapiro J.* Natural genetic engineering in evolution // *Genetica*. 1992. Vol. 86. P. 99–111
- The concept of the gene in development and evolution. Historical and epistemological perspectives /* ed. by P. J. Beurton, R. Falk, H.-J. Rheinberger. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2000. XVI, 384 p.

Facultativeness Principle, Generalized Genome Concept and Hereditary Changes

M. D. Golubovsky

St. Petersburg Branch of the Institute of Science for History and Technology,
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg, Russia;
Berkeley University, Berkeley, California, USA:
mdgolub@yahoo.com

Facultativeness principle in the genome structure and function reflects the general principle of the life system organization and biological evolution: the unity of the whole and the freedom of parts. On the genome level a structural facultativeness consists of subdivision of DNA and RNA elements on two subsystems: obligatory elements (genes and their complexes) and many families of facultative elements including high and moderate repeats, diverse families of mobile elements, integrated viral and foreign DNA, amplicons and plasmids and even diverse nuclear and cytoplasmic cytochromes. Their number and intracellular topography varies from cell to cell, in different tissues and in different individuals from natural populations. Functional facultativeness is based on facultativeness of three template processes — Replication, Transcription and Translation and three basic genetic processes: Repair, Recombination and Segregation. The Generalized Genome Concepts includes a genome description as an ensemble of both obligatory and facultative elements, functional facultativeness and an existence of both structural and dynamical inheritance, including variations or changes of diverse facultative elements and dynamical or epigenetic changes. A process of occurrence of hereditary changes in nature usually consists of two stages: a) weak environmental factors activate the mobility of various facultative elements (such changes are named as variations); b) variations, in turn, induce changes in Mendelian genes (point mutations or chromosomal rearrangements), or epigenetic changes. Both variations and epigenetic changes may occur simultaneously in many individuals reminding phenomenon of inheritance of acquired characteristics.

Keywords: genome, hereditary changes, mutation, variation, epigenetics, evolution.

ПОЛВЕКА С ЦЕНТРАЛЬНОЙ ДОГМОЙ МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ

Н. Н. Хромов-Борисов

Медицинский факультет Санкт-Петербургского государственного университета
Санкт-Петербург, Россия: Nikita.KhromovBorisov@gmail.com

Центральная догма молекулярной биологии (ЦДМБ) — одно из немногих положений, в биологии которое является далеко не тривиальным и не вытекает из законов физики. До сих пор она вызывает у некоторых авторов неприятие, вплоть до обвинения в том, что якобы «она принесла биологии больше вреда, чем лысенковщина». Споры вокруг ЦДМБ во многом суть споры о словах и смысле стрелок в «треугольнике Крика». Собственно ЦДМБ «иллюстрируют» отсутствующие на нем стрелки для запрещенных направлений переноса «информации о последовательности». Более приемлемой следует признать «операциональную» формулировку Мейнарда Смита: если вести в клетку извне новый (чужеродный) белок или внутри клетки изменить последовательность аминокислот в белке (или его конформацию), то это не вызовет появления соответствующего гена, т. е. новой или измененной молекулы ДНК, способной кодировать этот новый белок. В современных терминах ЦДМБ есть запрет на репликацию, транскрипцию и трансляцию белков («запрет Крика»).

Ключевые слова: центральная догма молекулярной биологии, Френсис Крик, Джон Мейнард Крик, генетика, молекулярная биология.

*Памяти Френсиса Харри Комптона Крика (08.06.1916 – 29.07.2004)
и Джона Мейнарда Смита (06.01.1920 – 19.04.2004)*

«Центральная догма молекулярной биологии (ЦДМБ) является одним из немногих положений в биологии, которое является далеко нетривиальным, не вытекает из законов физики и остается универсально верным» (Maynard Smith, 1975–2000). Однако время от времени она вызывает у некоторых авторов неприятие вплоть до обвинений в том, что она «не имеет познавательной ценности» (Thieffry, Sarkar, 1998, p. 316; Sarkar, 2000, p. 211) и даже в том, что якобы «она принесла биологии больше вреда, чем лысенковщина» (Чайковский, 2006, с. 396; 2008, с. 393).

Предыстория

В 1957 г. на XII симпозиуме Общества экспериментальной биологии на тему «Биологическая репликация макромолекул» Ф. Крик представил программный доклад «О синтезе белка» (Crick, 1958). В то время о белках было известно достаточно много. Было ясно, что основная функция белков — действовать как ферменты и что они способны делать почти все. Проблема состояла в том, чтобы понять, как они могут синтезироваться. Наиболее четко суть этой проблемы сформулировал Э. Даунс (Dounce, 1956): если предположить, что белки синтезируются только с помощью специфичных ферментов, то для синтеза последних в свою очередь потребуются другие специфичные ферменты и так *ad infinitum* (до бесконечности).

Как же можно вырваться из такого порочного круга?

Крик подметил, что химическая реакция, с помощью которой любые две аминокислоты (или активированные аминокислоты) соединяются вместе, скорее всего всегда одна и та же. Кроме того, уникальная особенность белкового синтеза состоит в том, что в него вовлечен стандартный набор из 20 («магических») аминокислот и что в каждом индивидуальном белке аминокислоты должны соединяться в строго определенном (правильном) порядке.

Далее Крик отметил, что его собственные размышления (и размышления многих его единомышленников) основаны на двух общих принципах, которые он называл «гипотезой последовательности» и «центральной догмой». В простейшей форме гипотеза последовательности предполагает, что специфичность участка нуклеиновой кислоты обусловлена исключительно последовательностью его оснований и что эта последовательность является (простым) кодом для последовательности аминокислот определенного белка.

Центральная догма гласит, что как только «информация» переходит в белок, она не может выйти обратно (появиться снова). Более подробно: перенос информации о последовательности от нуклеиновой кислоты к нуклеиновой кислоте, или от нуклеиновой кислоты к белку возможен, но перенос от белка к белку или от белка к нуклеиновой кислоте невозможен. Принципиально важно, что Крик особо подчеркнул, что «информация» здесь означает точную детерминацию последовательности либо оснований в нуклеиновой кислоте, либо аминокислотных остатков в белке.

Спустя 12 лет Крик вернулся к более подробному разъяснению сути ЦДМБ в связи с открытием обратной транскрипции, которое, по мнению ряда авторов, якобы ее ниспровергало (Crick, 1970; Крик, 1971). В частности, он отметил, что переносы информации о последовательности в направлениях от белка к белку или от белка к нуклеиновым кислотам (РНК или ДНК) совершенно немыслимы, исходя из стереохимических соображений, и потому биосинтез белка (трансляция) является принципиально необратимым процессом.

Позднее эти основные положения были повторены в автобиографической книге Крика «Безумный поиск: личный взгляд на научное открытие» (Crick, 1988; Крик, 2004). Тем не менее почти каждое последующее неожиданное открытие в молекулярной биологии (рибозимы, редактирование РНК, сплайсинг, геномный импринтинг и иные эпигенетические явления, РНК-интерференция, прионизация) возрождало сомнения в справедливости ЦДМБ.

Треугольник Крика и смысл стрелок в нем

Почему же ЦДМБ вызывает такое недопонимание и неприятие? Одна из причин — графическая схема, иллюстрирующая *разрешенные* направления передачи «информации о последовательности» (Crick, 1970; Крик, 1971, рис. 3), которая стала восприниматься как символ ЦДМБ (рис. 1А). Ее можно назвать «треугольником Крика».

На самом деле центральная догма молекулярной биологии есть воображаемое домысливаемое *отсутствие* стрелок на «треугольнике Крика» (рис. 1а). Нагляднее было бы отображать их зачеркнутыми стрелками (рис. 1б).

В настоящее время стали доступны материалы из архива Крика, в котором сохранился предварительный вариант доклада «О синтезе белка», датированный 1956 г. (Crick, 1956). В нем приведены две схемы, которые лучше отражают смысл

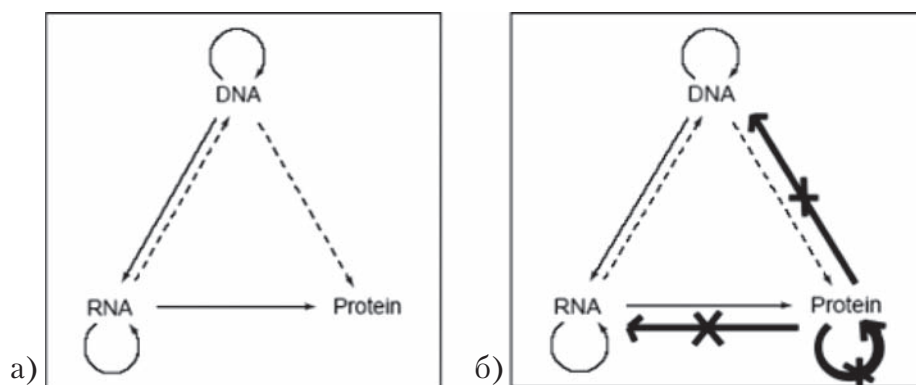


Рис. 1. Треугольник Крика. Слева — схема из статьи Крика о ЦДМБ (Crick, 1970; Крик, 1971, рис. 3). Здесь стрелки иллюстрируют лишь *разрешенные* пути переноса «информации о последовательности» между нуклеиновыми кислотами и белком. Но собственно ЦДМБ призваны «иллюстрировать» *отсутствующие* на левой схеме стрелки для *запрещенных* направлений переноса информации от аминокислотных последовательностей (перечеркнутые стрелки на схеме справа)

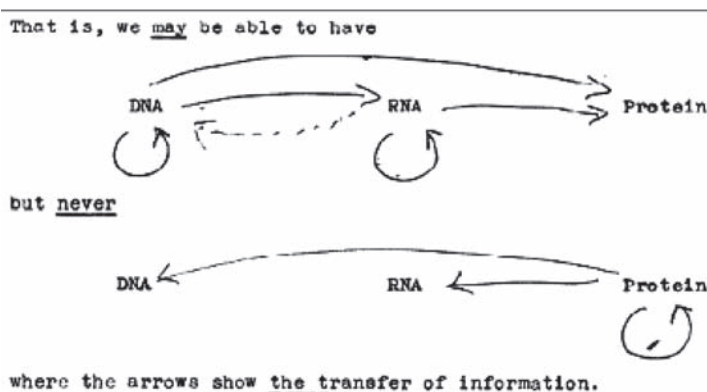


Рис. 2. Фрагмент подготовительного материала к докладу Крика «О синтезе белка» (Crick, 1956). Вверху — разрешенные пути переноса информации о последовательности при реализации генетической информации. Пунктирная линия от РНК к ДНК по существу есть предвидение обратной транскрипции. Внизу — запрещенные пути

ЦДМБ (рис. 2). Удивительно, но оказывается, что уже тогда, в 1956 г., Крик предвидел (не отрицал) возможность обратной транскрипции (пунктирная линия на рис. 2 вверху).

Термины, концепции или метафоры?

Другой причиной недоразумений с интерпретацией ЦДМБ, очевидно, является использование в ее наиболее распространенных формулировках излишне многозначного и размытого понятия «информация». В подтверждение этого достаточно

процитировать мнение авторитетных ученых. «Приходится сожалеть, что математические понятия, введенные Хартли, вообще были названы „информацией“» (Черри, 1972, с. 76). «В отсутствие любого жесткого определения термина „информация“ понятийная концепция этого слова незаметно сползает в русло невыразительных метафор, питающих умы современных биологов» (Hoffmeyer, 2002, p. 6). «Мы не умеем определить, что есть „информация“ и будем считать, что это такое сложное понятие, смысл которого раскрывается при чтении тех фраз, в которых оно употребляется» (Налимов, 2003). Как верно подметил Саркар, «информация» есть не более чем метафора, которая притворяется научной концепцией и приводит к искаженному представлению о концептуальной структуре молекулярной биологии. Метафоры повсеместны в науке. Но когда они служат лишь суррогатами для несуществующих научных концепций, их влияние небезопасно (Sarkar, 1996a; 1996b; воспроизведено в: Sarkar, 2005, p. 183–204; p. 205–260).

Правило принуждения в молекулярной биологии

Когда мы, не задумываясь, иногда говорим, что ДНК является *самореплицирующейся* молекулой, то это есть далеко не безопасная небрежность. «Неправда, что ДНК может реплицироваться без белков, для этого необходимы ферменты» (Maynard Smith, 1989). «ДНК не является *самореплицирующейся* субстанцией, подобно тому как ксерокопирование документа не является его саморепликацией. Без сложной молекулярной *машинерии* репликация ДНК невозможна» (Lewontin, 2003).

В связи с этим возникает вопрос: несет ли эта машинерия (ДНК-полимераза) некую «информацию» о последовательности нуклеотидных остатков во вновь синтезируемой нити ДНК? Разобраться в этом может помочь плодотворная концепция: *правило принуждения*.

Правило принуждения в молекулярной биологии. В живых (биологических) системах на молекулярном уровне очень часто происходят процессы, которые практически невозможны в неживых системах. И наоборот: в живых системах подавлены некоторые процессы, которые непринужденно происходят в неживых системах. Пример: клеточные ионные насосы. Другими словами, можно сказать, что, *как правило*, природные молекулярно-биологические процессы осуществляются *по принуждению*.

В этом состоит одно из их основных отличий от процессов в неживых (косных) системах, которые подчиняются принципу *наименьшего принуждения* Г. Галилея. Эти представления перекликаются со словами немецкого физика, известного популяризатора науки Феликса Ауэрбаха, который задолго до Э. Шредингера в своей книге «Эктропизм, или Физическая теория жизни» писал: «Беспорядок наступает „сам по себе“, *порядок можно создать только принуждением*» (Auerbach, 1910; Ауэрбах, 1911, с. 78). «Эктропия» по Ф. Ауэрбаху — это то, что позднее Э. Шредингер назвал «отрицательной энтропией», а Л. Бриллюэн сократил до «негэнтропии».

Выражения «*молекулярная машинерия*», «*молекулярная машина*» не являются метафорами. Ферменты и их сложные комплексы действительно обладают свойствами машин на наноуровне. В живой природе каждая молекулярная машина осуществляет свою *специфическую функцию* (Schneider, 2009). Поэтому можно сказать, что, *как правило*, в биосистемах нет функции (или процесса) без молекулярной машины.

«Причинная» формулировка ЦДМБ

Еще Аристотель писал, что дабы не быть тавтологией, «определение [предмета] должно вскрывать не только то, что он есть, как это делается в большинстве определений, но оно должно заключать в себе и выявлять [его] причину» (Аристотель, 1975, с. 396).

Следуя совету Аристотеля, можно дать следующую «причинную» формулировку ЦДМБ: *в современной живой клетке репликация, транскрипция и обратная трансляция любой белковой последовательности невозможны (запрещены)*. Причина: такие сложные процессы немыслимы и невозможны без соответствующих молекулярных машин. Однако во всех известных природных биосистемах такие молекулярные машины отсутствуют.

Запрет Крика: ЦДМБ можно назвать «запретом Крика», который является столь же важным запретом, как принцип (запрет) Паули, как запреты на существование вечных двигателей первого и второго рода, постулируемые первым и вторым началами термодинамики, и другие фундаментальные научные принципы. Мы не используем их в каждодневной практике, но они важны, когда появляются заявления об их нарушениях.

Homo faber. В качестве шутки можно сказать, что только человек способен обойти запреты ЦДМБ и осуществить «репликацию», «транскрипцию» и «обратную трансляцию» белков. Но в силу вырожденности генетического кода обратная трансляция не будет однозначной.

Операциональная формулировка ЦДМБ. Иногда полезными в науке оказываются операциональные определения. Наиболее успешным операциональным подходом к ЦДМБ следует признать формулировки, в разные годы, начиная с 1969 г., предлагавшиеся Дж. Мейнардом Смитом с некоторыми вариациями (Maynard Smith, 1969; 1975–2000; Maynard Smith, 1989a; 1989b). Их можно суммировать следующим образом: если вести в клетку извне новый (чужеродный) белок или внутри клетки изменить последовательность аминокислот в белке (или его конформацию), то это не вызовет появления соответствующего гена, т. е. новой или измененной молекулы ДНК, способной кодировать этот новый белок.

Мейнард Смит нашел также удачную техническую аналогию для ЦДМБ: плеер способен преобразовывать запись на компакт-диске в звук, но невозможно произвести новый диск, если петь в плеер (Maynard Smith, 2000).

Отсюда ясно, что постулат Крика (ЦДМБ) есть «молекулярный аналог» постулата Вейсмана о ненаследовании увечий (mutilations) и прочих «приобретенных» признаков. Например, подобно опытам А. Вейсмана с отсеканием хвостов у крыс (около 1500 несчастных животных на протяжении 20 поколений), К. Найт (C. A. Knight) отщеплял концевые аминокислотные остатки у белка вируса табачной мозаики (ВТМ). Заражая растения «бесхвостыми» вирусными частицами, всякий раз он получал «хвостатое» потомство (см.: Кривиский, 1962).

Прионы и центральная догма

В настоящее время ЦДМБ является путеводной нитью и фактором, сдерживающим неумную фантазию исследователей, при обнаружении явлений, которые лишь на первый взгляд кажутся нарушающими ее.

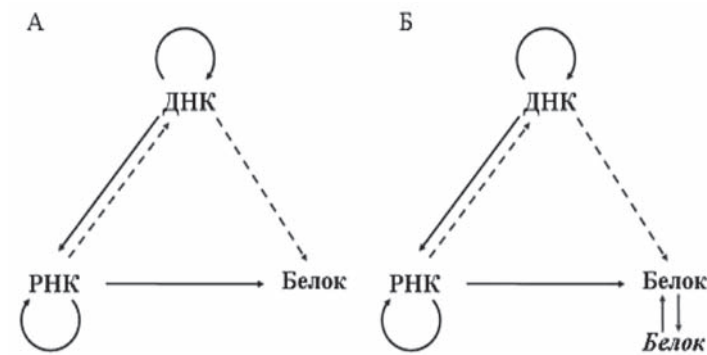


Рис 3. Треугольник Крика (а) и его модификация, дополненная «переносом информации между белками» по Инге-Вечтомову (б). Однако это не есть перенос информации о последовательности, о котором гласит ЦДМБ (публикуется с разрешения авторов: Инге-Вечтомов, 2003; Инге-Вечтомов, Миронова, 2003)

В частности, правильно понятая ЦДМБ помогает уяснить, что такое удивительное явление, как *прионизация* белков, никоим образом не опровергает ее, как это иногда кажется (Инге-Вечтомов, 1996; 2000; 2003; 2009; Инге-Вечтомов, Миронова, 2003; Keyes, 1999a, b; Chernoff, 2001). Так, например, была предложена модификация «треугольника Крика» (рис. 3а), дополненная «переносом информации между белками» (рис. 3б).

Совершенно очевидно, что в этой схеме смысл стрелок для «переноса информации» от белка к белку совершенно иной, нежели в «треугольнике Крика». Прионизация не есть запрещаемый центральной догмой *перенос информации о последовательности* от белка к белку. Прионизацию скорее можно признать примером «сигнальной наследственности», по Лобашеву, на молекулярном уровне (Лобашев, 1961) и назвать «контактным принуждением к преобразованию по своему образу и подобию». Парадоксально, но саму ЦДМБ автор этой модификации формулирует совершенно верно: «перенос информации возможен только от ДНК к белкам, но не в обратном направлении. Фактически „центральная догма“ — современный (молекулярный) аналог принципа А. Вейсмана о ненаследовании приобретенных признаков» (Инге-Вечтомов, 2004, с. 25).

Итак, ЦДМБ в современных терминах есть *запрет* на репликацию, транскрипцию и трансляцию белков (запрет Крика). Сегодня она столько же важна, как и тогда, когда была высказана впервые. Правильно понятая, она остается идеей фундаментальной значимости. В настоящее время нет оснований сомневаться в ее справедливости. Сказать, что ЦДМБ не играет познавательной (когнитивной) роли (Thieffry, Sarkar, 1998), все равно что сказать, что атомная теория не играет роли в химии, — она редко упоминается, потому что большинство считает ее верной (Maynard Smith, 1975–2000).

Я глубоко признателен Юрию Олеговичу Чернову и Сергею Георгиевичу Инге-Вечтомову, редкие минуты общения с которыми стимулировали данную работу. Благодарю Фёклу Хромову-Борисову за помощь в оформлении иллюстраций.

Литература

- Аристотель. О душе // Аристотель. Соч. в 4 т. Т. 1. М.: Мысль, 1976. С. 371–448.
- Ауэрбах Ф. Эктропизм, или Физическая теория жизни. СПб.: Книгоизд-во «Образование», 1911. 114 с. (Популярно-естественно-научная библиотека. № 8).
- Инге-Вечтомов С. Г. Цитогены и прионы: цитоплазматическая наследственность без ДНК? // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 5. С. 11–18.
- Инге-Вечтомов С. Г. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестник РАН. 2000. Т. 70. № 4. С. 299–306.
- Инге-Вечтомов С. Г. Матричный принцип в биологии (прошлое, настоящее, будущее?) // Экологическая генетика. 2003. Т. 1. № 1. С. 6–15.
- Инге-Вечтомов С. Г. Поиски периодической системы... в эволюции // Наука из первых рук. 2004. № 2 (3). С. 21–25.
- Инге-Вечтомов С. Г. Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции // Чарльз Дарвин и современная наука: сб. тез. междунар. конф. СПб.: СПбНЦ РАН; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009. С. 51–53.
- Инге-Вечтомов С. Г., Миронова Л. Н. Бешеные коровы, дрожжи и «белковая наследственность» // Наука в России. 2003. № 3(135). С. 22–25.
- Кривиский А. С. Вирусы против микробов. (Бактериофагия). М.: Медгиз, 1962. 91 с.
- Крик Ф. Центральная догма молекулярной биологии // Цитология. 1971. Т. 13. № 7. С. 906–910.
- Крик Ф. Безумный поиск: личный взгляд на научное открытие. М.; Ижевск: Ин-т компьютер. исслед., 2004. 192 с.
- Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. № 1. С. 3–11.
- Налимов В. В. Вероятностная модель языка: О соотношении естественных и искусственных языков. 3-е изд. Томск; М.: Водолей Publishers, 2003. 368 с.
- Чайковский Ю. В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 712 с.
- Чайковский Ю. В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. 730 с.
- Черпу К. Человек и информация. (Критика и обзор). М.: Связь, 1972. 368 с.
- Auerbach F. Ektropismus oder die physikalische Theorie des Lebens. Leipzig: W. Engelmann, 1910. 99 s.
- Chernoff Y.O. Mutation process at the protein level: is Lamarck back? // Mutation Research. 2001. Vol. 488. № 1. P. 39–64.
- Crick F. H. C. Ideas on Protein Synthesis (Oct. 1956) [Электронный ресурс]. Электрон. дан. Режим доступа: http://profiles.nlm.nih.gov/SC/B/F/T/_/_scbbft.pdf
- Crick F. H. C. On protein synthesis // The Biological Replication of Macromolecules. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1958. The Symposia of the Society for Experimental Biology. 1958. Vol. 12. P. 138–163 (см. также черновик этого доклада: http://www2.mrc-lmb.cam.ac.uk/archive/manu-corr/For_web/6-Crick_On_Protein_Synthesis-rd.pdf).
- Crick F. H. C. Central dogma of molecular biology // Nature. 1970. Vol. 227. P. 561–563.
- Crick F. H. C. What Mad Pursuit: A Personal View of Scientific Discovery. N. Y.: Basic Books, 1988 (1990). 182 p.
- Dounce A. L., Gamow G., Spiegelman S., Newmark P., Harker D., Soodak M. Nucleoproteins round-table discussion // Journal of Cellular and Comparative Physiology. 1965. Vol. 47. Supplement 1. P. 103–112.
- Hoffmeyer J. The central dogma: A joke that became real // Semiotica. 2002. Vol. 138. № 1–4. P. 1–13.
- Keyes M. E. The prion challenge to the 'Central dogma' of molecular biology, 1965–1991. Part I: Prelude to prions // Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences. 1999a. Vol. 30. № 1. P. 1–19.
- Keyes M. E. The prion challenge to the 'Central dogma' of molecular biology, 1965–1991. Part II: The problem with prions // Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies

- in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences. 1999b. Vol. 30. № 1. P. 181–218.
- Lewontin R. C.* The DNA era [Электронный ресурс]. Электрон. дан. Режим доступа: <http://www.councilforresponsiblegenetics.org/ViewPage.aspx?pageId=82>
- Maynard Smith J.* The status of neo-Darwinism // Towards a Theoretical Biology. Vol. 2 : Sketches // An International Union of Biological Sciences Symposium, 1967 / ed. by C. H. Waddington. Chicago : Aldine Publishing Company, 1969. P. 82–89.
- Maynard Smith J.* The Theory of Evolution. 3^d ed. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2000. 354 p.
- Maynard Smith J.* Evolutionary Genetics. 2nd ed. Oxford, N. Y. : Oxford Univ. Press, 1998. 330 p.
- Maynard Smith J.* The idea of information in biology // The Quarterly Review of Biology. 1999. Vol. 74. № 4. P. 395–400.
- Maynard Smith J.* The concept of information in biology // Philosophy of Science. 2000a. Vol. 67. N 2. P. 177–194.
- Maynard Smith J.* Reply to Commentaries // Philosophy of Science. 2000b. Vol. 67. № 2. P. 214–218.
- Sarkar S.* Decoding “coding” — information and DNA // BioScience. 1996a. Vol. 46. № P. 857–864.
- Sarkar S.* Biological Information: A Skeptical look at some central dogmas of molecular biology // The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives / ed. by S. Sarkar. Dordrecht : Kluwer, 1996b. P. 187–231.
- Sarkar S.* Information in Genetics and Developmental Biology: Comments on Maynard Smith // Philosophy of Science. 2000. Vol. 67. № 2. P. 208–213.
- Sarkar S.* Biological Information: A Skeptical look at some central dogmas of molecular biology // Molecular Models of Life: Philosophical Papers on Molecular Biology (Life and Mind: Philosophical Issues in Biology and Psychology). Cambridge (MA) : MIT Press, 2005. 396 p.
- Schneider T. D.* Molecular Information Theory and the Theory of Molecular Machine [Электронный ресурс]. Электрон. дан. Режим доступа: <http://www-lmmb.ncifcrf.gov/~toms/>
- Thieffry D., Sarkar S.* Forty years under the central dogma // Trends in Biochemical Sciences. 1998. Vol. 23. № 8. P. 312–316.

Half a Century with the Central Dogma of Molecular Biology

N. N. Khromov-Borisov

Saint Petersburg State University, Medical Faculty
St. Petersburg, Russia: Nikita.KhromovBorisov@gmail.com

Central dogma of molecular biology (CDMB) is one of the very few biological statements, which is rather nontrivial, and cannot be deduced from physical laws. Time to time, however, it is still not accepted by some authors up to the verdict that “it appeared to be more detrimental to biology than Lysenkoism”. Controversies about CDMB are rather debates on the words in its formulations and on the meanings of arrows in the “Crick’s triangle”. One of the more attractable definitions of CDMB seems to be “operational” formulations proposed by John Maynard Smith: if a new (“foreign”) protein will be introduced into the cell, or some protein sequence preexisting in the cell will be modified, then such events will not result in appearance of corresponding gene, i. e. new or modified nucleotide sequence, which will be able to code that new (or modified) protein. In modern terms CDMB is an exclusion principle according to which replication, transcription and/or translation of proteins are forbidden.

Keywords: Central dogma of molecular biology, Francis Crick, John Maynard Smith, genetics, molecular biology.

ДЛИТЕЛЬНЫЙ НАПРАВЛЕННЫЙ ОТБОР КАК ИСТОЧНИК НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

А. М. Марвин, К. А. Давиденко, Н. А. Марвин, Л. В. Крысова, О. Н. Антосюк

Уральский государственный университет им. А. М. Горького
Екатеринбург, Россия: kdavidenko@yandex.ru

Осуществлен длительный направленный отбор на частоту встречаемости повреждения крыла одновременно у двух межлинейных гибридов *Drosophila melanogaster* на протяжении 425 поколений с использованием мутации *vestigial*. Была прослежена динамика изменения генотипической среды с использованием таких показателей, как динамика частоты повреждения крыла, экспрессивности и пенетрантности изучаемого признака, жизнеспособности, морфометрии крыла и площади дорзального мезоторакального диска. В ходе отбора было обнаружено неоднократное появление спонтанных мутаций *yellow*, *white* и *scalloped*, в связи с чем нами высказано предположение о наличии мобильных генетических элементов в исследуемых линиях. Изменение направления отбора является наиболее эффективным в отношении мутационного процесса. Факт многократного возникновения спонтанной мутации *scalloped* у гетерозигот по *vestigial* подтверждает взаимодействие продуктов данных генов, выявленное ранее Halder G. и Carroll S. B. на молекулярном уровне.

Ключевые слова: *Drosophila melanogaster*, длительный направленный отбор, генетическая ассимиляция, *vestigial*, *scalloped*, жизнеспособность, морфометрия крыла.

Вопрос об источниках наследственной изменчивости и творческой роли отбора неизменно занимает важное место в эволюционном учении на протяжении всей его истории. Одним из важнейших следствий физиологической гипотезы мутационного процесса, выдвинутой Михаилом Ефимовичем Лобашевым в 1947 г. (Лобашев, 1976), является тезис о зависимости уровня генетической изменчивости от направления отбора и степени адаптации селектируемых линий повреждающим фактором среды. Согласно этой гипотезе, чем меньше организм приспособлен к тем или иным факторам среды, действующим на него, тем эффективнее эти факторы индуцируют процесс мутационных изменений, «а изменение направления отбора или ускорение направления его темпов одновременно сопровождается обязательным повышением темпов мутационной изменчивости». Справедливость подобных утверждений неоднократно подтверждалась в ходе экспериментов по длительному направленному отбору, в том числе и на дрозофиле.

Данная работа посвящена изучению генетических последствий длительного направленного отбора и источников генетической изменчивости в инбредных линиях дрозофилы, селектируемых на частоту встречаемости повреждения крыла типа «вырезка». Поскольку согласно литературным данным в основе повреждений крыла дрозофилы типа «вырезка» лежит явление апоптоза, взятый за основу селекционной работы признак имеет сложную молекулярно-генетическую природу. Исходя из этого, можно высказать предположение, что, когда речь идет о направленном отборе, то, по сути дела, говорится о так называемом «генетическом поиске» на уровне процессов, обуславливающих апоптоз. Экспериментальные данные, представленные в докладе, являются результатом исследований лаборатории генетики

УрГУ на протяжении последних 17 лет. В качестве исходного материала нами были выбраны межлинейные гибриды от скрещивания мутантных линий *vestigial* (*vg*) и *Bar*, а также ряда линий дикого типа. В 1935 г. Р. Гольдшмидт показал, что иногда в результате скрещивания особей *vg* на особей дикого типа, у гибридов F_1 можно наблюдать характерные повреждения дистальной части крыла в виде насечек или вырезов. Несколько позднее этим же автором была обнаружена подобная картина повреждения как в ходе рентген-облучения (рентгенморфозы), так и при обработке рядом химических соединений на стадии личинки (хемоморфозы), обозначенная им «К N». В случае рентген- и хемоморфозов наследования в последующих поколениях не наблюдалось. Подобного рода наблюдения, которые впоследствии нашли неоднократное подтверждение (Goux, 1973), представляют собой благодатный материал для изучения механизмов, лежащих в основе генотипической адаптации. Многочисленными литературными источниками было показано, что в ходе формирования крыла особей мутантной линии *vg* имеет место обширный апоптоз, в результате чего крыло имаго характеризуется не только значительным уменьшением площади, но и отсутствием целого ряда структур (Fristrom, 1968; Bownes, Roberts, 1981; O'Brochta, Briant, 1983). Как показали эксперименты Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1939) и последующих авторов (Green, Oliver, 1940), повреждение крыла типа «вырезка» у межлинейных гибридов с использованием мутантной линии *vg* наследуется, а ее частота способна повышаться в ходе отбора.

Всё это позволило высказать предположение, что данная модельная система может быть использована для решения поставленной цели: изучить влияние длительного направленного отбора на частоту встречаемости повреждения крыла у межлинейных гибридов на процессы изменения генотипической среды.

Материалы и методы

Линии Drosophila melanogaster, использованные в работе. В основном эксперименте нами были использованы следующие линии *Dr. melanogaster*: линия дикого типа *Canton-S*, линия *Bar* (B, I-57.0), *vestigial* (*vg*, II-67.0). В ходе межлинейной гибридизации *Bar* × *vg* созданы две основные линии дрозофилы, претерпевшие 425 поколений отбора: *Bar sv2* (полосковидный глаз, повреждения на обоих крыльях), *Bar⁺⁺ sv2* (круглый глаз, повреждения на обоих крыльях). Общая выборка — около 1 млн особей, индивидуально проанализированных на частоту встречаемости повреждений крыла.

Метод комплексного анализа жизнеспособности. В целях количественной и качественной оценки наблюдаемого явления «генетической ассимиляции» нами были использованы такие параметры оценки жизнеспособности, как средняя индивидуальная плодовитость за 10–12 дней опыта, частота встречаемости эмбриональных и постэмбриональных леталей. Общая выборка проанализированных яиц — свыше 300 тыс.

Метод анализа морфологической изменчивости крыла дрозофилы. Для оценки динамики изменения картины морфогенеза крыла, которая сопровождается процессом генетической ассимиляции в ходе отбора, мы использовали морфометрический анализ крыла по 24 показателям с последующей программной обработкой с применением метода дискриминантного анализа. В ходе этой работы было осуществлено около 150 тыс. промеров.

Для объективной оценки процесса апоптоза на уровне дорзального мезоторакального диска был осуществлен анализ площади крыловых дисков в у. е. на поздней стадии третьего личиночного периода с учетом половых различий. Всего было использовано около 1000 дорзальных мезоторакальных дисков.

Метод оценки пространственной картины повреждения крыла. Было выделено 9 базовых типов повреждения крыла, охватывающих все ячейки дистальной части. Это позволило охарактеризовать количественно все варианты повреждений и на их основе дать количественную оценку повреждаемости каждой из пяти ячеек.

Результаты и обсуждение

Как мы уже отмечали выше (Goux, 1973), частота встречаемости повреждения крыла типа «вырезка» у межлинейных гибридов с использованием мутации *vestigial* в F_1 может быть различной — от 0,2 до 74 %, в зависимости от линии дикого типа. Поэтому в качестве предопыта нами были получены межлинейные гибриды с использованием 10 различных типов линий дикого типа. Максимальная частота встречаемости повреждения крыла в F_1 составила 10 % (линия Host), тогда как минимальная — 0,8 % (линия Крым). Однако к F_{11} отбора эти различия нивелируются и составляют 70–75 %. Следовательно отбор по изучаемому признаку эффективен и достаточно жестко контролируется.

Согласно литературным данным (Silber, Becker, 1981; Sin, 1982; Silber et al., 1989; Silber, 1993; Zieder et al., 1996) и нашим предыдущим исследованиям, у мутантной линии *vg* уже на самых ранних этапах эмбрионального развития можно обнаружить нарушения как синтеза ДНК, так и белка. Таким образом, мутация *vg* оказывает ярко выраженный плейотропный эффект (Halder et al., 2001).

Кроме того, наиболее характерным для мутации *vg* является повышение активности фермента гипоксантин-гуанин-фосфорибозил трансферазы (ГГФТ), в результате чего наблюдается увеличенная концентрация предшественников ДНК. Уровень данной активности существенно снижается у гетерозигот, однако продолжает оставаться на достаточно высоком уровне. На морфологическом уровне это сопровождается у гетерозигот незначительным изменением, по сравнению с линией дикого типа, размеров имагинального дорзального мезоторакального диска, крыла и других параметров.

С другой стороны, в линиях дикого типа различного происхождения можно обнаружить значительное снижение активности фермента дигидрофолатредуктазы, которая принимает участие в синтезе пуриновых оснований. Таким образом, появление повреждения крыла у межлинейных гибридов обусловлено снижением активности дигидрофолатредуктазы на фоне повышенной активности ГГФТ. Всё это в целом оказывает влияние на интенсивность апоптоза в структурах крыла в ходе онтогенеза.

В основных наших экспериментах по длительному отбору мы использовали межлинейные гибриды ♀*Bar* X ♂*vg*. Динамика частоты встречаемости повреждения крыла в ходе длительного направленного отбора в различных линиях представлены на рисунках. В линии ♀*Bar* X ♂*vg* в F_1 частота повреждения крыла составила 0,2 % с последующим увеличением в ходе отбора. В F_{12} на основе этой линии были созданы две линии дрозофилы, которые были условно обозначены *Bar cv2* и *Bar⁺⁺cv2*. Различия между этими двумя линиями на первых этапах отбора состояли лишь в том,

что одна линия демонстрировала полосковидные глаза, а другая — круглые. В обоих вариантах частота встречаемости повреждения крыла в F_1 составила 0,2 %.

Во всех трех линиях на первых этапах отбора в течение 30 поколений был прослежен сходный характер картины изменения повреждения крыла в количественном и качественном отношении. Поэтому можно ограничиться характеристикой изучаемых нами процессов генетической ассимиляции на примере одной из них — *Bar св2*. К F_{30} отбора частота встречаемости повреждения крыла в этой линии достигла 90 % (рис. 1).

Использование 9 базовых типов повреждений (морф) позволяет дать не только количественную, но и пространственную характеристику картины повреждения крыла (рис. 2). На первых этапах отбора основной зоной повреждения крыла является первая задняя ячейка и прилегающие к ней субмаргинальная и вторая задняя ячейка, причем повреждения носят, как правило, односторонний характер. В ходе отбора зона повреждения крыла охватывает всё новые ячейки дистальной части крыла. Такого рода картина повреждения косвенно подтверждает предположение

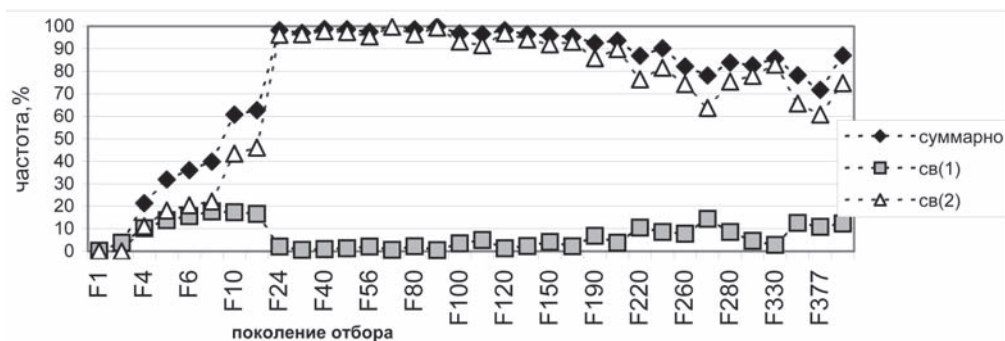


Рис. 1. Динамика частоты встречаемости повреждений крыла типа «вырезка» у межлинейного гибрида *Bar св2* в ходе длительного отбора

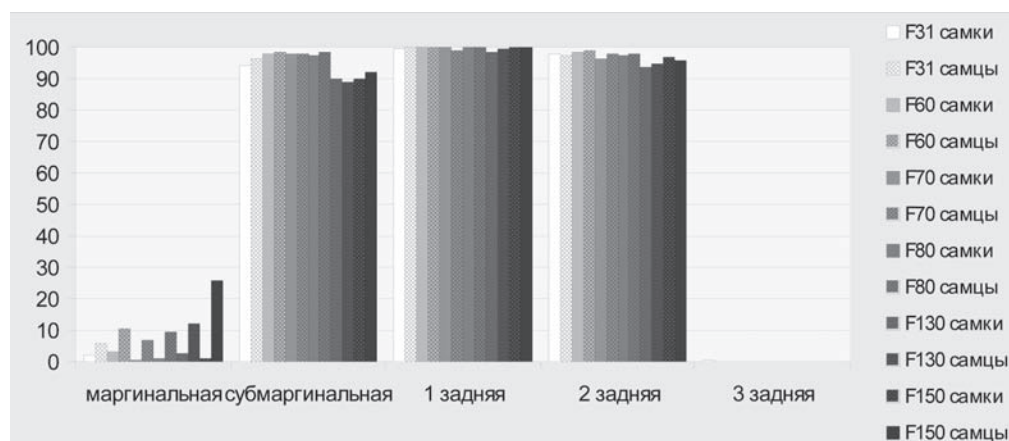


Рис. 2. Динамика частоты повреждения отдельных ячеек крыла особей линии *Bar св2* в ходе длительного отбора

о том, что особи с повреждением крыла по своей природе являются гетерозиготами по *vg*. Из литературных данных известно, что у мутантной линии *vg* основной очаг апоптоза в дорзальном мезоторакальном диске приурочен к строго локализованной зоне и эта зона охватывает в первую очередь первую заднюю ячейку (морфа 3). Данная локальная зона повреждения на цитологическом уровне в ходе отбора расширяет свои границы, охватывая влево и вправо соответствующие ячейки крыла: субмаргинальную и вторую заднюю ячейки.

В ряде случаев интенсивность процесса апоптоза столь сильна, что повреждение охватывает весь крыловой зачаток, в результате чего появляются особи *hemithorax*, у которых отсутствует не только крыло, но и часть *thorax*. Судя по литературным данным, появление длиннокрылых особей типа *hemithorax* составляет 1 : 120 000, тогда как в наших опытах, особенно на первых этапах отбора — 1 : 5000. Данные по изучению площади дорзальных мезоторакальных дисков исходных родительских форм и мутантных подтверждают наличие гибели значительной массы клеток в ходе онтогенеза крыла (рис. 3).

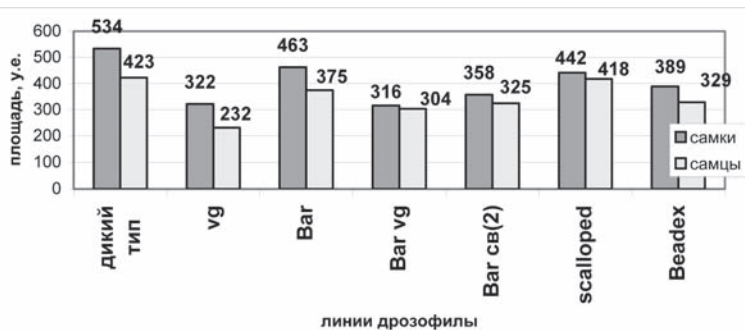


Рис. 3. Площадь дорзального мезоторакального диска в различных линиях дрозофилы, у. е.

Судя по картине расщепления, в отношении рудиментарнокрылых и длиннокрылых особей можно с уверенностью утверждать, что все без исключения особи с повреждением крыла по своей природе гетерозиготы, т. е. vg^+/vg . Во всяком случае, вплоть до 50–60-го поколения отбора в наших линиях методом анализирующего скрещивания среди мух с двух и односторонним повреждением крыла не обнаружено особей по генотипу vg^+/vg^+ .

В 110-м поколении отбора в линии *Bar sv2* была осуществлена минус-селекция в отношении частоты встречаемости повреждения крыла. Аналогичные скрещивания были поставлены и на двух других линиях (рис. 4). Отбор осуществлялся вплоть до F_{16} . На всем протяжении опыта мы наблюдали появление особей (как правило, мужского пола) с повреждением крыла типа «вырезка», правда, с достаточно низкой частотой. В 50 повторностях анализирующего скрещивания с использованием самцов *sv(1)* (повреждено 1 крыло) не было обнаружено ни одного случая появления гетерозиготных особей по мутации *vestigial*. Это позволяло сделать вывод о том, что обнаруженные в ходе минус-селекции особи с повреждением крыла по генотипу являются vg^+/vg^+ . Следовательно, в ходе длительного отбора на протяжении 110 поколений среди особей с двусторонним повреждением крыла помимо генотипа

vg^+/vg присутствуют в определенном количестве и особи vg^+/vg^+ . Другими словами, повреждение дистальной части крыла типа «вырезка» частично базируется на иной генетической основе. Хотя практически отличить повреждения крыла двух разных генотипов визуально не представлялось возможным. В дальнейшем в линии $Bar^{++}cv2$ также были выявлены особи с генотипом vg^+/vg^+ , несущие повреждение дистальной части крыла. Методами генетического анализа было установлено, что наследование данного типа повреждения крыла сцеплено с полом. Таким образом, вновь выделенная морфологическая мутация локализована в X-хромосоме и с большой вероятностью может быть отнесена к локусу *scalloped* (рис. 4). Дальнейшие исследования в этой линии *sd* показали, что ее пенетрантность составляет 60–70 %, а экспрессивность варьирует в значительных пределах, охватывая практически все ячейки дистальной части крыла, но преимущественно первую заднюю, маргинальную и вторую заднюю ячейки.

Аналогичные результаты в отношении выявления и создания мутантной линии *scalloped* были получены в линии $Bar^{++}cv2$, а также произошедших из нее $wBar^{++}cv2$, $ywBar^{++}cv2$ (рис. 4). Дискриминантный анализ с использованием 24 морфометрических показателей крыла позволяет наглядно выявить этот мутантный фенотип крыла, особенно на первых этапах отбора. В ходе плюс-селекции выборки особей $Barcv2$ и мутантной линии *sd* демонстрируют картину последовательного сближения параметров крыла. Как показали наши исследования, в ходе отбора доля особей *sd* (vg^+/vg^+) возрастает (рис. 5).

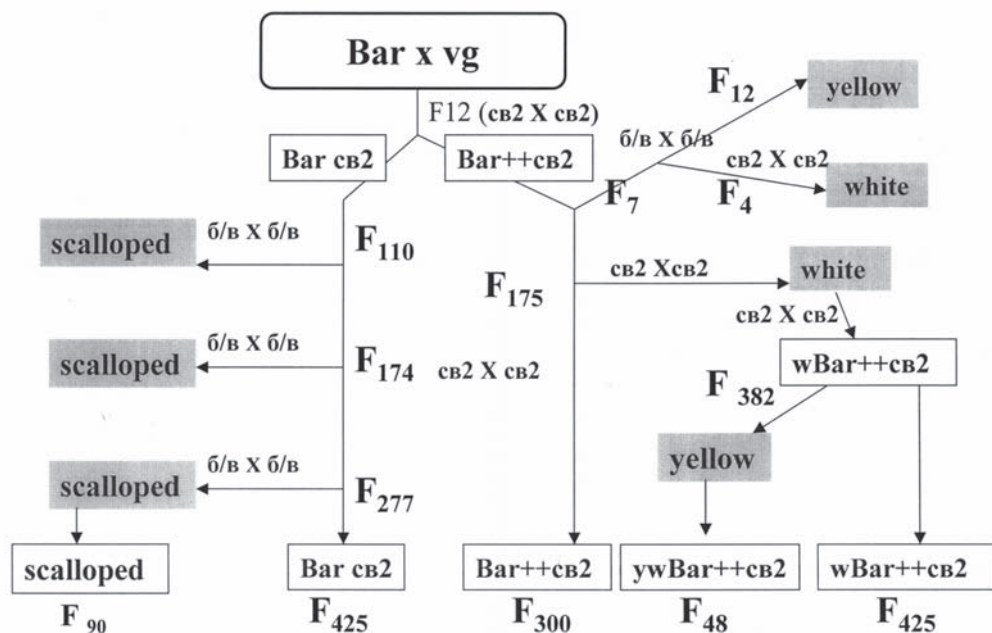


Рис. 4. Схема опытов по изучению влияния длительного направленного отбора на интенсивность спонтанного мутационного процесса

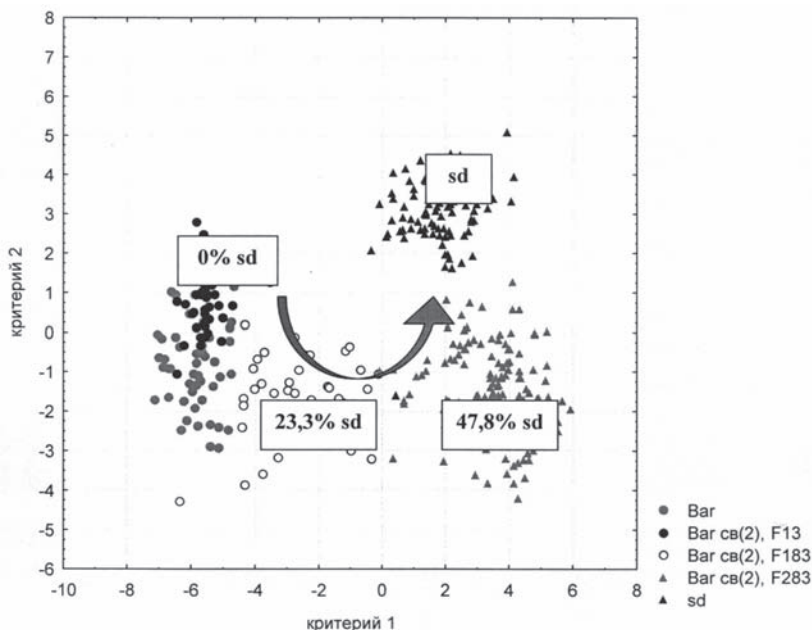


Рис. 5. Динамика изменения генотипической среды в ходе отбора в линии *Bar sv2*

Также для оценки картины последовательного изменения генотипической среды мы использовали комплексный анализ жизнеспособности (рис. 6). В ходе отбора прослеживается последовательное изменение как плодовитости, так и частоты встречаемости доминантных эмбриональных леталей. Высокий уровень появления поздних

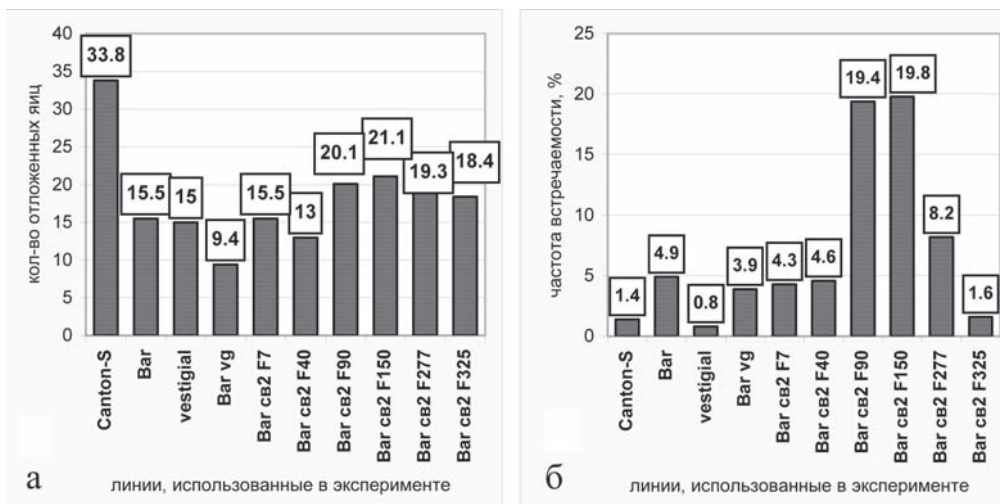


Рис. 6. Средняя индивидуальная плодовитость (а) и частота встречаемости поздних доминантных эмбриональных леталей (б) у родительских линий и межлинейных гибридов *Bar sv2* в ходе отбора на частоту встречаемости повреждения крыла типа «вырезка»

эмбриональных летелей в период $F_{90}-F_{150}$, в основе которых лежат, как правило, хромосомные перестройки, а также неоднократное появление спонтанных мутаций *yellow* и *white* (рис. 4), позволяют высказать предположение о ведущей роли мобильных генетических элементов (МГЭ) в этом процессе. Как известно, локусы *yellow* и *white* рассматриваются в качестве «горячих точек» для МГЭ (Захаренко, 2008). Вполне возможно, что локус *scalloped* в этом отношении имеет сходную природу.

Таким образом, результаты по изучению явления генетической ассимиляции в ходе длительного направленного отбора на частоту встречаемости повреждения крыла, осуществленные нами на базе межлинейной гибридизации, позволяют говорить о том, что отбор может выступать источником наследственной изменчивости. Этот процесс в ряде случаев сопровождается возникновением спонтанных мутаций *yellow*, *white* и *scalloped*.

Следует подчеркнуть, что наиболее результативным в отношении мутационного процесса является изменение направления отбора (рис. 4). Используемые нами критерии анализа процесса генетической ассимиляции — динамика частоты повреждения крыла, экспрессивности и пенетрантности изучаемого признака, жизнеспособности, морфометрии крыла и площади дорзального мезоторакального диска — позволяют проследить наличие постоянных изменений генотипической среды, вне зависимости от появления спонтанно возникающих мутаций. Тем не менее наши данные не позволяют сделать окончательный вывод о том, что обнаруженные нами наследственные изменения возникли *de novo* в ходе отбора, а не являются результатом наличия скрытой наследственной изменчивости у родительских форм (Rutherford, Linquist, 1998).

Исследования поддержаны государственным контрактом №П1709 в рамках федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России».

Литература

- Захаренко Л. П. Анализ каскада видимых мутаций у *Dr. melanogaster* // Дрозофила в экспериментальной генетике и биологии. Харьков : Изд-во ХНУ, 2008. С. 31–33.
- Лобашев М. Е. Физиологическая гипотеза мутационного процесса // Исследования по генетике. 1976. Вып. 6. С. 3–15.
- Bownes M., Roberts S. Regulatory properties of wing disc from the vestigial mutant of *Drosophila melanogaster* // Differentiation. 1981. Vol. 18. № 2. P. 89–96.
- Fristrom D. Cellular degeneration in wing development of the mutant vestigial of *Drosophila melanogaster* // Cell Biology. 1968. Vol. 39. № 2. P. 488–491.
- Goldschmidt R., Gardiner E. J., Kodani M. A remarkable group of position effect // Proceedings of the National Academy of Science of the USA. 1939. Vol. 25. P. 314–317.
- Goux J. M. Variation de la penetrance et de la dominance au locus vestigial chez la drosophile // Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris. 1973. № 277. P. 2413–2415.
- Green M. M., Oliver C. P. The action of certain mutants upon the penetrance of heterosigous vestigial wing in *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1940. Vol. 25. P. 584–592.
- Halder G., Carroll S. B. Binding of the Vestigial co-factor switches the DNA-target selectivity of the Scalloped selector protein // Development. 2001. Vol. 128. P. 3295–3305.
- O'Brochta D., Briant P. J. Cell degeneration and elimination in the imaginal wing discs caused by the mutations vestigial and ultravestigial of *D. melanogaster* // W. Roux Archiv. 1983. Vol. 192. № 5. P. 285–294.

- Rutherford S. L., Linquist S. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution // Nature. 1998 Vol. 396. P. 336–342.
- Silber J., Bazin C., Le Mann A. Vestigial mutant of *Drosophila melanogaster* live better in the presence of aminopterin: increased level of dihydrofolate reductase in a mutant // Molecular & general genetics. 1989. Vol. 218. P. 475–480.
- Silber J., Becker J. Hypoxanthine-guanine-phosphoribosyl-transferase (HGPRT) activity in the vestigial mutant of *Drosophila melanogaster*: Effect of inhibitors of the purine pathway // Genetica. 1981. Vol. 55. P. 217–220.
- Silber J., Le Menn A., Chevillard S., Zieder A., Paumard S. The vestigial locus of *Drosophila melanogaster* is involved in resistance to inhibitors of dTMP synthesis // Molecular and general genetics. 1993. Vol. 241. P. 42–48.
- Sin J. T. A comparison of protein synthesis in imaginal wing discs of wild-type and vestigial of *Drosophila melanogaster* // Insect Biochemistry. 1982. Vol. 12. № 2. P. 207–213.
- Zieder A., Flagiello D., Prouin I., Silber J. Vestigial gene expression in *Drosophila melanogaster* is modulated by dTMP pool // Molecular & general genetics. 1996. Vol. 251. № 1. P. 91–98.

The Long Directed Selection as a Source of Hereditary Variability

A. M. Marvin, K. A. Davidenko, N. A. Marvin, L. V. Krysova, O. N. Antosjuk

Ural State University named after A. M. Gorky
Yekaterinburg, Russia: kdavidenko@yandex.ru

The long directed selection on frequency of occurrence of wing's damages is carried out covered at two interstrain hybrids of *Drosophila melanogaster* simultaneously throughout 425 generations with use of mutation *vestigial*. Dynamics of changes of genotype environment with use of such indicators, as dynamics of frequency of damage of a wing, expression and penetrance of a studied sign, viability, wing's morphometry and the area of dorsal mesothoracic disk has been tracked. During selection numerous occurrence of spontaneous mutations *yellow*, *white* and *scalloped* was revealed, in this connection we come out the assumption of presence of mobile genetic elements in investigated strains. Change of a direction of selection is the most effective concerning mutational process. The fact of repeated occurrence of a spontaneous mutation *scalloped* at vestigial's heterozygotes confirms interaction of products of these genes, revealed earlier by G. Halder and S. B. Carroll at molecular level.

Keywords: *Drosophila melanogaster*, the long directed selection, genetic assimilation, *vestigial*, *scalloped*, viability, wing morphometry.

DYNAMIC PROCESSES SHAPING THE GENE POOLS IN THE NATURAL POPULATIONS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

I. K. Zakharov, Yu. Yu. Ilinsky, O. V. Vaulin, Ya.Ya. Sinyansky, A. M. Bocherikov,
Yu. A. Koromyslov, A. V. Ivannikov, M. A. Voloshina, L. P. Zakharenko,
L. V. Kovalenko, S. V. Cheresiz, N. N. Yurchenko

Institute of Cytology and Genetics, Siberian Department
of the RAS, Novosibirsk, Russia: zakharov@bionet.nsc.ru

A semi-centennial experience in the monitoring of processes that generate gene pools in the natural populations of *Drosophila melanogaster* testifies to the occurrence of mutation outbursts in the history of the species. The observed phenomenology of these events includes: 1) several genes or groups of genes with similar phenotypic expression, which can be involved in a particular outburst; 2) local or global geographical prevalence, the latter referring to a practically simultaneous process occurring in geographically remote populations; 3) outburst duration spanning ~7–11 years; 4) the recurrent mutation vogue phenomena involving particular gene/genes. Transposon invasion in a naïve species as well as recurrent activation of a mobile element were proposed to be the causal processes of the particular observed outbursts. Both the global *singed* mutation outburst, which involved the entire areal of *D. melanogaster* at the territory of the former Soviet Union (in 1973–1979), and the local *yellow* outburst (in 1982–1991), which caused an increase in concentration of mutation and mutability in that locus in a single separate population of Uman' (Ukraine), are characterized by the transition of the involved genes into unstable condition. The latter event was caused by a single mobile element, *hobo*, while the former was related to the activation of several types of mobile elements. Transposable elements, as the facultative genomic components, co-evolve with the genome, and their role in the generation of genetic variability is logical to consider within the conceptual frame of co-adaptive genome — as both the important factors facilitating the ability of genomes to evolve and the major source and evolutionary tool generating the genetic variability in response to environmental changes.

Keywords: populations, gene pool, mutations, mutability, natural selection, *Drosophila melanogaster*, symbiosis, unstable genes, mobile elements.

Since the moment of its publication and for a period of already more than 150 years, the Darwinian theory has been repeatedly challenged by the revisionist attempts. Natural selection, as the cornerstone of the Darwinian evolutionary theory and, subsequently, the central point of the synthetic evolutionary theory as well, was most usually aimed at by the revisionists. Quite often the discoveries of the new biological phenomena or the original biological data obtained with the use of contemporary methods were employed by the Darwinian critics, however, all those biological “novelties” proved to be successfully incorporated into the modernized versions of the synthetic evolutionary theory.

The problem whether the mutability rate is permanent in the wild nature or it may fluctuate throughout the life time of species is crucial for the understanding of the genetic bases of evolution. At the beginning of the last century, Hugo de Vries came up with an idea of special mutational periods in the life time of species, when the hereditary factors are labile or unstable. For a long time these ideas were considered false and were not taken into account. However, along with the development of genetics, experimental data supporting Hugo de Vries' hypothesis began to accumulate. In the 1920th M. Demerec

encountered the phenomenon of gene instability in the laboratory strains of *Drosophila virilis* (Demerec, 1937). Over the following decade, a great deal of communications reporting the increased mutability in laboratory strains of different *Drosophila* species has been made. Mutator genes and highly mutable strains were discovered in the wild nature as well (for review, see Woodruff et al., 1983).

However, the recurrence and other specific traits of mutational outbursts were established only due to a longstanding research of geographically remote natural populations, commenced in the late 1920ties by Sergey S. Chetverikov and his followers and subsequently actively pursued in Russia by several generations of geneticists (see reviews by Golubovsky, Kaidanov, 1995). As a result, the unique data on the dynamics of mutational process in natural populations of *Drosophila melanogaster* have been accumulated, with some Eurasian populations being monitored permanently since 1931 until now (Берг, 1948, 1961; Berg, 1966, 1982; Дубинин, 1966; Голубовский и др., 1974; Zakharov et al., 2001; Захаров и др., 2008).

Here, the results of the four decades of research in this area carried out in our lab are presented. Taken together with the previous research data obtained in the populations of the same area, they evidence the regularity of mutation outbursts accompanied by unstable allele occurrence. Mutational outbursts may be local or may involve remote populations in a short period of time; the latter phenomenon being referred to as the “mutational vogue” (Голубовский и др., 1974; Golubovsky, 1980; Berg, 1982). The mutational outbursts usually damp out within ~7–11 years. We were the first to report the secondary outburst or the “recurrent mutational vogue” of the *yellow* gene (*y*; 1–0.0) (Захаров, Голубовский, 1985).

Genetic and molecular analysis of unstable alleles isolated from the wild indicated at the insertional nature of their instability (Golubovsky et al., 1977; Голубовский, Беляева, 1985; Yurchenko et al., 1984; O'Hare et al., 1998; Грачева и др., 1998). Hence, such mutation outbursts could have been caused by the sporadic activation/invasion of genetic mobile elements, although the key events leading to such activation still remain under question. However, one of the causative mechanisms underlying the periodical mobile element activation should, obviously, be related to the biocenotic interaction of populations with infective agents.

Long-standing observations enabled us and others to establish two types of abrupt mutability fluctuations. The first is related to the fluctuation of the overall mutability rate evaluated by the total frequency of lethal mutations in a given chromosome. This sort of event is typical both for laboratory strains and the strains isolated from the nature (Green, 1977; Golubovsky et al., 1977; Woodruff, 1983). This paper focuses on another type of events associated with fluctuating concentration and mutability of particular genes (Zakharov, 2001; Zakharov et al., 2001).

Mutational vogue of different genes phenotypically similar to *abnormal abdomen* mutation

In 1968, an increased frequency of anomalies similar to the previously known *abnormal abdomen* mutation was observed in all studied *D. melanogaster* populations (Berg, 1972 a, b, 1973, 1974; Голубовский и др., 1974). As a rule, anomalies had a semidominant inheritance. These mutations differed in localization (sex-linked or autosomal), in penetration and expression. This variability is the source of a certain subjectivity

in discrimination between the wild-type phenotype and weakly expressed mutation. Despite that, an increased concentration of *abnormal abdomen*-like phenotypes as well as their stronger expression in females are evident (Berg, 1974; Golubovsky, 1980).

Two outbursts in *yellow* — the global and the local one

Beginning in 1937, in numerous remote populations of *D. melanogaster* of the former Soviet Union, an increased concentration of *yellow* body mutation (*y*; 1–0.0) was detected. An increase in mutation concentration was accompanied with (or resulted from) the increased mutability rate of phenotypically wild-type *yellow* alleles (Гершензон, 1941; Дыцева, 1948). The frequency of mutation of those alleles from phenotypically *yellow*⁺ to *yellow* peaked to the values of 0.02–0.08 %. In other words, phenotypically wild-type alleles of the *yellow* locus were highly unstable. Unfortunately, the reversion frequency of mutant derivatives has not been studied at that period.

Mutational outburst of *yellow* gene in 1930–1940-ties is referred to as a global one as it involved 35 populations studied over this period in the European and Asian parts of the Soviet Union. The concentration of mutant *yellow* chromosomes reached 0.2 %; and the mutability of some *y*⁺-alleles was up to 0.4 % (Дыцева, 1948). This outburst lasted for at least a decade. In 1946, an acute drop in mutability of *yellow* locus (as compared to 1937), was found in two populations of Tiraspol (Moldavia) and Uman (Ukraine), although *yellow* allele concentration in Uman still stood high (Берг, 1948).

In the same period, an increased mutational activity in other sex-linked genes was observed as well. Increased mutability in *white*, *singed* and *forked bristles* loci was found in two populations of Voronezh (Central Russia) and Dushanbe (Central Asia) (Дыцева, 1948; Berg, 1966).

In the subsequent to this outburst decades, the concentration and frequency of *yellow* mutations lied background (0.04 % and below) (Берг, 1961, Berg, 1966).

A remarkable exception is the *D. melanogaster* population in Uman, where we observed a strong rise in the concentration of *yellow*-X-chromosome beginning from 1981 (Захаров, Голубовский, 1985; Голубовский и др., 1987; Zakharov, Skibitsky, 1995; Захаров и др., 1995; Грачёва и др., 1998). Year by year, we monitored the dynamics of the Uman' population outburst. In the period of 1981–1991, an increased concentration of *yellow*-X-chromosome observed in the males averaged the frequency of 0.9 % (N=11,139), while the frequency of heterozygous females carrying *yellow*-X-chromosome averaged to 1.7 % (N=3,217), and in females inseminated in nature by *yellow*-mutant males the average frequency of *yellow*-X-chromosome was 0.8 % (N=2,609). Thus, the mean concentration of *yellow* X-chromosomes in Uman over the studied period equaled to 0.9 % (N=20,182), which is a 30-fold increase compared to the background concentration of *yellow* mutations (0.03 %) (N=198,210).

The phenomenon of increased mutability (10^{-2} – 10^{-4}) of phenotypically mutant and wild-type *yellow* alleles in Uman, discovered in 1980th, can be explained by recurrent inversions and reinversions of the regulatory region of *yellow* gene flanked by the copies of *hobo* transposon. Most of the molecular events accompanying this process occur with no visible phenotypical changes. The fly strains from Uman and their derivatives seem to remain phenotypically stable, however, following several generations of lab culturing they can change the molecular-genetic characteristics of the *yellow* locus. Thus, the level of instability in *yellow* locus, as evaluated by the phenotypical changes, is, in fact, underesti-

mated. Phenotypical instability in *D. melanogaster* strains from Uman can be lost during their lab maintenance. In some strains, however, it can be induced by the series of crosses with laboratory stocks carrying the attached X-chromosomes. Therefore, the saturating crosses with laboratory stock can induce genetic instability. In our work, the major mechanism generating genetic heterogeneity in the *yellow* locus of *D. melanogaster* is shown to be mediated by *hobo* element. An increased frequency of recessive lethal mutations in *y*²⁻⁷¹⁷-X-chromosome from Uman is, possibly, due to the reinsertions of mobile elements, which are the major cause of spontaneous mutations in *Drosophila melanogaster*.

Global mutation outburst of *singed* gene

In 1973, some researchers have independently found the sharp increase in mutational frequency of *singed* gene (*sn*; 1–21.0) in the populations of Caucasus and Central Asia (Berg, 1974; Иванов, Голубовский, 1977). Subsequently, starting from 1975, phenotypically and genetically different alleles of *singed* (mutant males and *sn*/+ heterozygous females) were isolated from different remote populations (Golubovsky, 1980; Захаров, 1984; Захаров, Голубовский, 1984; Захаров и др., 1995). A hundred-fold increase in mutability level of *singed* has been observed. For example, in 1974–1977, the observed mutability was equal to $0.2\text{--}0.5 \times 10^{-3}$ and the concentration of heterozygous females averaged to 0.1 % in North Caucasian and Trans Caucasian *D. melanogaster* populations. Starting from 1980, both the frequency and concentration of *singed* mutations began to decrease. This outburst of *singed*, thus, lasted for 7 years and was related to the activation of *hobo* and other mobile elements. For example, insertion of *hobo* element caused the genetical instability of *singed-49* X-chromosome, the derivative alleles of which were studied in details by molecular-genetic methods (Yurchenko et al., 1984; O'Hare et al., 1998). *Singed-49* X-chromosome was remarkable due to the fact that it was carrying the *sn*⁴⁹: *Tn-clw* transposon, the naturally occurring in the wild genetically engineered construct. In this system, all mutational transitions fall into 4 clusters, characteristic for the phenotypical expression of their unstable *singed*-derivatives, the directions and frequencies of mutation transitions of the latter, as well as the character of expression of *club-wing* mutation.

Male Recombination class of mutators and the lethal mutations in chromosome 2 in the natural populations of *D. melanogaster*

We study the MR-class of mutator genes detected by their ability to induce recombination in the progeny of *D. melanogaster* males and their effects on the viability of homozygotes for chromosome 2 obtained from the different Eurasian natural populations. In 1988 and 1990, as much as 201 chromosomes isolated from Dushanbe population were studied for MR-activity yielding 54 chromosomes (26.9 %) MR-positive, one of which (0.5%) was classified as a strong MR-factor with recombination frequency over 0.5 %. In 1993, in Uman population, fifteen chromosomes 2 out of 83 studied (18.1 %) carried MR factors, one of which (1.2 %) was strong. Populations of Pospelikh, Zmeinogorsk, and Gorno-Altai studied in year 1992 yielded 25 MR-chromosomes out of 85 chromosomes studied (29.4 %), with one of them (1.2 %) being a strong MR factor. In 2001, we studied the MR-activity of 55 chromosomes from Bishkek and Tashkent populations and detected 39 MR-chromosomes (70.9 %), 25 out of which (45.5 %) being the strong MR factors. These data show that the frequency of MR-chromosomes found in Central

Asian populations in 2001 (70.9 %) was twice as high as the MR-frequency observed in the period of 1988–1992 in the different populations of Northern Eurasia (see also: Ivanikov et al., 1995). Noteworthy, the fraction of strong MR-chromosomes in Central Asia in 2001 (45.5 %), is also considerably higher than previously (1.2 %).

MR factors are known to induce a wide range of mutations. It seems logical to assume that the high concentration of MR-chromosomes in populations and a high fraction of strong MR factors among them would increase the concentration of the lethal mutations in those populations. In 1990, we studied 240 chromosomes 2 from Dushanbe population and detected 41 lethal chromosomes (17.1 %). As much as 25 chromosomes 2 out of 136 studied (18.4 %) in 1991 in Uman population were carrying lethal mutations. In populations of Bishkek and Tashkent, as much as 17.5 % of chromosomes 2 (58 out of 332) collected in year 2001 were also carrying lethal mutations (the combined data for both populations). Obviously, the concentrations of the lethal mutations in Dushanbe (1990) and Uman (1991), 17.1 % and 18.4 %, respectively, do not differ much from those in Bishkek and Tashkent (2001), 17.5 % (Иванников и др., 2008).

Our data, therefore, suggest that the two-fold increase in concentration of MR-chromosomes accompanied by a manifold increase in the fraction of strong MR factors, observed in the last decade, obviously, did not effect the concentration of lethal mutations in the natural populations of *D. melanogaster*.

Wolbachia*, an endosymbiont in natural populations of *D. melanogaster

An endosymbiotic alpha-proteobacteria, *Wolbachia*, is prevalent among arthropod and filarial nematode hosts and is characterized by vertical transmission. *Wolbachia* causes reproductive abnormalities in the host species, which represent the mechanism of spread of infected cytoplasm in the population (Hilgenboecker et al., 2008). Here, isofemale lines established from fly collections from the Eurasian populations of *D. melanogaster* were screened for *Wolbachia* infection. *Wolbachia* were genotyped by the use of 5 variable markers: insertion of *IS5* sequence into two loci, number of repeats of two mini-satellites, and an inversion. In this study, 665 isofemale lines isolated from the natural populations of *D. melanogaster* from the Ukraine, Belarus, Moldavia, the Caucasus, Central Asia, the Urals, Udmurtia, Altai, Western and Eastern Siberia, and the Russian Far East since 1974 were screened (Илинский, Захаров, 2007, 2009; Ilinsky, Zakharov, 2007). *Drosophila* populations of the Caucasus, Central Asia, and Altai were found to be heterogenic in the genotypes of prevalent cytoplasmic *Wolbachia* infection. *wMel* is the most widespread *Wolbachia* genotype found in all of the studied populations. *wMelCS2* genotype was sporadically occurring in the Eastern European populations while regularly found in the Asian and Altai populations. *wMelCS* was sporadically found only in the latter populations. The interaction of genes and genomes of the host species and its symbiont plays an important part in structuring the ecological relation between the two species (Воронин и др., 2009; Илинский, Захаров, 2009).

Genetic variability in populations, insertion mutagenesis and natural selection

The data accumulated during 5 decades of monitoring over the mutation process in natural populations of *D. melanogaster* allow the conclusion that mutational outbursts are regular events in the life of the species. The population phenomenology of these events

is as follows: 1) The outbursts may involve a particular genome locus or a group of genes with similar phenotypic expression; 2) The outbursts may be local or global, the latter preferring to an almost synchronous spread across numerous remote populations; 3) Life span of a particular outburst may last for ~7–11 years; 4) The mutational vogue of a particular gene can be recurrent.

The mutation outbursts are accompanied by transition of particular genes into unstable state. This statement is clearly demonstrated by the example of the global outburst of *singed*. In this case, for the first time a set of mutant unstable alleles was isolated from nature; and the instability was dissected by genetic analysis. Alleles were found differing both in phenotype as well as in the direction and mutation frequency in germ and somatic cells.

On the basis of genetic data obtained from natural populations, and prior to the discovery of mobile elements in *Drosophila*, a conclusion was made that unstable *sn*-alleles in the wild were generated by insertional mechanism (Green, 1977; Golubovsky *et al.*, 1977). This conclusion was supported by molecular genetic data, as well as by *in situ* hybridization to salivary gland polytheneic chromosomes (Голубовский, Беляева, 1985). Although the *sn* locus is a “hot spot” for *P*-element insertion, the global outburst of *singed* locus was found to be associated with activation of other mobile elements, as well. Besides, these elements were activated in one and the same population. In such a way, in two X chromosomes from Far East population studied in 1975, the unstable mutations occurred. One of them was caused by *P*-element insertion, whereas the other — by *mdg3*. In the *sn*⁴⁹ allele, a large inserted sequence of *hobo*-element origin was detected in the first intron of *singed* gene, and dissected in detail by molecular genetic methods (O’Hare *et al.*, 1998).

The origin of many alleles of the *yellow-2* type are related to the insertion of the *mdg4* or *gypsy* mobile element (Biessman, 1985; Geyer *et al.*, 1988). The outburst in *yellow-2* is caused by *hobo*-mobile element insertion (Грачева и др., 1998).

Thus, the stable and unstable mutations that appear during the outburst period are related to the activation of different mobile elements, which are capable to site-specific insertion mutagenesis.

Let us consider *abnormal abdomen* mutation. In this case, we observe the abrupt increase of mutability and population concentration of phenotypically similar mutations in different loci. The phenomenon of this kind is referred to as “heterogeneity of similar phen”. Heterogeneity of similar phen in *Drosophila* was observed in the cases of insertional and viral mutagenesis (Gazaryan *et al.*, 1987).

We will illustrate the situation by the example of *singed* loci, which is better studied by the methods of molecular and population genetics. This locus is a target for *P*-element insertion both under the action of MR-like mutators and as a result of their activation in the system of hybrid dysgenesis (Green, 1977; Brookfield, Mitchell, 1985; Roiha *et al.*, 1988; Engels, 1989; Ладвищенко и др., 1990). Two facts are in a good agreement with these data. First, Male Recombination factors are of widespread occurrence throughout the studied populations (Ivannikov *et al.*, 1995). Second, a predominance of *P*-insertions amongst the samples isolated from nature during the *singed*-allele burst.

On the other hand, *P*-DNA replicas began to spread in Eurasian populations of *D. melanogaster* (as in the case of populations studied by us) only in 1960ties (Anxolabehere *et al.*, 1988; Kidwell, 1994), whereas the increase of *singed* mutability was registered even in 1930-1940ties. Besides, the individuals from natural populations characterized by *singed* gene burst, according to our data, fall in the M-cytotype. Moreover, these individuals carry

deleted variants of the *P* element. These variants were denoted as *KP* and were found first in the Krasnodar population (Black et al., 1987). They turn out to be dispersed throughout the whole species areal (Read, Gibson, 1993). The action of *KP* leads to suppression of full-sized replicas transposition, although the presence of *KP* replicas in genome is not always necessary for *P*-mediated instability to be suppressed (Otori et al., 1994).

Thus, the relation between *P*-element replicas distribution at the end of 1960ties in Eurasian populations and *singed* gene mutability outburst in 1973 does exist, but the former is not the direct and the only cause of mutability outburst in this locus. All the more difficult is to explain the reason of the other types of outbursts registered more than half of a century ago. To our opinion, the common biological approach is required for the search of the factors and key events that shape the population and genetic regular pattern of mutational bursts.

Stable and unstable mutations occurring during the outburst period are therefore associated with the activation of different mobile elements capable of site-specific insertion.

This brings up the questions: how can mobile elements be activated in nature? Which processes trigger activation? How are these processes synchronized in geographically remote populations? Why this activation demonstrates wave-like pattern? Why insertion of mobile elements is site specific? Only tentative answers to such questions can be given (Kidwell, Lish, 2001).

Investigation of insertion mutagenesis, in case of insertion alleles isolated from natural populations of *D. melanogaster*, allows us to understand the complex pattern of genetic events caused by insertion mutations at different levels and to gain more knowledge about the nature of genetic variability in natural populations (Golubovsky, Kaidanov, 1995; Захаров и др., 2008).

The mechanism of action/manifestation of transposable elements lies in induction of mutations and recombinations, which increase the mutability rate and expand the potential of combinatorial variability. Still, even on this background, the role of the selection remains the same.

Transposable elements, as the facultative elements of the genome, co-evolve with the genome, and their role in the generation of genetic variability is logical to consider within the concept of co-adaptive genome. Transposable elements are being currently considered as both the important factors facilitating the ability of genomes to evolve and the major source and evolutionary tool generating genetic variability in response to environmental changes.

All the species in biocenosis are subjected to infections with microorganisms (most often, of viral origin). The temporal dynamics of this interaction may be of pulse, wave-like mode. It may cause synchronized alteration of gene pool in populations because the transmission of infections agent is incomparably higher rather than usual migration of the individuals of the host species. This may cause both local and global bursts of infections (Andrewes, 1967).

In conclusion, the results of the analysis given in the present paper and some other data give evidence that facultative genetic elements of the combined nuclear/cytoplasmic genome (including different classes of mobile elements, microorganisms, and viruses) play a significant role in spontaneous mutagenesis and in structuring the natural population gene pools (Temin, Engels, 1984; Smith, Corces, 1991; Golubovsky, 1995). Spontaneous mutagenesis can be considered as a two-stage process. At the first stage, the facultative genome elements are activated by some currently non-identified weak, non-mutagenic

environmental factors. They cause inherited genotypic alterations, which, as a rule, do not exceed the limits of morphophysiological norm. Such alterations may be considered as pre-mutational. Only at the second stage of mutagenesis, the classical gene or chromosomal mutations appear under the influence of facultative genome elements.

Thus, the modern genetics carries on the description and characterization of the mutations, describes novel mechanisms of mutagenesis as well as differential expression of particular gene systems, thus expanding the described field of the raw material for evolutionary changes, the substrate, with which the selection works.

This work was supported partly by Russian Foundation for Basic Research No. 99-04-00872-a, and by Program of Basic Research of the Presidium Russian Academy of Sciences "Biological diversity" № 23.30.

References

- Берг Р. Л. О взаимоотношении между мутабельностью и отбором в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Журнал общей биологии. 1948. Т. 9. № 4. С. 299–313.
- Берг Р. Л. Мутация «желтая» (*yellow*) в популяции *Drosophila melanogaster* г. Умани // Вестник Ленинградского университета. 1961. № 3. Сер. Биол. Вып. 1. С. 77–89.
- Воронин Д. А., Бочерилов А. М., Баричева Э. М. и др. Влияние генотипического окружения хозяина — *Drosophila melanogaster* — на биологические эффекты эндосимбионта *Wolbachia* (штамм *wMelPop*) // Цитология. 2009. Т. 51. № 4. С. 335–345.
- Гершензон С. М. Новые данные по генетике природных популяций *Drosophila melanogaster* // Статьи по генетике. Институт зоологии Академии наук УССР. 1941. № 4–5. С. 13–39.
- Голубовский М. Д., Беляева Е. С. Вспышка мутаций в природе и мобильные генетические элементы: изучение серии аллелей локуса *singed* у *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1985. Т. 21. № 10. С. 1662–1670.
- Голубовский М. Д., Захаров И. К., Соколова О. А. Анализ нестабильности аллелей гена *yellow*, выделенных из природной популяции дрозофил в период вспышки мутабельности // Генетика. 1987. Т. 23. № 9. С. 1595–1603.
- 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.
- Грачева Е. М., Захаров И. К., Волошина М. А. и др. Вспышки мутаций гена *yellow* в природной популяции *Drosophila melanogaster* связаны с инсерцией транспозона *hobo* // Генетика. 1998. Т. 34. № 4. С. 462–468.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. 744 с.
- Дусеева Н. Д. Распространение высокой мутабельности в *yellow* в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Доклады Академии наук СССР. 1948. Т. 59. № 1. С. 151–153.
- Захаров И. К. Генетика природных популяций *Drosophila melanogaster*: колебание мутабельности и концентрации аллелей гена *singed* в природных популяциях // Генетика. 1984. Т. 20. № 8. С. 1295–1304.
- Захаров И. К., Голубовский М. Д. Серия нестабильных аллелей гена *singed*, выделенных из природных популяций *Drosophila melanogaster*: закономерности мутирования // Генетика. 1984. Т. 20. № 7. С. 1117–1124.
- Захаров И. К., Голубовский М. Д. Возвращение моды на мутацию *yellow* в природной популяции *Drosophila melanogaster* г. Умани // Генетика. 1985. Т. 21. № 8. С. 1298–1305.
- Захаров И. К., Ваулин О. В., Илинский Ю. Ю. и др. Источники генетической изменчивости в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Информационный вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 112–126.

- Захаров И. К., Иванников А. В., Скибицкий Е. Э. и др. Генетические свойства аллелей генов X-хромосомы, выделенных из природных популяций *Drosophila melanogaster* в период вспышки мутаций // Доклады Академии наук. 1995. Т. 341. №1. С. 126–129.
- Иванников А. В., Сиянский Я. Я., Юрченко Н. Н. и др. Летальные мутации в популяциях *Drosophila melanogaster* Северной Евразии // Информационный вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 3. С. 392–398.
- Иванов Ю. Н., Голубовский М. Д. Повышение мутабельности и появление мутационно-нестабильных аллелей локуса *singed* в популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1977. Т. 13. № 4. С. 655–666.
- Илинский Ю. Ю., Захаров И. К. Характеристика инфицированности цитоплазматическим эндосимбионтом *Wolbachia* популяции *Drosophila melanogaster* Умани // Доклады Академии наук. 2007. Т. 413. № 4. С. 561–563.
- Илинский Ю. Ю., Захаров И. К. Цитоплазматическая несовместимость у *Drosophila melanogaster*, обусловленная различными генотипами *Wolbachia* // Экологическая генетика. 2009. Т. 7. № 2. С. 11–18.
- Ладвищенко А. Б., Могила В. А., Георгиев П. Г. и др. Супернестабильные системы у *Drosophila melanogaster*. Анализ мутаций локусов *singed* и *cut* // Генетика. 1990. Т. 26. № 7. С. 1133–1143.
- Andrewes C. H. The Natural History of Viruses. L. : Weidenfeld and Nicolson. 1967. VIII, 237 p.
- Anxolabehere D., Kidwell M. D., Perique G. Molecular characteristics of diverse populations are consistent with the hypothesis of recent invasion of *Drosophila melanogaster* by mobile P elements // Molecular Biology and Evolution 1988. Vol. 5. P. 252–269.
- Berg R. L. Studies on mutability in geographically isolated populations of *Drosophila melanogaster* // Mutations in Populations / ed. by R. Yoncariv. Prague : Czechoslovak Academy of Sciences, 1966. P. 61–74.
- Berg R. L. The inheritance of *abnormal abdomen* in the offspring of wild males of *Drosophila melanogaster* // Drosophila Information Service. 1972a. Vol. 48. P. 67.
- Berg R. L. A sudden and synchronous increase in the frequency of *abnormal abdomen* in the geographically isolated populations of *Drosophila melanogaster* // Drosophila Information Service. 1972b. Vol. 48. P. 94.
- Berg R. L. A further study of the rate of abnormal abdomen (aa) in geographically isolated *D. melanogaster* population // Drosophila Information Service. 1973. Vol. 50. P. 92.
- Berg R. L. A simultaneous mutability rise at the *singed* locus in two out three *Drosophila melanogaster* populations studied in 1973 // Drosophila Information Service. 1974. Vol. 51. P. 100.
- Berg R. L. Mutability changes in *Drosophila melanogaster* populations of Europe, Asia and North America and probable mutability changes in human populations of the USSR // Japanese Journal of Genetics. 1982. Vol. 57. P. 171–183.
- Biessman H. Molecular analysis of *yellow* gene (*y*) region of *Drosophila melanogaster* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1985. Vol. 82. P. 7369–7373.
- Black D. N., Jackson M. S., Kidwell M. G., Dover G. A. KP elements repress P-induced hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster* // The EMBO Journal. 1987. Vol. 6. P. 4125–4135.
- Brookfield J. F. Y., Mitchell S. F. P-M hybrid dysgenesis using geographically separated P-strains of *Drosophila melanogaster* // Heredity. 1985. Vol. 55. P. 163–165.
- Demerec M. Frequency of spontaneous mutations in certain stocks of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1937. Vol. 22. P. 469–478.
- Engels W. R. P elements in *Drosophila melanogaster* // Mobile DNA / eds. D. E. Berg, M. M. Howe. Washington DC : American Society of Microbiology, 1989. P. 437–484.
- Gazaryan K. G., Nabirochkin S. D., Shibanova E. N. et al. Unstable visible mutations induced in *Drosophila melanogaster* by injection of oncogenic virus DNA into polar plasm of early embryos // Molecular and General Genetics. 1987. Vol. 207. P. 130–141.
- Geyer P. K., Green M. M., Corces V. G. Reversion of *gypsy*-induced mutation at the *yellow* (*y*) locus of *Drosophila melanogaster* is associated with the insertion of a newly defined transposable

- element // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1988. Vol. 85. P. 3938–3942.
- Golubovskiy M. D. Mutational process and microevolution // *Genetica*. 1980. Vol. 52/53. P. 139–149.
- Golubovskiy M. D. Mobile genetics and forms of heritable changes in eukaryotes // Биополимеры и клетка. 1995. Т. 11. № 2. С. 29–38.
- Golubovskiy M. D., Ivanov Yu. N., Green M. M. Genetic instability in *Drosophila melanogaster*: putative multiple insertion mutants at the *singed bristle* locus // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1977. Vol. 74. №. 7. P. 2973–2975.
- Golubovskiy M. D., Kaidanov L. Z. Investigation of genetic variability in *Drosophila* populations // Genetics of natural populations: the continuing importance of Theodosius Dobzhansky. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1995. P. 188–197.
- Green M. M. Genetic instability in *Drosophila melanogaster*: *de novo* induction of putative insertion mutants // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1977. Vol. 74. № 8. P. 3490–3493.
- Hilgenboecker K., Hammerstein P., Schlattmann P. et al. How many species are infected with *Wolbachia*? – A statistical analysis of current data // FEMS Microbiology Letter. 2008. Vol. 281. P. 215–220.
- Ilinsky Yu. Yu., Zakharov I. K. The endosymbiont *Wolbachia* in Eurasian populations of *Drosophila melanogaster* // Russian Journal of Genetics. 2007. Vol. 43. №. 7. P. 905–915.
- Ivannikov A. V., Golubovskiy M. D., Koromyslov Yu. A., Zakharov I. K. MR chromosomes in Eurasian populations of *Drosophila melanogaster* // Russian Journal of Genetics. 1995. Vol. 31. №. 2. P. 178–180.
- Kidwell M. G. The evolutionary history of the *P* family of transposable elements // Journal of Heredity. 1994. Vol. 85. P. 339–346.
- Kidwell M. G., Lish D. R. Perspective: Transposable elements, parasitic DNA, and genome evolution // *Evolution*. 2001. Vol. 55. №. 1. P. 1–24.
- O'Hare K., Tam J. L.-Y., Lim J. K. et al. Rearrangements at a *hobo* element inserted into the first intron of the *singed* gene in the unstable *sn49* system of *Drosophila melanogaster* // Mol. Gen. Genet. 1998. Vol. 257. №. 4. P. 452–460.
- Otori C. A., Chambers D., Brookfield J. F. Y. The molecular basis of instability of the *singed* very weak mutation in *Drosophila melanogaster* // Genetics Research. 1994. Vol. 63. № 1. P. 19–26.
- Reed D. S., Gibson G. B. Defective *P*-element insertions after the expression of *sn*-glycerol-phosphate dehydrogenase alleles in natural populations of *Drosophila melanogaster* // Proceedings of Royal Society London B. 1993. Vol. 251. P. 39–45.
- Roiha H., Rubin G. M., O'Hare K. *P* element insertions and rearrangements at the *singed* locus of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1988. Vol. 119. № 1. P. 75–83.
- Smith P. A., Corces V. G. *Drosophila* transposable elements in mechanisms of mutagenesis and interaction with the host genome // Advances in Genetics. 1991. Vol. 29. P. 229–300.
- Temin M. H., Engels W. Movable genetic elements and evolution // Evolutionary Theory: Paths into the Future / ed. J. W. Pollard. Chichester ; N. Y. : J. Wiley & Sons, 1984. P. 173–201.
- Woodruff R. C., Slatko B. E., Thompson J. N. Jr. Factors affecting mutation rates in natural populations // The Genetics and Biology of *Drosophila*. London: Academic Press, 1983. P. 37–124.
- Yurchenko N. N., Zakharov I. K., Golubovskiy M. D. Unstable alleles of the *singed* locus in *Drosophila melanogaster* with reference to a transposon marked with a visible mutation // Molecular and General Genetics. 1984. Vol. 194. № 1/2. P. 279–285.
- Zakharov I. K. Unstable mutations as a tools of Darwinian evolution // Abstracts International Seminar Biology 2001 “The 400 Years of the Birth of Modern Science Galileo Galilei”, Bogota (D. C. Colombia), 15–16 May, 2001. Bogota (D. C. Colombia), 2001. P. 34–35.
- Zakharov I. K., Skibitsky E. E. Genetics of unstable alleles of the X chromosome genes isolated from natural populations of *Drosophila melanogaster* during the outburst of mutation *yellow* in 1982 to 1991 in Uman' // Russian Journal of Genetics. 1995. Vol. 31. №. 8. P. 920–924.

Zakharov I. K., Ivannikov A. V., Yurchenko N. N. Mutational process and gene pool of natural populations of *Drosophila melanogaster* // Modern Problems of Radiobiology, Radioecology and Evolution. Dubna: Joint Institute for Nuclear Research, 2001. P. 100–112.

Динамические процессы в генофондах природных популяций *Drosophila melanogaster*

И. К. Захаров, Ю. Ю. Илинский, О. В. Ваулин, Я. Я. Синянский, А. М. Бочерилов,
Ю. А. Коромыслов, А. В. Иванников, М. А. Волошина, Л. П. Захаренко,
Л. В. Коваленко, С. В. Чересиз, Н. Н. Юрченко

Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН
Новосибирск, Россия; zakharov@bionet.nsc.ru

Полувековое наблюдение мутационного процесса в природных популяциях *Drosophila melanogaster* позволяет сделать вывод о существовании всплеск мутаций в жизни вида. Популяционная феноменология данного явления такова: 1) всплески мутаций происходят по отдельным локусам генома (*yellow* или *singed*) или по группе генов со сходным фенотипическим проявлением (abnormal abdomen); 2) всплески мутаций могут быть локальными или глобальными (последнее означает схожие генетические процессы, происходящие практически одновременно в удаленных генетических популяциях); 3) определенная всплеска продолжается 7–11 лет; 4) возможно возвращение «моды» на мутации определенного гена. Реактивация мобильного элемента или инвазия нового для вида транспозона могут лежать в основе некоторых из наблюдавшихся всплеск мутаций. Как глобальная всплеска мутаций в локусе *singed*, охватившая весь ареал вида *D. melanogaster* на территории бывшего СССР в 1973–1979 гг., так и локальная всплеска мутаций в локусе *yellow* в 1982–1991 гг. в отдельной популяции Умани (Украина) характеризовались нестабильным состоянием соответствующих локусов, связанным с активностью мобильных элементов. Последняя всплеска в Уманской популяции связывается с активацией единственного вида мобильных элементов, *hobo*. Мобильные элементы, как факультативные компоненты генома, коэволюционируют с геномом хозяина, и их роль в формировании генетической изменчивости логичнее рассматривать в рамках концепции коадаптированного генома. Мобильные элементы сегодня принято рассматривать как важные факторы, обеспечивающие способность генома эволюционировать, и равным образом как главный компонент эволюционного инструментария, генерирующего генетическую изменчивость в ответ на изменения окружающей среды.

Ключевые слова: популяции, генофонд, *Drosophila melanogaster*, симбиоз, мутации, мутабельность, естественный отбор, нестабильные гены, мобильные элементы.

СЕЗОННЫЙ ОТБОР ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДРОЗОФИЛЫ

Е. Л. Ермаков, Г. В. Гречаный

НИИ биологии при Иркутском государственном университете
Иркутск, Россия: ermakov_eugeny@mail.ru

В северокавказской природной популяции дрозофилы исследована возможность сезонного отбора по изменчивости счетного и мерного количественных морфологических признаков: числу веточек аристы (ВА) и длины крыла (ДК). Показано, что сезонная динамика изменчивости в исследованной природной популяции дрозофилы по количественным морфологическим признакам определяется изменением соотношения генотипов, детерминирующих низкую и высокую изменчивость. Характер этой динамики специфичен для счетного и мерного признаков. Обнаружена взаимосвязь между динамикой соотношения регулируемого и нерегулируемого генотипов по реакции на плотность и ДК. На основании этих результатов выдвигается предположение о влиянии сезонного отбора на изменчивость количественных признаков в природной популяции дрозофилы. Обсуждаются возможные механизмы селекционно-генетического контроля модификационной и остаточной изменчивости количественных признаков в популяциях.

Ключевые слова: веточки аристы, длина крыла, генотипический класс, дрозофила, природная популяция, морфологические признаки, модификационная и остаточная изменчивость.

Введение

Проблема изменчивости со времен Ч. Дарвина была важным направлением эволюционных исследований. С возникновением и развитием генетики были подробно изучены различные формы изменчивости и роль факторов, их определяющих. За это время накоплено множество подходов к исследованию данного явления: от молекулярных (Инге-Вечтомов, 2003) до популяционных (Алтухов, 2003). В связи с этим особую актуальность приобретает исследование селекционно-генетических механизмов регуляции изменчивости на популяционном уровне по количественным признакам (Гречаный и др., 2004б).

В предыдущих исследованиях (Гречаный и др., 1996) нами было показано, что в северокавказской природной популяции дрозофилы («Иноземцево») происходит сезонный отбор по реакции особей на увеличение плотности. Этот показатель представляет собой один из возможных подходов к оценке модификационной изменчивости плодовитости. По счетным и мерным морфологическим признакам был доказан отбор по средним значениям, а также получены некоторые сведения о сезонной динамике общепопуляционных показателей изменчивости (Гречаный и др., 1998; 2004а). В настоящей работе был продолжен анализ этого материала. В частности, мы более детально оценили различные компоненты изменчивости морфологических признаков, исследовали возможность селекционно-генетического контроля изменчивости в сезонном разрезе и сравнили полученные результаты по морфологическим признакам с данными по плодовитости.

Материалы и методы

Исследовалась природная популяция плодовой мухи *Drosophila melanogaster* Mg., обитающая в одном из садов пос. Иноземцево (Северный Кавказ). Оплодотворенные самки, от которых были заложены линии, отловлены в период 21–25 мая (весенняя выборка), 8–11 августа (летняя выборка) и 19–22 сентября (осенняя выборка). Выборки представлены 59–66 линиями, которые содержались на манно-дрожжевой среде. Тестирование линий проводили во втором (F_2) и третьем (F_3) поколении от начала их закладки (первый и второй опыты). У 5 самок и 5 самцов, взятых от каждой из линий, в данном опыте проводилась оценка счетного числа веточек аристы (ВА) и мерного — длины крыла (ДК) количественных морфологических признаков. Длина крыла определялась по расстоянию между дистальными концами 4 и 5-й продольных жилок (Тараканов и др., 1988). По длине крыла имаго можно с высокой степенью уверенности судить о размерах тела (Лазебный и др., 1996). Все признаки учитывались с левой и правой сторон тела насекомого. За вариант принималась сумма значений с обеих сторон тела.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами (Рокицкий, 1973). Использовали критерии Стьюдента и «хи-квадрат», двухфакторный дисперсионный анализ (модель с взаимодействием). Выделение генотипических классов проводили по методике «редукции выборки» с использованием однофакторной модели дисперсионного анализа (Гречаный и др., 1996, 1998, 2004а, б).

Результаты

Для оценки общепопуляционной изменчивости по каждой сезонной выборке мы использовали три показателя, выраженные в коэффициентах вариации (CV): общая (CV_1), внутрилинейная (CV_2) и межлинейная (CV_3) изменчивость. CV_1 представляет собой общую фенотипическую изменчивость популяции по исследованным признакам. Предполагается, что этот показатель включает и негенетическую и генетическую компоненты. Показатель CV_2 представляет собой CV, вычисленные для каждой линии, а затем усредненные на выборку. Это внутрилинейная изменчивость, с помощью которой мы старались оценить негенетический компонент фенотипической изменчивости. Через CV_3 оценивалась изменчивость усредненных показателей линий, принадлежащих трем выборкам. Поскольку исследуемые признаки у линий оценивались при относительно одинаковых условиях лабораторного содержания, можно сделать предположение о том, что CV_3 определяется в основном генетическими различиями линий, а следовательно, и особей, от которых линии были заложены.

Показано (рис. 1), что CV_1 и CV_2 по ВА увеличиваются летом и сокращаются к осени, что противоположно динамике средних тех же признаков (Гречаный и др., 1998, 2004а). CV_1 и CV_2 по ДК весной и летом были высокие, между этими сезонами достоверно не отличаясь, а осенью — гораздо ниже. CV_3 во всех случаях характеризовался отсутствием достоверной сезонной динамики. Отсутствие сезонных различий по межлинейной изменчивости говорит о стабильности генетического состава популяции по исследованным признакам, что и было показано в (Гречаный и др., 1998, 2004а). Это объясняется разнонаправленностью селекционных векторов, действующих на популяцию в различные сезоны года. С другой стороны, при

выраженной сезонной динамике по CV_1 и CV_2 , возникает вопрос о механизмах этого явления. Можно ли предполагать влияние селекционно-генетических факторов на выявленную сезонную динамику изменчивости, или она определяется действием экологических факторов?

Для решения этого вопроса мы провели оценку CV_2 в первом и втором поколениях, а также вычислили CV_2 за оба поколения. Эти три показателя оценивали по каждой линии. В предыдущих работах нами было установлено, что достоверные отличия внутри поколения и между поколениями отсутствовали. Кроме того, дисперсионный анализ по изученным признакам также показал, что внутрилинейная дисперсия как внутри поколения, так и между поколениями в пределах каждой линии несопоставима с межлинейной. Следовательно, вычисленные нами CV представляют собой гомогенный в пределах линии вариационный ряд, отражающий внутрилинейную изменчивость. К случайной компоненте в данном случае отнесли вариацию показателя CV_2 между поколениями. Затем с помощью однофакторного дисперсионного анализа сравнили межлинейную дисперсию по изменчивости со случайной.

Было установлено, что по всем трем сезонным выборкам у самцов и у самок по ВА и ДА межлинейная дисперсия по внутрилинейной изменчивости статистически достоверно отличается от случайной (табл. 1). Отсюда следует, что отловленные особи, от которых были заложены линии, а следовательно, и в целом популяция «Иноземцево» характеризуется генотипической гетерогенностью по изменчивости

Таблица 1

Дисперсионный анализ изменчивости ВА и ДК у самок

Признак	Сезон	Источник изменчивости	df	MS	F
ВА	Весна	Общая	194	3,91	
		Линия (генотип)	64	6,94	2,87*
		Случайное	130	2,42	
	Лето	Общая	197	2,98	
		Линия (генотип)	65	6,07	4,17*
		Случайное	129	1,46	
	Осень	Общая	194	2,23	
		Линия (генотип)	64	3,43	2,09*
		Случайное	130	1,64	
ДК	Весна	Общая	194	1,70	
		Линия (генотип)	64	2,41	1,78*
		Случайное	130	1,35	
	Лето	Общая	197	2,11	
		Линия (генотип)	65	3,29	2,09*
		Случайное	129	1,57	
	Осень	Общая	194	1,36	
		Линия (генотип)	64	2,19	2,32*
		Случайное	130	0,95	

Примечание: * $P < 0,001$

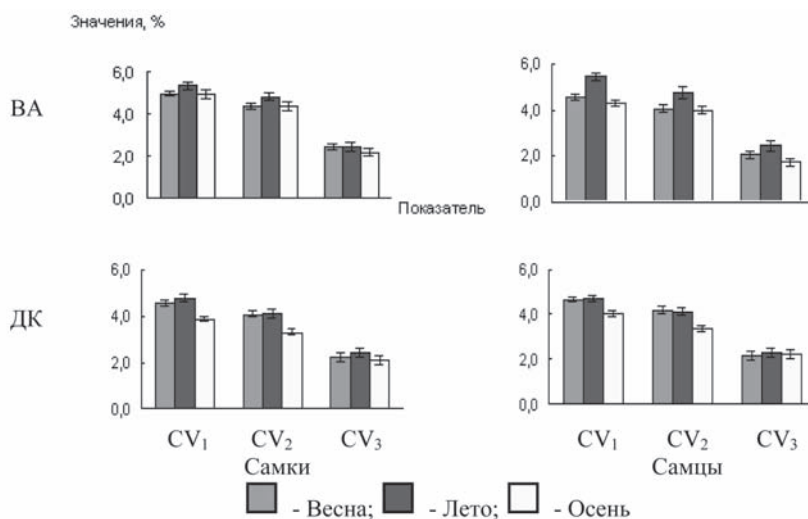


Рис. 1. Общепопуляционные показатели трех компонентов изменчивости в природной популяции дрозофилы и их сезонная динамика (объяснения в тексте)

количественных морфологических признаков в течение всего периода активной жизни, т. е. от весны до осени. Наличие генотипической гетерогенности по фактору «линия» дает основание оценить генотипический состав популяции в различные сезоны по изменчивости морфологических признаков и характер взаимодействия этого показателя с экологическими условиями.

Для выделения линий с различными генотипами по изменчивости морфологических признаков был использован метод редукции выборки. Суть его сводится к следующему. Вначале проводили ранжирование линий по CV_2 . Из ранжированного по этому показателю массива данных последовательно удалялись линии, вносящие наибольший вклад в дисперсию по фактору «линия», после чего массив каждый раз обрабатывался дисперсионным анализом по вышеописанной схеме. Этот алгоритм применялся до тех пор, пока дисперсионный анализ не показал, что величина фактора «линия» в редуцированной группе стала недостоверной, т. е. в ней остались линии с одинаковым генотипом по данному признаку, конечно, в пределах разрешающей способности нашего метода. Далее дисперсионному анализу подвергались отсеченные группы линий с низкими или высокими значениями изменчивости. Отсутствие в них влияния фактора «линия» дает основание сделать вывод о том, что в выборке имеется две или три генотипически различных группы особей (о некоторых деталях метода см.: Гречаный и др., 1996, 1998, 2004а, б).

Оказалось, что как у самок, так и у самцов по ВА популяция включает три генотипических класса особей, различающиеся по уровню изменчивости, а по ДК — только два. Результаты по самкам представлены в рис. 2. Важно подчеркнуть, что CV_2 между поколениями в пределах каждого класса статистически не различаются, что свидетельствует о наследственной преемственности этого показателя. Зато различия между выделенными классами очень четкие, что допускает эффективность отбора по изменчивости в изученной популяции дрозофилы.

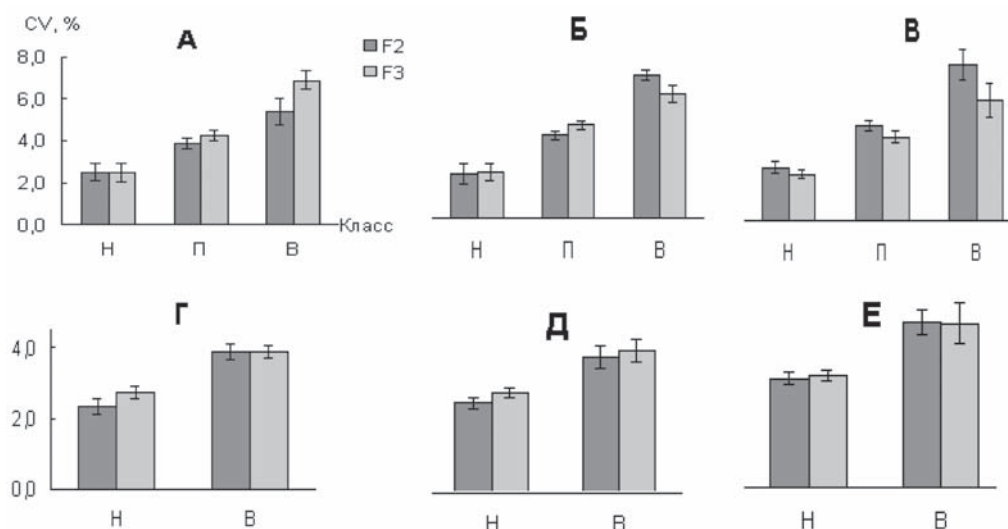


Рис. 2. Значения внутрилинейной изменчивости самок в выделенных генотипических классах линий в двух последовательных поколениях. Верхний ряд – ВА (А – весна, Б – лето и В – осень); нижний ряд – ДК (Г – весна, Д – лето и Е – осень)

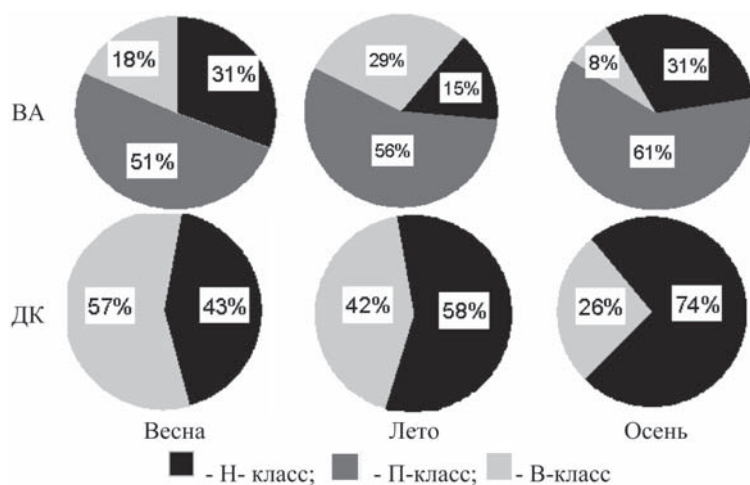


Рис. 3. Сезонная динамика генотипической структуры природной популяции дрозофилы по изменчивости ВА (верхний ряд) и ДК (нижний ряд) у самок

С помощью критерия «хи-квадрат» показано отсутствие достоверных половых различий генотипической структуры в различные сезоны года по изменчивости всех изученных признаков. Ее изменение при движении популяции от весны к осени статистически достоверно. Результаты анализа сезонной динамики выделенных генотипов по самкам представлены в рис. 3 (у самцов картина аналогичная).

Характерной особенностью генотипической структуры по изменчивости ВА является наличие мощного П-класса, почти всегда имеющего статус модального.

Иными словами, в течение всех трех сезонов в популяции доминируют особи с генетически детерминированным промежуточным уровнем изменчивости, а сезонная динамика определяется изменением соотношения особей в Н- и В-классах. При этом количество линий Н-класса уменьшается от весны к лету и увеличивается к осени. Сезонная динамика особей В-класса имеет обратный характер. Количество линий, генетически детерминирующих низкую изменчивость по ДК, последовательно увеличивается от весны — к лету и далее к осени. Количество линий, детерминирующих высокую изменчивость, последовательно снижается в том же направлении. Эта картина вполне соответствует результатам анализа структуры изменчивости на общепопуляционном уровне.

Обсуждение

Общеизвестно, что количество форм изменчивости в настоящее время очень велико, что вносит путаницу в понимание механизмов, определяющих и контролирующих изменчивость. «Негенетическая» изменчивость, т. е. изменчивость, определяемая преимущественно флуктуацией условий жизни, также может включать несколько форм и, соответственно, подходов к их оценке. Можно выделить как минимум три разновидности такой изменчивости: модификационная, остаточная и флуктуирующая асимметрия (ФА). Некоторые авторы предлагают объединить по крайней мере последние две формы под термином «автономная» изменчивость (Тиходеев, Журина, 2004). Модификационная изменчивость, в классической терминологии — «норма реакции фенотипа» представляет собой изменение признака в контрастных экологических условиях. Эта форма изменчивости изучена достаточно хорошо (Орбович, Тарасьев, 1999; Leroi et al., 1994) и исследовалась нами ранее как признак «реакция на плотность», выражающаяся в подавлении плодовитости плотностью. Этот признак — не что иное, как «норма реакции» по плодовитости в градиенте условий плотности популяции. Было показано, что в исследуемой природной популяции дрозофилы присутствуют два наследственно обусловленных типа особей, качественно различающихся подавлением плодовитости плотностью: р-тип и н-тип (Гречаный и др., 2004б). Особи р-типа, или регулируемые, адаптированы к пониженной плотности населения, при которой имеют высокую плодовитость. Особи н-типа, или нерегулируемые, адаптированы к повышенной плотности, при которой обладают более высокой плодовитостью. Таким образом, р-тип характеризуется высокой модификационной изменчивостью по плодовитости, а н-тип — низкой. Сезонная динамика соотношения этих двух типов в популяции сводится к последовательному сокращению количества особей р-типа и увеличению н-типа от весны к лету и далее — к осени (Гречаный и др., 1996).

Остаточная изменчивость является предметом интенсивных исследований лишь в последние десятилетия. Эта форма изменчивости определяется вариацией количественных признаков у особей в чистых линиях или в клонах клеток (Семёнова, Гречаный, 2002; Paldi, 2003). Происхождение и сущность этой изменчивости не ясны. В настоящей работе мы предприняли анализ остаточной изменчивости по морфологическим признакам дрозофилы. Оказалось, что эта форма изменчивости встречается не только у чистых линий, инбредных сортов или клонов, но и среди генотипов в природной популяции. В настоящем исследовании показано, что линии, заложенные от самок из природной популяции, находясь в абсолютно

одинаковых условиях, обладали различной изменчивостью количественных морфологических признаков и эти различия наследуются в ряду поколений. Более того, различные сезонные выборки обладали статистически достоверным отличием в соотношении линий с низкой (Н-класс) и высокой (В-класс) остаточной изменчивостью морфологических признаков. Динамика этого соотношения по ДК была идентична динамике, обнаруженной при исследовании плодовитости, то есть и в обоих случаях происходило последовательное увеличение линий с низкой изменчивостью и сокращение — с высокой при сезонной смене условий жизни от весны к осени.

Эти результаты позволили выдвинуть предположение о том, что в природной популяции «Иноземцево» идет сезонный отбор изменчивости по комплексу количественных признаков. Для проверки этого предположения мы отобрали по 10 линий р- и н-типов по плодовитости и оценили у самок из этих линий ВА и ДК. Результаты, представленные в таблице 2, свидетельствуют о том, что р-тип по плодовитости обладает высокой остаточной изменчивостью по ВА и ДК, а н-тип, соответственно, низкой остаточной изменчивостью морфологических признаков.

Таким образом, предположение подтвердилось, что, в свою очередь, позволяет прийти к заключению о принципиальном сходстве генетических процессов, ответственных за модификационную и остаточную изменчивость у количественных признаков. К сходным выводам приходят и другие исследователи (Тиходеев, Журина, 2004). Следовательно, отбор на высокую или низкую модификационную изменчивость может приводить к соответствующему увеличению или сокращению изменчивости остаточной. Этот процесс захватывает не отдельные количественные признаки, а их комплексы.

Таблица 2

**Изменчивость плодовитости и морфологических признаков
у особей р- и н-особей**

Признак	Сезон	Р-тип	Н-тип
Плодовитость (CV, доли)	Весна	1,08±0,010	0,68±0,078
	Лето	0,96±0,023	0,57±0,026
	Осень	0,92±0,019	0,41±0,040
ВА (CV, %)	Весна	3,97±0,659	3,58±0,580
	Лето	4,89±0,485	3,91±0,153
	Осень	4,23±0,358	3,85±0,060
ДК (CV, %)	Весна	4,05±0,367	3,97±0,349
	Лето	3,65±0,348	3,59±0,238
	Осень	3,97±0,460	3,48±0,091

Как воздействие селекционно-генетических механизмов на популяционную структуру по количественным признакам связано с экологическими факторами? На основании результатов, полученных в настоящем исследовании, можно заключить, что в условиях адаптации к биотическим, плотностно-зависимым факторам селективное преимущество получают стабильные, малоизменчивые генотипы. При сезонной смене условий жизни такая ситуация характерна для активного периода

жизнедеятельности (летом и осенью). В условиях доминирования абиотических, в значительной степени случайных, не зависящих от плотности факторов селективное превосходство получают нестабильные, высокоизменчивые генотипы. В природе такая ситуация характерна для периода зимовки и сразу после нее.

Автор приносит благодарность и. о. директора НИИ биологии при ИГУ Н. И. Граниной и зав. лаб. гидробиологии Л. Р. Измestьевой за решение организационных и финансовых вопросов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Литература

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М. : Академкнига, 2003. 431 с.
- Гречаный Г. В., Сосунова И. А., Гордеева И. В., и др. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и ее сезонное изменение // Генетика. 1996. Т. 32. № 10. С. 1341–1348.
- Гречаный Г. В., Ермаков Е. Л., Сосунова И. А. Генотипическая и фенотипическая структура природной популяции дрозофилы по счетным морфологическим признакам и ее сезонное изменение // Генетика. 1998. Т. 34. № 12. С. 1619–1629.
- Гречаный Г. В., Ермаков Е. Л., Сосунова И. А. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и ее сезонное изменение // Журнал общей биологии. 2004а. Т. 65. № 1. С. 39–51.
- Гречаный Г. В., Никитин А. Я., Корзун В. М., Сосунова И. А. Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций. Иркутск : Иркутский гос. ун-т, 2004б. 302 с.
- Инге-Вечтомов С. Г. Матричный принцип в биологии (прошлое, настоящее, будущее?) // Экологическая генетика. 2003. Т. 1. № 0. С. 6–15.
- Лазебный Е. Б., Захарчук Е. Б., Имашева А. Г. Личиночная плотность и изменчивость размеров в лабораторных культурах *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1996. Т. 32. № 7. С. 1010–1012.
- Орбович В., Тарасьев А. Генетические различия между экотипами *Arabidopsis thaliana* по пластическому ответу на плотность // Генетика. 1999. Т. 35. № 5. С. 631–640.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск : Вышэйшая школа, 1973. 320 с.
- Семёнова Л. А., Гречаный Г. В. Остаточная изменчивость морфохронометрических признаков гибридных томатов, ее анализ и возможный механизм возникновения // Генетика. 2002. Т. 39. № 3. С. 323–331.
- Тараканов В. В., Корзун В. М., Ряжева Т. П., Гречаный Г. В. Эколого-генетическая структура популяций дрозофилы (*Drosophila melanogaster*): влияние плотности личинок // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49. № 4. С. 493–500.
- Тиходеев О. Н., Журина Т. В. Автономная изменчивость: феномен и возможные механизмы // Экологическая генетика. 2004. Т. 2. № 2. С. 3–10.
- Leroi A. M., Chippendale A. K., Rose M. R. Long-term laboratory evolution of genetic life-history trade-off in *Drosophila melanogaster*. 1. The role of genotype-by-environment interaction // Evolution. 1994. Vol. 46. № 4. P. 1244–1257.
- Paldi A. Stochastic gene expression during cell differentiation: order from disorder? // Cellular and Molecular Life Science. 2003. Vol. 60. № 9. P. 1775–1778.

Seasonal Selection on Variability of the Quantitative Morphological Characters in Natural *Drosophila* Population

E. L. Ermakov, G. V. Grechanyi

Scientific-Research Institute of Biology Irkutsk State University
Irkutsk, Russia: ermakov_eugeny@mail.ru

The possible of seasonal selection on variability meristic and morphometric traits: number arista branches (AB) and wing length (WL) in nature *Drosophila* population from Northern Caucasus was studies. It was shown that seasonal dynamics of variability in researching nature *Drosophila* population on quantitative traits determined by change of genotypes ratio with low and high variability. The character of this dynamics is specify for meristic and morphometric traits. Relationship between dynamics regulatory and nonregulatory genotypes ratio on reaction to density and WL was obtain. On basic this results has been proposes hypothesis about of action seasonal selection on variability quantitative traits in nature *Drosophila* population. Possible mechanisms of selection and genetics controls on modify and resudial variability of quantitative traits in nature populations was discussed.

Keywords: arista branches, wing length, genotypical class, drosophila, nature population, morphological traits, modifical and resudial variability.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ТЁМНОЙ (*MICROTUS AGRESTIS*) И ФОРМ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЁВКИ (*MICROTUS ARVALIS S.L.*)

Т. А. Миронова*, С. Ф. Сапельников**

* Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Москва, Россия: talmir84@mail.ru

** Воронежский государственный природный биосферный заповедник

Ст. Графская, Россия

Сравнивалось и оценивалось значение ряда признаков, используемых для определения темной (*Microtus agrestis*) и видов-двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis s.l.*). Изученный материал был собран в Центральном Черноземье с 2003 по 2008 гг. Вид и форма полевок были установлены кариологическим методом. Ни один из рассмотренных признаков не может быть самостоятельно использован для идентификации видов. Самые лучшие результаты получены по признакам: форма M^2 , линейные размеры M^1 , а также форма Ponticulus infraorbitalis (Plno). Результаты оценивались с таксономической и эволюционной точек зрения.

Ключевые слова: *Microtus*, виды-двойники, краниометрия, неметрические признаки, Центральное Черноземье.

Серые полевки — эволюционно молодая группа, возникшая в раннем плейстоцене. Общее направление эволюционных преобразований этой группы в связи с возросшей степенью их травоядности выражено в изменениях зубной системы. Структура коренных зубов — важный таксономический признак, хотя и подверженный значительным вариациям. В целом серые полевки характеризуются слабой морфологической обособленностью (Мейер, 1983).

Темная полевка (*M. agrestis*) характеризуется сложным строением второго верхнего коренного зуба (M^2), на жевательной поверхности которого имеется пятая дополнительная внутренняя петля (так называемая петля *agrestis*), тогда как у обыкновенной полевки их всего четыре. Также у некоторых особей *M. agrestis* наблюдается дополнительная внутренняя петля на первом верхнем коренном (M^1). Считается, что строение M^2 является самым важным признаком для разделения видов. Однако исключения неоднократно регистрировались в литературе. Г. Райшштайн и Д. Райзе (Reichstein, Reise, 1965) сделали обзор изменчивости M^2 *M. agrestis* и упомянули несколько исключений из правила. Конечно, такие исключения могут быть обнаружены только в том случае, когда идентификация экземпляров базируется на ряде других признаков. Темную полевку с недостающей петлей упоминает I. Н. Blasius (1857, цит. по Reichstein, Reise, 1965). 10 лет он напрасно пытался получить большую выборку таких особей и, наконец, выделил таких зверьков в самостоятельный вид *Arvicola campestris*. Но уже Н. Winge (1875, цит. по Reichstein, Reise, 1965) рассматривал этот вид как вариант от *A. agrestis*. В противоположность этому, Г. Рёриг и К. Бёрнер (Rörig, Börner, 1905) относили *A. campestris* к обыкновенной полевке (цит. по: Reichstein, Reise, 1965). «Несколько экземпляров полевок, которых изучил I. Н. Blasius, были обыкновенными полевками, отклоняющимися от нормы. Так как маловероятно, что в Германии мог бы существовать вид млекопитающих, несмотря

на все усилия, представленный всего несколькими экземплярами. Тем более что мыши очень плодовиты» (Rörig, Börner, 1905, s. 75). «Только как исключение среди европейских *agrestis* обнаруживали животных без петли *agrestis*. Но в 1949 г. E. Ursin описывал датскую островную популяцию, в которой лишь 2/3 всех животных имели петлю *agrestis*» (Zimmermann, 1956, s. 273).

Материал и методики

Исследованный материал был собран в 2003–2008 гг. в Центральном Черноземье. Всего было изучено 138 черепов серых полевок (77 *M. agrestis* (MAgr); 22 *M. rossiaemeridionalis* (MR); 29 *M. a. obscurus* (MAo); 19 *M. a. arvalis* (MAa)). Вид и форма обыкновенных полевок, а также 7 темных полевок, была установлена М. И. Баскевич (ИПЭЭ РАН) кариологическим методом. Анализ проводился на препаратах клеток костного мозга, приготовленных по общепринятым методикам. Остальные темные полевки изначально были определены С. Ф. Сапельниковым по внешним признакам и строению М². В дальнейшем эти черепа были проверены по ряду качественных признаков и промеров (Dienesse, 1969).

У всех обыкновенных и 27 темных полевок были сняты 35 промеров черепа (Окулова, Баскевич, 2007), их частоты не отклонялись от нормального распределения. Каждый вид обыкновенных полевок сравнивался с темной полевкой с помощью критерия Стьюдента. Статистически значимые различия ($p < 0,05$) были получены почти по всем признакам, но для практического использования были отобраны только признаки с высоким уровнем значимости различий ($p < 0,000001$) (табл. 1). В определении неметрических признаков черепа у каждого вида и формы подсчитывались частоты фенотипов как отношение числа особей (сторон черепа для билатеральных признаков), у которых данный фенотип проявлялся, к общему числу исследованных особей данного вида (Ангерманн, 1973; Ларина, Еремина, 1988; Васильева, 2005–2006).

Результаты и обсуждение

В нашем исследовании сравнивалось и оценивалось значение ряда признаков, используемых для диагностики обыкновенной (*M. arvalis s.l.*) и темной (*M. agrestis*) полевок. Так как обыкновенная полевка на изученной территории представлена 3 видами-двойниками, каждый из этих видов сравнивался с темной полевкой.

Возрастная изменчивость черепов полевок выражается в увеличении относительной длины и ширины черепа в висцеральном отделе и уменьшении всех пропорций, связанных с размерами церебральной части. С возрастом череп полевок становится длиннее, шире и уплощается. Половой диморфизм у всех рассматриваемых групп выражен очень слабо. Размеры выборок зверьков не позволили нам разделить их на половозрастные группы, однако соотношение самцов и самок, а также взрослых и молодых зверьков в каждой группе было примерно одинаковым.

Все обыкновенные полевки хорошо отличаются по длине и ширине М¹, ширине резцовых отверстий, высоте черепа в области слуховых барабанов, ширине костного неба между первыми верхними коренными молярами, а также расстоянием между отростками затылочных мышцелков (табл. 1). Темная полевка резко отличается по

размерам черепа от обыкновенных полевков, однако по всем рассмотренным признакам наблюдается незначительная трансгрессия. Ряд других признаков (ширина M^3 , заглазничная ширина, ширина межтеменной кости и т. д.) наиболее эффективен для одного или двух видов, а нашей целью было обнаружить признаки, позволяющие отделить обыкновенных полевков от темной.

Таблица 1

**Сравнительная характеристика краниометрических признаков темной
и трех видов обыкновенных полевков *Microtus arvalis s.l.***

Признак	MAa	MAo	MR	MAgr
Lm ¹	1,964±0,021	2,025±0,018	1,991±0,022	2,190±0,021
Bm ¹	1,047±0,018	1,074±0,008	1,050±0,007	1,188±0,012
Bfi	1,060±0,021	1,060±0,013	1,181±0,025	1,307±0,013
Hcra	8,336±0,067	8,428±0,069	8,530±0,065	9,552±0,104
M ¹⁻¹	1,716±0,022	1,689±0,014	1,731±0,025	1,931±0,019
Cond	3,129±0,047	3,182±0,031	3,241±0,025	3,547±0,042
D2 *	3,197±0,054	3,286±0,050	3,220±0,050	3,672±0,045
Lipar *	6,422±0,093	6,880±0,083	7,140±0,063	7,555±0,082
Post *	8,806±0,110	8,900±0,069	9,131±0,075	9,713±0,095
Lm ₁₋₃ *	5,447±0,069	5,519±0,058	5,581±0,057	5,933±0,051
Bm ³ *	0,819±0,017	0,791±0,009	0,802±0,010	0,903±0,012
Hmd2 *	4,200±0,086	4,255±0,064	4,236±0,046	4,663±0,046

* Признаки, уровень значимости которых больше 0,000001 у одного или двух видов.

Признаки: Lm¹ — длина первого верхнего коренного зуба; Bm¹ — ширина первого верхнего коренного зуба; Bfi — Ширина резцового отверстия; Hcra — высота черепа в области слуховых барабанов; M¹⁻¹ — ширина костного нёба на уровне середины первого коренного зуба; Cond — расстояние между отростками затылочных мышечков; D2 — длина нижней диастемы; Lipar — длина межтеменной кости; Post — заглазничная ширина; Lm₁₋₃ — длина нижнего зубного ряда; Bm³ — ширина третьего верхнего коренного зуба; Hmd2 — максимальная высота нижней челюсти в аборальной части.

Из приведенных данных видно, что по пропорциям черепа среди обыкновенных полевков *M. rossiaemeridionalis* ближе всего к *M. agrestis*. Возможно, это связано со сходными биотопическими предпочтениями этих видов в Центральном Черноземье. Полученные данные также согласуются с той точной зрения, что *M. rossiaemeridionalis* в эволюционном плане появилась гораздо раньше, чем обыкновенные полевки (*M. arvalis s.st.*).

Наряду с метрическими признаками черепа, нами были изучены и феноетические. Рассматривалась изменчивость формы большинства костей черепа, перфоративные признаки, а также строение жевательной поверхности коренных зубов.

Наилучший результат был получен по фену Ponticulus infraorbitalis (Plno). У обыкновенных полевков имелся относительно широкий костный мостик в нижней части глазницы, образованный соединением выростов орального края крыла алисфеноида и верхнечелюстной кости (рис. 1б) (Васильева 2005–2006), тогда как у темной полевки чаще всего костный мостик отсутствовал (рис. 1а). Все

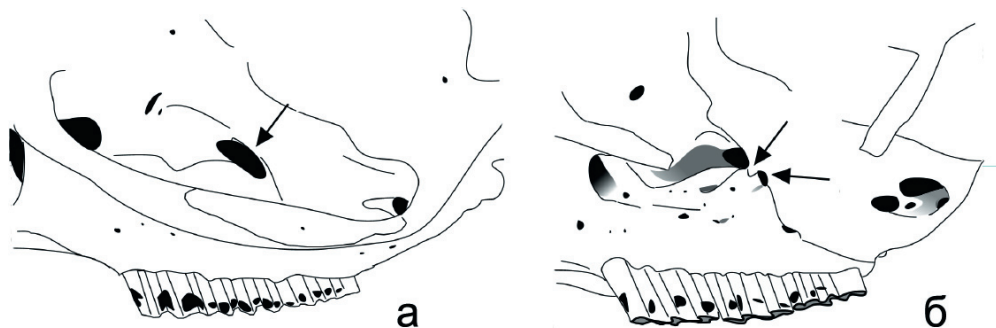


Рис. 1. Строение фена Plo. а — костный мостик отсутствует, б — имеется костный мостик (по Васильевой, 2005–2006)

M. rossiaemeridionalis (n=42) и *M. a. arvalis* (n=38), а также 98,2 % *M. a. obscurus* (n=57) имели костный мостик в нижней части глазницы. У одной особи *M. a. obscurus* наблюдалась асимметрия по этому признаку. Среди *M. agrestis* (n=52) костный мостик отсутствовал у 87,2 % особей, а у 17,3 % имелся очень узкий костный мостик, ширина которого не превышала один радиус расположенного за ним отверстия, тогда как у обыкновенных полевков его ширина в среднем составляла около двух радиусов, а чаще значительно шире.

По форме лобно-теменного шва темная полевка хорошо идентифицируется от обыкновенных полевков. У нее преобладает прямолинейный край (80,6 %, n=38), он может образовывать острый (89 %) или прямой (8 %) аборальный угол. Тогда как у обыкновенных полевков такой фен встречается сравнительно редко (*M. a. arvalis* (n=38) — 12,8 %, *M. rossiaemeridionalis* (n=44) — 0 %, *M. a. obscurus* (n=58) — 14,3 %). У обыкновенных полевков чаще наблюдается дугообразная форма шва, подходящего к межлобному шву под прямым (*M. a. arvalis* — 60,5 %, *M. rossiaemeridionalis* — 79,6 %, *M. a. obscurus* — 46,6 %) или острым (*M. a. arvalis* — 23,7 %, *M. rossiaemeridionalis* — 13,9 %, *M. a. obscurus* — 46,5 %) аборальным углом.

Верхняя медиальная часть затылочного отверстия более чем у половины темных полевков (57,7 %, n=26) образует угол, близкий к прямому, острый угол встречается реже (11,4 %). У обыкновенных полевков чаще отмечается равномерно округлая, куполообразная форма (*M. rossiaemeridionalis* (n=22) — 50 %, *M. a. arvalis* (n=19) — 36,8 %, *M. a. obscurus* (n=29) — 34,5 %), тогда как среди *M. agrestis* она замечена только у 7,7 % особей. Куполообразную форму с округлой вырезкой в центре имели 36,8 % — *M. a. arvalis*; 20,7 % *M. a. obscurus*; 27,3 % *M. rossiaemeridionalis* и только 7,7 % *M. agrestis*. Трапезиевидная форма чаще встречается у *M. a. obscurus* — 39,7 %, тогда как у *M. a. arvalis* — 26,3 %; а у *M. rossiaemeridionalis* — 20,5 %. Из приведенных выше данных видно, что среди темных полевков чаще отмечается затылочное отверстие, верхняя вырезка которого образует прямой или острый угол. Среди обыкновенных полевков преобладает округлая или трапезиевидная форма.

Темные полевки Центрального Черноземья относятся к среднеевропейскому подвиду (*M. agrestis gregarius*) и характеризуются тем, что у 95 % особей на первом верхнем коренном отсутствует добавочный четвертый угол на внутренней

поверхности (Огнев, 1950). Сокращение количества петель на M^2 происходит только после сокращения M^1 (Zimmermann, 1956).

Первый верхний коренной с пятью замкнутыми пространствами имеют 94,6 % *M. a. arvalis* (n=37); 90,9 % *M. rossiaemeridionalis* (n=44); 86,2 % *M. a. obscurus* (n=58); и 59,5 % *M. agrestis* (n=131). В некоторых случаях наблюдалось удлинение нижней части пятой петли и образование на внутренней поверхности выступающих участков, без изоляции дополнительной шестой петли. Такое строение M^1 — среди обыкновенных полевков отмечалось в 5–14 % случаев. А у темной полевки — почти у 40 % особей M^1 имел такое строение. В изученных популяциях дополнительную петлю на M^1 имели всего 2,3 % *M. agrestis*. Сложная форма M^1 с шестью замкнутыми пространствами наблюдается только у темной полевки.

Форма M^2 считается самым важным и надежным признаком для разделения видов, однако некоторые экземпляры не могут быть идентифицированы. Она изменчива как у обыкновенных полевков, так и у темной (рис. 2). После сравнения становится очевидным, что никаких качественных различий по этому признаку нет. Но есть значительные различия между видами по частоте, с которой встречаются разные формы M^2 . Среди обыкновенных полевков экземпляров с хорошо развитой пятой петлей мало. Только у 3,5 % *M. a. obscurus* было отмечено пять замкнутых

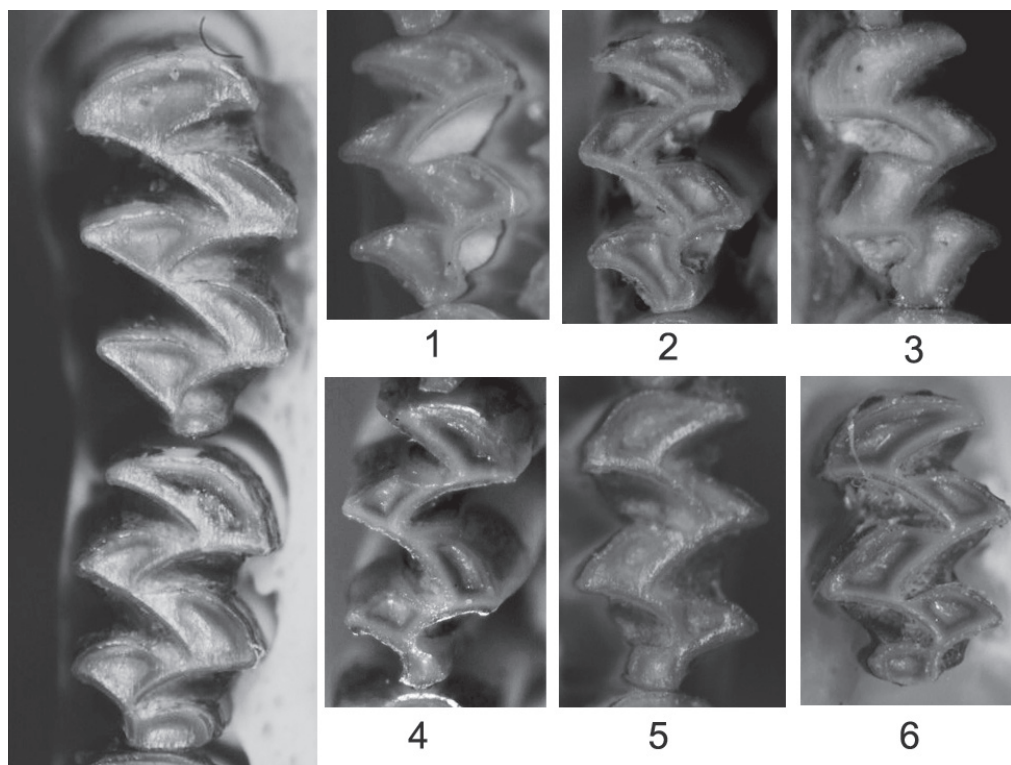


Рис. 2. Изменчивость строения второго верхнего коренного в группе arvalis-agrestis.

Слева — M^1 и M^2 *M. agrestis* с дополнительными петлями. 1 — *M. arvalis arvalis*; 2–3 — *M. arvalis* s.l.; 4 — *M. arvalis obscurus*; 5–6 — *M. agrestis* (фото автора)

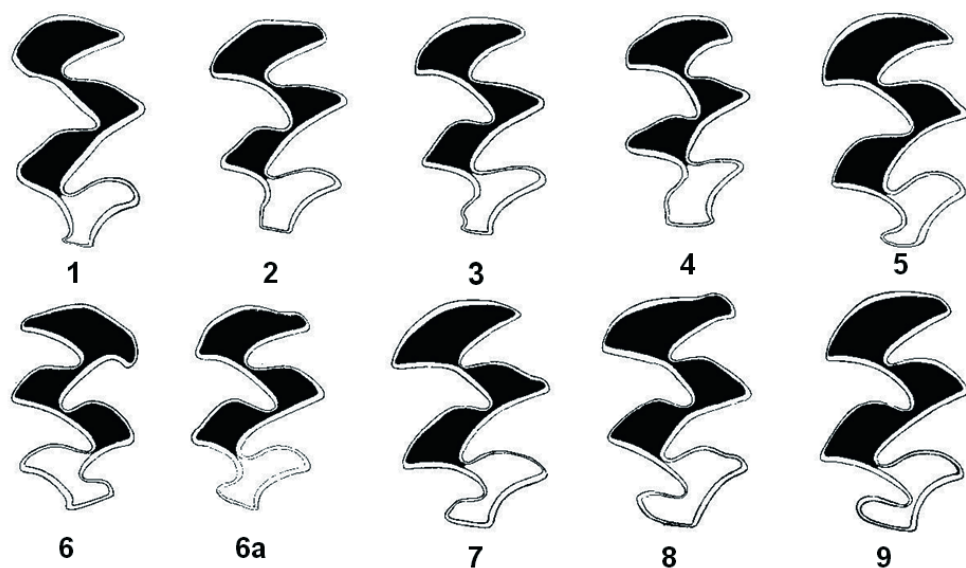


Рис. 3. Изменчивость строения второго верхнего коренного (по Rörig и Börner, 1905)

петель на M^2 , в то время как среди *M. agrestis* таких особей было 73,5 % ($n=132$). Также 15,2 % *M. agrestis* — имели хорошо развитую пятую петлю, но не полностью изолированную от четвертой; 9,1 % имели промежуточное строение M^2 , а у 2,2 % петля была выражена очень слабо. Обыкновенные полевки характеризуются наличием четырех замкнутых пространств на втором верхнем коренном, такое строение M^2 имеют 52,6 % *M. a. obscurus* ($n=57$), 66,7 % *M. rossiaemeridionalis* и 78,1% *M. a. arvalis*; промежуточное строение имеют соответственно 43,9 %; 28,6 %; 21,9 % (рис. 3, табл. 2).

Таблица 2

Частоты встречаемости морфотипов M^2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
МАа	78,13	15,62	6,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
МАо	52,63	31,57	1,76	7,02	1,76	1,76	0,00	0,00	3,50
MR	66,67	26,19	4,76	2,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
MAg	0,00	0,76	5,30	0,00	0,76	0,76	3,79	15,15	73,48

Анализ морфотипической изменчивости M^3 у полевок показал, что основными морфотипами у изученных видов являются форма *typica* и *duplicata* (рис. 4, табл. 3).

У *M. agrestis* было обнаружено всего два морфотипа, из них доминирует *typica* (78,13 %). У *M. a. arvalis* и *M. a. obscurus* также преобладает *typica* (72,34 % и 78,67 %), тогда как у *M. rossiaemeridionalis* доминируют два морфотипа: *typica* и *duplicata*. Морфотип *variabilis* встречается у всех трех видов-двойников обыкновенной полевки с небольшой частотой, а форма *simplex* у всех рассмотренных особей нами ни разу не встречена. Как отмечает Циммерманн (Zimmermann, 1956, с. 273) « M^3 формы *simplex* встречаются в тех популяциях, которые характеризуются высокой частотой

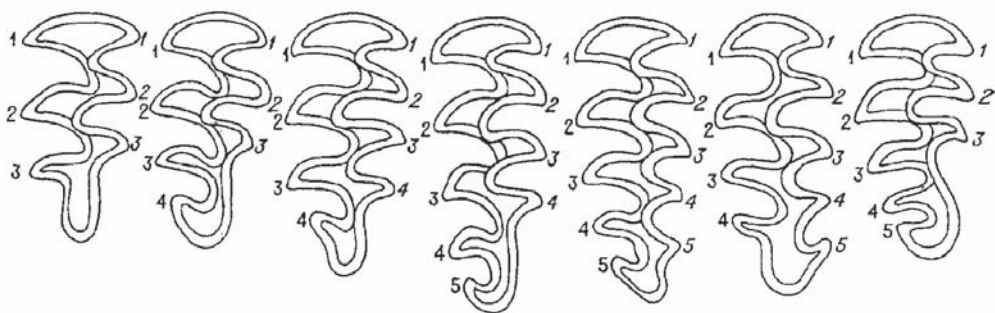


Рис. 4. Изменчивость строения M^3 . Слева направо форма simplex, typica, duplicata, variabilis, 5/5, 5/4, 3/5 (по Ангерманн, 1973)

сокращенных M^2 . Упрощение M^3 может происходить только тогда, когда M^2 сокращен, и, вероятно, это происходит только после сокращения M^1 . Таким образом, петля *agrestis* образует блокировку для формирования формы simplex на M^3 .

Таблица 3

Частоты встречаемости морфотипов M^3

Вид	<i>simplex</i>	<i>typica</i>	<i>duplicata</i>	<i>variabilis</i>			
	3/3	3/4	4/4	4/5	5/5	5/4	3/5
МАа	0,00	72,34	25,53	0,00	0,00	2,13	0,00
МАо	0,00	78,67	17,33	2,67	0,00	1,33	0,00
MR	0,00	46,30	48,15	5,55	0,00	0,00	0,00
MAgr	0,00	78,13	21,87	0,00	0,00	0,00	0,00

Для всех рассмотренных видов доминирующей формой M^3 является форма *typica*. Особи с таким строением зуба в популяциях *M. a. arvalis*, *M. a. obscurus* и *M. agrestis* составляют от 72 до 79 %, а у *M. rossiaemeridionalis* — 46 %. Большое сходство в строении жевательной поверхности M^3 у рассмотренных видов не позволяет использовать его в диагностических целях.

Выводы

Для разделения обыкновенных (*M. arvalis* s.l.) и темной (*M. agrestis*) полевых наиболее эффективными оказались: строение M^2 , наличие костного мостика в нижней части глазницы (фен Plno), длина и ширина M^1 , высота черепа в области слуховых барабанов (Hcra). Вместе с тем, становится очевидным, что видовая дифференцировка может основываться только на комплексах признаков. В случае видов-двойников они также отказывают, и главным диагностическим признаком остается строение их кариотипов.

Исследование поддержано программой президиума РАН «Биоразнообразие» и грантом РФФИ (№ 09-04-00464а). Мы благодарны Н. М. Окуловой и М. И. Баскевич за предоставленные коллекционные материалы.

Литература

- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Т. 3 / под ред. Н. Н. Воронцова. Новосибирск : Наука, 1973. С. 104–118.
- Васильева И. А. Электронный атлас фенотипических признаков черепа грызунов / Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 2005–2006.
- Ларина Н. И., Еремичева И. В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций / под ред. А. В. Яблокова. М. : Наука, 1988. С. 8–52.
- Мейер М. Н. Эволюция и систематическое положение серых полевок подрода *Microtus* фауны СССР // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. № 1. С. 90–101.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7 : Грызуны. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
- Окулова Н. М., Баскевич М. И. Краниометрическая диагностика трех близких форм обыкновенной полевки *Microtus arvalis* sensu lato // Доклады РАН. 2007. Т. 412. № 3. С. 427–430.
- Diencke H. Notes on differences between some external and skull characters of *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) and of *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) from the Netherlands // Zoologische Mededelingen. 1969. Bd. 44. № 6. S. 83–108.
- Reichstein H., Reise D. Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingensystems der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.) // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1965. Bd. 30. S. 36–47.
- Rörig G., Börner C. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse // Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. 1905. Bd. 5. S. 37–89.
- Zimmermann K. Zur Evolution der Molaren-Struktur der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.) // Zoologische Jahrbücher. 1956. Bd. 84. S. 269–274.

Comparative Variability of Skull Characters of Sibling Species *Microtus arvalis* s.l. and *Microtus agrestis*

T. A. Mironova*, S. F. Sapelnikov**

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia: talmir84@mail.ru.

**Voronezh State Nature Biosphere Reserve, Russia

The sibling species *Microtus arvalis* s.l. and *Microtus agrestis* are critically compared and the various currently used characters are evaluated to their usefulness. The examined material was collected in Central Chernozemic region between 2003 and 2008. The species attribution of the voles was based on karyological analysis. Just one studied characters cannot be used to separate the sample into two or more species indubitably. The characters which proved to be most useful were the shape of the second upper molar (M^2), the M^1 measurements, and the position of Ponticulus infraorbitalis (Plno). The results are evaluated in taxonomic and evolution aspects.

Keywords: *Microtus*, sibling species, craniometry, non-metric variation, Central Chernozemic region.

ЭФФЕКТЫ ДЕСТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА. АМЕРИКАНСКАЯ НОРКА (*MUSTELA VISON SCHREBER, 1777*) КАК МОДЕЛЬ

О.В. Трапезов, Л.И. Трапезова

Институт цитологии и генетики СО РАН
Новосибирск, Россия: otrapezov@academ.org

В начале 1960 г. академик Д. К. Беляев на основе интеграции теории искусственного отбора и современных представлений о функциях мозга сформулировал концепцию о роли поведения в механизмах одомашнивания диких животных, изложенную в Британской энциклопедии в главе «Доместикация» (1974, р. 936–942). С целью верификации универсальности механизмов действия дестабилизирующего отбора был организован многолетний эксперимент по отбору на доместикационное и агрессивное поведение американских норок. В ходе отбора на агрессивность был зафиксирован коррелированный ответ — усиление пигментации волосяного и кожного покрова.

Движущий отбор на доместикационное поведение у американских норок сопровождается проявлением в ряду поколений дестабилизирующих эффектов: 1) возрастание темпов и размаха изменчивости; 2) возникновение новшеств, не наблюдавшихся в прежней эволюционной истории американских норок; 3) появление у американских норок признаков, гомологичных признакам, возникшим у исторически ранее одоместичированных видов.

Ключевые слова: экспериментальная доместикация, отбор по оборонительной реакции на человека, белая пятнистость, эффекты дестабилизирующего отбора.

Чарльз Дарвин и последующие исследователи процесса доместикации, исследуя палеонтологические и культурно-исторические материалы, проводя сравнение домашних животных с ныне живущими в природе их дикими сородичами, указывали, что одомашнивание — это не только разведение животных в неволе. Помимо целенаправленной работы и бессознательного отбора животных оно часто сопровождается увеличением показателей размножения, изменением пропорций органов и частей тела, у домашних животных появляются сложные формы поведения (Дарвин, 1951; Богданов, 1937; Боголюбский, 1940; Hale, 1969).

В ходе многолетнего доместикационного эксперимента академиком Д. К. Беляевым на модельном объекте — серебристо-черной лисице (*Vulpes vulpes*) — были сформулированы основные положения дестабилизирующего отбора как антитезы отбора стабилизирующего (Беляев, 1968, 1979). С целью верификации универсальности этих положений был развернут аналогичный эксперимент на американской норке (*Mustela vison*).

В ходе разнонаправленной селекции на доместикационное и агрессивное поведение были выявлены взаимоотношения между направлением отбора по поведению и изменчивостью в окраске волосяного покрова животных.

Коррелированные ответы на отбор по оборонительной реакции на человека

Одомашнивание — процесс сложный. В нем играют свою роль и мутации (на сегодня понятие мутация объединяет весьма разнородные по своим механизмам

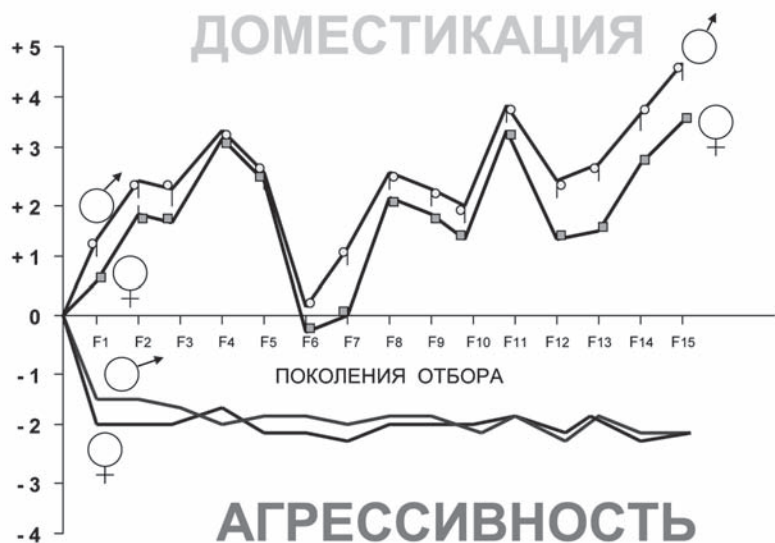


Рис. 1. Селекционное преобразование оборонительной реакции на человека за 15 поколений отбора

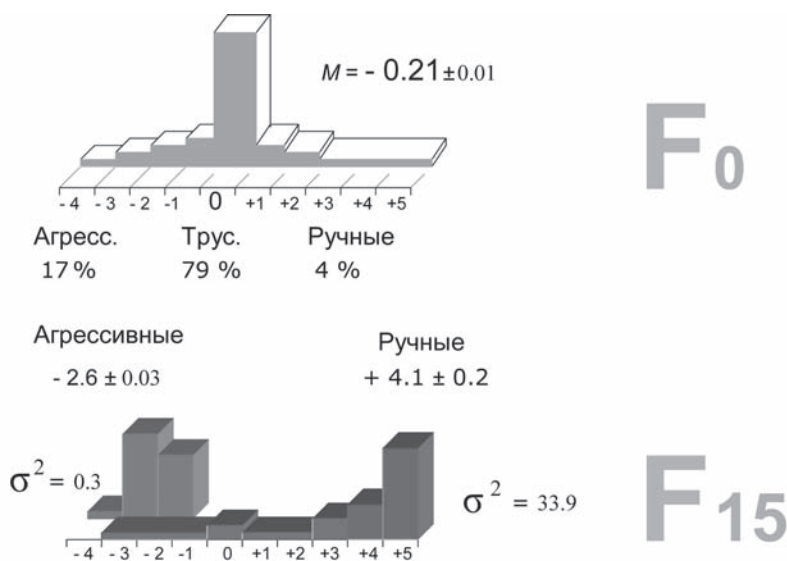


Рис. 2. Распределение групп агрессивных и ручных норок за 15 поколений отбора

события — Инге-Вечтомов, 2005) и рекомбинации генов, и скрытый резерв наследственности, и прямой эффект отбора, и регуляторные эффекты генетической активности.

У ручных норок эффекты интенсивного отбора на одомашнивание идут по той же схеме, как и у лисиц, только поведение больше напоминает не собачье, — у норок

Рис. 3. Фенотип американской норки стандартной окраски из контрольной промышленной популяции, не затронутой специальным отбором по поведению



Рис. 4. Отбор на агрессивное поведение. Коррелированный ответ — усиление пигментации волосяного и кожного покрова



Рис. 5. Отбор на ручное поведение. Коррелированный ответ — ослабление пигментации (пегости).

созданное селекционным путем ручное поведение скорее близко к поведению домашних кошек (рис. 5, 7).

В ходе отбора на ручное поведение, как и в аналогичном доместикационном эксперименте с лисицами (Trut, 1999), у американских норок в ряду поколений было зафиксировано изменение исходной стандартной окраски мехового покрова:

1. Появление *de novo* с частотой 10^{-3} , 10^{-4} окрасочного новшества — обширной белой пятнистости (пегостей) (рис. 5).

Причем наследование такого доместикационного признака, как проявление белой пятнистости или пегостей на меховом покрове зверей, в большинстве случаев часто бывает очень сложно обусловлено. По своей форме и топографии пегости у доместизируемых норок появляются на тех же самых участках тела, что и у представителей других исторически ранее одомашненных животных, принадлежащих не только к разным видам, но и к разным отрядам (хищников, копытных, грызунов, зайцеобразных), даже к разным классам (млекопитающих и птиц) (рис. 6).

2. Зарегистрировано возникновение *de novo* еще одного окрасочного новшества — обильной седины направляющего и остевого волоса у гетерозиготных форм ($C_R/+$) (рис. 8). Гомозиготные формы (C_R/C_R) характеризуются проявлением частичного альбинизма или окраски гималайского типа, свойственного гималайским кроликам, сиамским кошкам, а также морским свинкам (рис. 7). Генетический анализ выявил полудоминантную природу этого окрасочного новшества (Trapezov, 1997; Трапезов, 2007).

Можно ли считать возникшие *de novo* признаки нейтральными, не адаптивными? Вряд ли. Ведь они могут быть сцеплены с признаками адаптивными, например устойчивостью к психоэмоциональному стрессу в условиях антропогенной среды (Трапезов, Беляев, 1986). Фенотипическое сходство в эффектах окраски у совершенно отдаленных в таксономическом отношении видов, вовлеченных в процесс доместикации, не дает оснований судить о генотипическом сходстве. Но исходя из сходства в фенотипической изменчивости, обусловленной единством процесса доместикации у видов, достаточно далеких по происхождению, можно подразумевать наличие специфической генной компоненты, втягиваемой в один и тот же канал отбора. Можно говорить наряду со спецификой видов и родов о наличии у них общих генов — «генов доместикации».

Проявление дестабилизирующих эффектов при движущем отборе на доместикационное поведение у модельного объекта — американских норок: 1) возрастание темпов и размаха изменчивости; 2) возникновение новшеств, не наблюдавшихся в прежней эволюционной истории американских норок; 3) появление у американских норок признаков, гомологичных признакам, возникших у исторически ранее доместизированных видов.

При доместикации дестабилизирующий отбор обнаруживает свой формообразовательный эффект в кратчайшие сроки и поставляет материал, который на дальнейших этапах используется движущим и стабилизирующим отбором. Изучение механизмов доместикации позволяет лучше понять пути окрасочного формообразования у пушных зверей, более того — контролировать их. Используя эффекты доместикационного поведения, можно на основе уже известных мутаций окраски меха получить принципиально новые варианты.

Селекция на агрессивное поведение по отношению к человеку выявила прямо противоположные эффекты: среди особей с агрессивной реакцией на человека

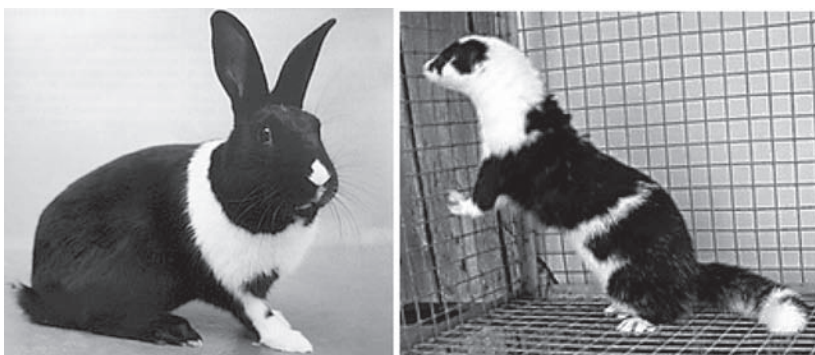


Рис. 6. Гомологичное направление изменений в ходе отбора на домостикационное поведение у американских норок в сравнении с исторически ранее одомашненными видами (проявление похожей пятнистости)

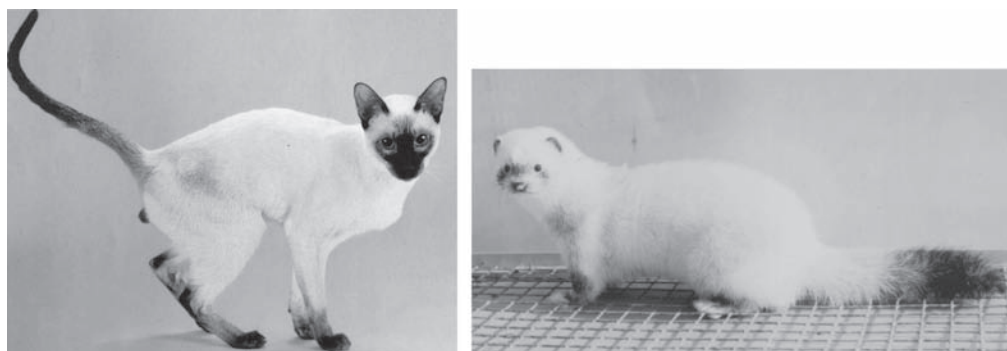


Рис. 7. Гомологичное направление изменений у американской норки в сравнении с исторически ранее одомашненными видами (появление гималайской окраски)

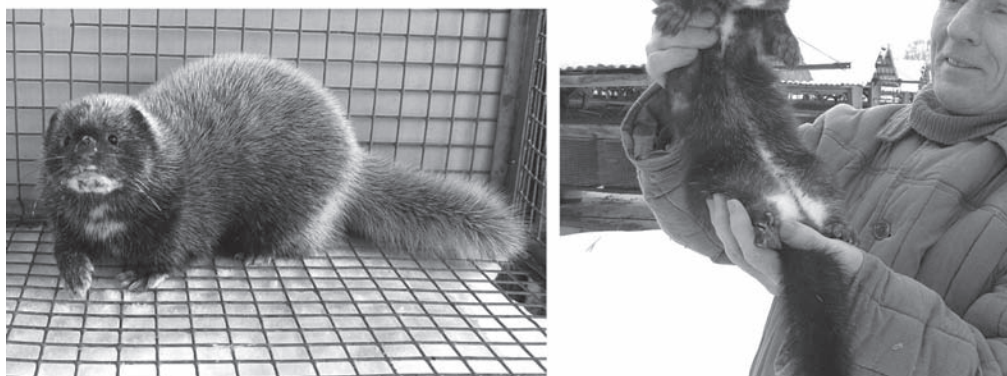


Рис. 8. Появление неспецифической седины в ходе отбора на домостикационное поведение

зарегистрировано уменьшение экспрессивности и пенетрантности белой пятнистости. Звери из агрессивной группы обладают также более темной окраской меха.

В контрольной популяции американских норок, не затронутой специальным отбором по поведению, общая окраска волосяного покрова оставалась стандартной.

Литература

- Беляев Д. К. Биологические аспекты domestikации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных : материалы Всесоюзного совещания 24–26 окт. 1968 г., Алма-Ата. Алма-Ата : Наука, 1970. С. 30–44.
- Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domestikации // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.
- Богданов Е. А. Происхождение домашних животных. М. : Сельхозгиз, 1937. 406 с.
- Боголюбовский С. Н. Проблемы происхождения, эволюции и породообразования домашних животных. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. 593 с.
- Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений // Собр. соч. Т. 4. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. 883 с.
- Инге-Вечтомов С. Г. Роль генетических процессов в модификационной изменчивости. Пророчество Б. Л. Астаурова // Онтогенез. 2005. Т. 36. № 4. С. 274–279.
- Трапезов О. В., Беляев Д. К. Связь селекционного изменения поведения с репродуктивной функцией американской норки // Журнал общей биологии. 1986. № 4. С. 445–450.
- Трапезов О. В. Об одомашнивании пушных зверей (К 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина «Прирученные животные и возделанные растения») // Информационный Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 45–61.
- Belyaev D. K. Domestication of animals // Science. 1969. № 1. P. 47–52.
- Belyaev D. K. Destabilizing selection as a factor in domestication // Journal of Heredity. 1979. Vol. 70. P. 301–308.
- Hale E. B. Domestication and evolution of behavior // The behavior of domestic animals / ed. by E. S. E. Hafez. L. : Baillière, Tindall & Cassell, 1969. P. 22–24.
- Trapezov O. V. Black Crystal: A novel coat color mutant in the American Mink // Journal of Heredity. 1997. Vol. 88. № 2. P. 164–166.
- Trut L. N. Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment // American Scientist. 1999. Vol. 87. P. 160–169.

The Effects of Destabilizing Selection. American Mink (*Mustela vison*, Schreber, 1777) as a Model

O. V. Trapezov, L. I. Trapezova

Institute of Cytology and Genetics SB RAS,
Novosibirsk, Russia: otrapezov@academ.org

By the beginning of the sixties *Dmitry Belyaev* founded a thought viewing of domestication in a new light. He has defined the concept of *Domestication* in the *Encyclopedia Britannica* (1974, p. 936–942). Conceptually, this is plausible when one takes into account the role of behavior in the domestication of wild animals and integration of the artificial selection theory with the modern concepts of brain function. Minks — one more model were selected for tame behavior with the aim to ascertain whether the domestication

process is accelerated in the common American mink. The idea of the experiment was to subject minks to long-term intense selection for tameness expected to considerably hasten domestication.

Selection for aggressiveness — as a consequence — elevation of the heaviness of hair and skin pigmentation.

Droving selection for domestic behavior is accounted with the expression through subsequent generation of destabilizing effects of non-specific: with the frequency 10^{-3} , 10^{-4} the white pibalds, grey and smoky hairs were appeared *de novo* in comparison with control farm-bred population.

Keywords: experimental domestication, selection for defensive reaction towards human, white pibalds, effects of destabilizing selection.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

В. И. Василевич

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург, Россия: vlvasilevich@yandex.ru

Большинство растений существуют в сомкнутых растительных сообществах и конкурируют со своими ближайшими соседями. Эти соседи являются фактором фитоценотического отбора. Ресурсные ниши автотрофных растений дифференцированы слабо, и результаты конкуренции зависят больше от сходства жизненных форм, чем от межвидовых морфологических различий. Внутривидовая конкуренция может быть не более напряженной, чем межвидовая. В сомкнутом растительном покрове генеративное размножение происходит очень трудно. Всходы могут укорениться только в благоприятных для них местах, а семена попадают в них независимо от генотипа. Плотность всходов в таких местах определяет в значительной степени скорость роста. Лишь незначительная часть всходов доживает до генеративного состояния, когда может проявиться более высокая приспособленность. Все эти обстоятельства тормозят естественный отбор.

Ключевые слова: естественный отбор, конкуренция в растительных сообществах, судьба всходов, окружение, приспособленность.

Подавляющее число видов растет в более или менее сомкнутых сообществах и неизбежно вступает в конкурентные отношения с растущими рядом растениями. Это окружение является фактором отбора. Но если попробовать проанализировать какие-то конкретные ситуации, то возникает много вопросов, ответить на которые довольно трудно как фитоценологам, так и эволюционистам.

А. П. Шенников (1964) ввел в фитоценологию понятие экотопического и фитоценотического отбора. Первый осуществляется факторами абиотической среды (экотопом); а фитоценотический отбор действует внутри фитоценозов, и его механизмом является конкуренция между растениями.

Сейчас все более распространенной становится точка зрения, согласно которой у автотрофных растений ресурсные экологические ниши дифференцированы весьма слабо. Всем видам растений необходимы одни и те же ресурсы: свет (фотосинтетически активная радиация), вода, элементы минерального питания (главным образом азот, калий, фосфор). Это неизбежно приводит к напряженной конкуренции между растениями. Для того чтобы понять, как действует естественный отбор, следует более детально рассмотреть особенности конкурентных отношений между растениями.

Каждое растение конкурирует лишь со своими непосредственными соседями. Наиболее сильное воздействие оказывает ближайший сосед, а влияние остальных соседей невелико. Соседи служат экранами для передачи конкурентного воздействия. Непосредственные взаимоотношения между растениями осуществляются в пределах небольшой совокупности особей — ценоячейки (Ипатов, 1966).

В многовидовых растительных сообществах два вида с невысоким обилием могут не являться непосредственными соседями друг друга и не вступать в конкурентные отношения. Это определяется законами комбинаторики, а не дифференциацией экологических ниш.

Вследствие этого преобладающей формой конкуренции в растительных сообществах является диффузная конкуренция, т. е. конкуренция вида со всем его окружением. Конечно, здесь речь идет, прежде всего, о симметричной конкуренции, т. е. о конкуренции между растениями одного порядка размеров.

Каждый вид растений «различает» только определенное число типов партнеров в конкурентной борьбе. Взаимодействия растений осуществляются посредством изменения ими среды, а воздействие видов растений на среду относительно неспецифично (Василевич, 1983). На исход конкуренции оказывают влияние не столько видовые различия, сколько сходство и различия экобиоморф — групп видов сходной жизненной формы и близкой экологии. Внутривидовая конкуренция может быть не более напряженной, чем межвидовая. Экобиоморфе в значительной степени соответствует понятие гильдии, широко используемое в экологии животных. Из этого следует, что равные по силе воздействия (конкурентоспособности) растения-партнеры могут относиться как к одному виду, так и к разным. В. Н. Сукачев (1959), анализируя результаты экспериментов по выращиванию растений в чистых и смешанных посадках, пришел к выводу, что внутривидовая конкуренция может быть не более напряженной, чем межвидовая. Эта точка зрения подтвердилась на результатах выращивания растений в чистых и смешанных посевах и данных по жизнеспособности растений в зависимости от расстояния до ближайшего соседа и его размеров (Connell, 1983; Василевич, 1988; Goldberg, Barton, 1992). Более того, было показано при выращивании в сосудах растений *Plantago lanceolata*, сибсов, полусибсов и неродственных, что средний вес растений не зависит от степени родственности соседей (Tonsor, 1989). Конечно, результаты этих экспериментов не перечеркивают данных довольно многочисленных работ, где было показано, что внутривидовая конкуренция и конкуренция между разными формами внутри вида является более напряженной. Многое зависит от того, какие виды сопоставляются в эксперименте, достаточно ли они отличаются друг от друга по тем параметрам, которые определяют напряженность конкуренции.

Вывод о том, что внутривидовая конкуренция может не отличаться по интенсивности от межвидовой, имеет весьма серьезные последствия для понимания естественного отбора и эволюции растительного мира. Конечно, конкуренция еще не естественный отбор и эволюция, но все же это один из основных процессов, лежащих в основе микроэволюции.

Ж. Н. Grime (1979) в своей монографии о типах жизненных стратегий растений детально рассмотрел основные признаки, обеспечивающие высокую конкурентоспособность. К ним он относил высокую скорость роста, вес семян, высоту, латеральное распространение, фенологию, реакцию на стресс, реакцию на нарушения. Это довольно простые для объективной количественной оценки показатели, что позволяет оперировать с конкурентоспособностью и сравнивать ее у разных видов. Все эти показатели не видоспецифичны, они не включают каких-либо тонких физиологических, биохимических или морфологических особенностей видов, которых геоботаники хотя и не знали, но именно ими пытались объяснить исход конкуренции в какой-либо паре видов. D. Goldberg (1996) считает, что конкурентное воздействие эквивалентно у разных видов на единицу размеров растений (биомассы).

Согласно принципу конкурентного исключения из группы видов, занимающих одну экологическую нишу, в результате конкуренции должен остаться только

один — наиболее конкурентоспособный. Сосуществованию большого числа видов с идентичными или очень близкими экологическими нишами способствует пространственная и временная неоднородность фитоценозов.

В сомкнутых сообществах идет интенсивная дифференциация особей по размерам, отстающие в росте отмирают, наступает самоизреживание, в результате чего остаются лишь те особи, которые обладают большей энергией роста или появились несколько ранее остальных. Для того чтобы один вид мог полностью исключить другой в результате конкуренции, он должен обладать значительно более высокой конкурентоспособностью. Такое конкурентное исключение в растительных сообществах происходит довольно часто, особенно в ходе сукцессии, но в сукцессии обычно происходит смена растений одних жизненных форм другими. Однолетники и малолетники сменяются многолетними травами, а те в свою очередь кустарниками и деревьями. Основное направление изменений — увеличение продолжительности жизни и высоты.

Виды растений, когда они произрастают массово, являются эдификаторами, весьма существенно меняющими среду сообщества, создавая так называемую фитосреду. Воздействие эдификаторов на среду относительно неспецифично. Типов фитосред значительно меньше, чем видов-эдификаторов. Адаптация растений вырабатывается по отношению к определенным фитосредам, и в связи с этим отсутствует тесная связь видов-спутников с определенными видами-доминантами. Экологическая индивидуальность делает весьма неопределенным состав видов в фитосредах каждого типа.

Естественный отбор может проявить себя лишь на протяжении жизни достаточно большого числа поколений, и только в том случае, если вектор отбора действует все время в одном направлении. В последнее время ботаники все большее внимание обращают на клональные растения, которые за счет вегетативного размножения могут существовать неопределенно долго. Методы определения абсолютного возраста многолетних травянистых растений отсутствуют, но, по-видимому, многие из них могут иметь продолжительность жизни в несколько десятков и сотен лет, что сопоставимо с продолжительностью жизни деревьев. Однолетники не играют сколько-нибудь заметной роли в растительном покрове гумидных областей. Следовательно, смена поколений у большинства видов происходит весьма медленно, что не дает проявиться действию естественного отбора. Следует учитывать и то, что изменения климата идут все время, хотя и с разной скоростью. Десять тысяч лет послеледникового периода (голоцена) включают не менее пяти периодов с заметно отличающимся климатом.

В сомкнутом растительном покрове семенное возобновление всех видов сильно затруднено. Всходы могут ежегодно появляться, но подавляющая их часть гибнет в течение первых дней и недель жизни. Короткоживущие растения оказываются в сомкнутых сообществах в крайне неблагоприятном положении.

Естественный отбор может быть эффективен, когда происходит избирательная элиминация, при которой отбираются особи более приспособленные к среде. Относительная роль избирательной и неизбирательной элиминации растений в растительных сообществах известна очень плохо. При самоизреживании древостоев, как одновидовых, так и смешанных, обычно наблюдается гибель мелких деревьев, имеющих высоту и диаметр ниже среднего. В этом случае, несомненно, идет отбор на большую скорость роста, главным образом в высоту, так как конкуренция за свет

играет при этом основную роль. Но не ясно, какую роль при этом играют генетические различия. Дело в том, что поверхность любого растительного сообщества крайне неоднородна по условиям, способствующим появлению и укоренению всходов. Имеет значение нанорельеф, неравномерность размещения взрослых растений, мохового покрова, мощности подстилки и т. п. Всходы могут закрепиться только в так называемых безопасных местах, а туда попадают с равной вероятностью семена любых генотипов. Как было показано в ряде экспериментов (Nagler, 1977), на исход конкуренции очень сильное влияние оказывает время появления всходов, опережение на 5–7 дней может оказаться решающим. Энергия прорастания в значительной степени определяется генотипом, но разные безопасные места могут оказывать на это очень разное воздействие.

Любопытные результаты были получены в экспериментах с двумя видами американских прерий: *Schizachyrium scoparium* и *Setaria viridis*. В монокультуры этих двух видов подсаживали всходы этих же видов, но разных размеров. Оказалось, что различия в размерах пересаженных всходов не имеют значения в конкуренции с окружающими взрослыми растениями. Большие размеры могут не давать преимуществ в уже заполненной среде (Wilson, 1994).

Неравномерность распределения зачатков по территории приводит к тому, что всходы появляются в отдельных местах группами с разной плотностью. Дальнейшая судьба всхода очень сильно зависит от его окружения, от того, насколько близко находятся ближайшие соседи и какова их жизненность, а это также не определяется генотипом данного всхода.

У каждого вида в каждом местообитании лишь незначительная часть всходов доживает до генеративного состояния, в котором могут проявиться все признаки, определяющие его большую приспособленность. Под пологом леса до возраста 20–30 лет доживает очень небольшое число всходов, но и эти молодые растения могут выйти в верхний полог и достичь генеративного состояния только в том случае, если над ними образуется окно в древесном ярусе в результате вывала взрослых деревьев, а эта ситуация никак не связана с генотипом молодых деревьев в подросте. Таким образом, в естественных растительных сообществах преобладает неизбирательная элиминация, и естественный отбор если и работает, то крайне неэффективно. Однако может быть, в соседних, но достаточно контрастных по экологическим условиям сообществах действуют разные векторы отбора, благодаря чему в разных типах сообществ отбираются разные генотипы и осуществляется дифференциация вида на экотипы и другие внутривидовые формы. Реальных доказательств этого очень мало, но многие геоботаники уверены, что такой процесс имеет место в действительности. Неоднократно было показано, что растения одного вида, растущие в территориально близких, но контрастных сообществах (например, на гриве и в межгрядном понижении центральной поймы) могут довольно заметно отличаться друг от друга. Правда, сравнивали обычно признаки жизненности растений, а учитывая их очень сильную морфологическую пластичность, различия по таким признакам могут быть чисто фенотипическими. Достаточная контрастность экологических условий может поддерживать разные векторы отбора в соседних популяциях, и генетические различия таких популяций в ряде случаев были показаны. Вопрос заключается в том, насколько эти различия устойчивы, могут ли они привести к образованию внутривидовых форм, повторяющихся в сходных условиях, по крайней мере, в какой-то части ареала вида.

Работы последних лет по изучению генетики популяций растений показали, что внутри многих видов имеется очень существенное генетическое варьирование, большая часть которого сосредоточена в популяциях, т. е. популяции гетерогенны, но не сильно отличаются друг от друга по средним характеристикам. И во многих случаях генетические различия между популяциями не связаны с географическим расстоянием между ними, а это свидетельствует о слабой изоляции популяций. Одним из основных факторов изоляции популяций растений ботаники считают фенологическую изоляцию. Было показано (Петрова, Санников, 1996), что перекрытие фазов пыления сосны в соседних популяциях в сосняке сфагновом и сосняке зеленомошном составляет всего 3–4 дня (около 5 % общей площади полигонов пыления), а вероятность межпопуляционных скрещиваний равна 10–15 %. Это говорит о малой изоляции популяций. Для выравнивания генетической структуры популяций достаточно весьма малого обмена генетической информацией.

Естественный отбор в пределах конкретных фитоценозов затрудняет еще и то, что многие из них существуют недолго по отношению к продолжительности жизни слагающих их растений. Сукцессии идут с такой скоростью, что часто смены проходят в течение жизни одного поколения доминирующего вида. Популяции многих видов кочуют из одного фитоценоза в другой, существуя в виде отдельных поселений.

До сих пор речь шла в основном о фитоценоотическом отборе, который действует внутри фитоценоза, определяя выживаемость всходов в микроместообитаниях, которые создаются в результате жизнедеятельности самих растений. Экотопический отбор, т. е. отбор, вызываемый действием факторов абиотической среды, проявляется в более широкой пространственной шкале. Экоотоп в целом может быть слишком сухим или слишком влажным для появления всходов определенного вида, но, учитывая неоднородность генотипов внутри вида, экотопический отбор может способствовать сохранению генотипов, более приспособленных к данному экоотопу. Оба вида естественного отбора действуют одновременно, и разделить их воздействие довольно сложно. Но все же, по-видимому, именно экотопический отбор способствует расширению экологической амплитуды вида, появлению разных экоотипов внутри вида.

В связи с тем, что зачатки растений не способны выбирать пригодные для укоренения всходов местообитания, в эволюционном плане устойчивы и перспективны только те виды, которые имеют достаточно широкую экологическую амплитуду. Только это позволяет виду обеспечить семенное возобновление и поддержание достаточной численности. Чем шире экологическая амплитуда, тем выше вероятность, что большое число семян сможет дать растения, которые достигнут генеративного состояния. Речь не идет о дифференциации вида на какие-то экотипы, расы, формы, каждая из которых обладает определенной экологической приуроченностью. Для процветания вида часто важнее сохранить возможности существования в широкой амплитуде условий среды, что, вероятно, может быть достигнуто за счет высокого уровня гетерозиготности.

Виды с широкой экологической амплитудой, обладая хорошими возможностями для генеративного воспроизведения и сохранения в течение большого числа поколений, возможно, в чем-то проигрывают по сравнению со стенотопными видами, имеющими тонкие адаптации к определенным местообитаниям. Широкая норма реакции не может во всех случаях обеспечить оптимальную реакцию на конкретную

обстановку. Как нередко происходило в ходе эволюции, выигрыш в одном отношении вызывал проигрыш в каких-то других.

В данной работе речь шла главным образом о факторах, мешающих проявиться естественному отбору, затрудняющих или прекращающих дифференциацию вида на внутривидовые формы. Процесс видообразования как таковой остался за рамками данного сообщения. Это уже совершенно иная тема, которая выходит за пределы собственно экологических проблем. Солидный геологический возраст, в течение которого существуют многие виды современных растений, свидетельствует о том, что далеко не все из них находятся в настоящее время в процессе более или менее интенсивного видообразования.

Отбираться какие-то внутривидовые формы могут лишь при условии достаточной изоляции, когда вектор отбора в разных частях ареала действует в разных направлениях. Симпатрическое видообразование у растений, по-видимому, не имело большого значения, а преобладало аллопатрическое видообразование, что выражается в существовании большого числа географически замещающих видов, образующих географические ряды. Виды одного географического ряда нередко имеют незначительные морфологические различия, но очень мало известно о каких-то различиях в их экологии, т. е. об их адаптациях к иным условиям среды.

Значительное число видов растений являются эксплорентами. Эти виды активно заселяют участки, лишенные растительного покрова. В первые годы зарастания обнаженных участков преобладают однолетники и малолетники. Между ними идет напряженная конкуренция, но до генеративного состояния доживает большое число особей, и здесь уже может идти отбор по признакам генеративной сферы. Более интенсивно плодоносящие генотипы, дающие большее число более крупных семян, могут закрепиться в потомстве. Эксплоренты имеют высокий репродуктивный успех, что позволяет им существовать в быстро перемещающейся в пространстве метопуляции.

Виды, выделяемые и описываемые систематиками растений, обычно имеют какие-то морфологические отличия, но в большинстве случаев их адаптационный смысл не ясен. По-видимому, эволюция направлена более на выработку свойств, связанных с продолжительностью жизненного цикла, вегетативным размножением, изменением биохимии и характера обмена, что в первую очередь и повышает приспособленность к постоянно меняющейся среде.

Литература

- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л. : Наука, 1983. 247 с.
- Василевич В. И. Взаимоотношения популяций растений в фитоценозах и их количественная оценка // Чтения памяти акад. В. Н. Сукачева. Вып. 6. М. : Наука, 1988. С. 59–82.
- Ипатов В. С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестник ЛГУ. 1966. Сер. Биол. Вып. 3. С. 56–62.
- Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 1996. 160 с.
- Сукачев В. Н. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 4. С. 35–46.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л. : Изд-во ЛГУ, 1964. С. 447.
- Connell J. H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments // American Naturalist. 1983. Vol. 122. № 5. P. 19–38.

- Goldberg D. E. Simplifying the study of competition at the individual plant level // New Zealand Journal of Forestry Science. 1996. Vol. 26. № 1–2. P. 19–38.
- Goldberg D. E., Barton A. M. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants // American Naturalist. 1992. Vol. 139. № 4. P. 771–801.
- Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. L. : J. Wiley, 1979. 222 p.
- Harper J. L. Population biology of plants. L. : Academic press, 1977. 892 p.
- Tonsor S. J. Relatedness and intraspecific competition in *Plantago lanceolata* // American Naturalist. 1989. Vol. 134. № 6. P. 897–906.
- Wilson S. D. Initial size and the competitive responses of two grasses at two levels of soil nitrogen: a field experiment // Canadian Journal of Botany. 1994. Vol. 72. № 9. P. 1349–1354.

Natural Selection in Plant Communities

V. I. Vasilevich

Komarov Botanical Institute RAS
St. Petersburg, Russia: vlvasilevich@yandex.ru

The greater part of plants exists in closed plant communities and competes inevitable with nearby individuals. The neighborhood is a factor of selection. Resource niches of autotrophic plants differentiated very weakly. Results of competition determine more similarity in growth forms than interspecific morphological differences. Intensity of intraspecific competition may be no more intensive than interspecific competition. In closed vegetation cover generative reproduction is very difficult. Seedlings can establish in safety sites only but seeds enter there independent from their genotype. Density of seedlings in neighborhood determines significantly growth rate of the seedling. Negligible part of seedlings reaches generative stage when more high fitness can reveals itself. All these circumstances hamper natural selection.

Keywords: natural selection, competition in plant communities, seedling fitness and safety sites.

КОНЦЕПЦИЯ ГРУППОВОГО ОТБОРА ОТ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА ДО НАШИХ ДНЕЙ

В. Е. Кипятков

Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия: vladilen.kipyatkov@gmail.com

Идея группового отбора была высказана Ч. Дарвином (1859), предположившим при обсуждении проблемы эволюции бесплодных рабочих у общественных насекомых, «что отбор может быть применен к семейству так же, как и к отдельной особи». Начало современной дискуссии о групповом отборе положила книга В. Винн-Эдвардса (1962), который объяснял альтруизм и регуляцию численности животных междомовым естественным отбором, действующим на популяции. На первом этапе дискуссии было показано, что междомовый отбор является «процессом второго порядка», т. е. значительно менее мощным, чем индивидуальный, и потому не может быть причиной эволюции альтруизма. На втором этапе были разработаны модели внутридомового отбора. Важнейшим достижением новых моделей было доказательство, что альтруизм может возникать путем группового отбора, только если особи внутри групп генетически более родственны, чем в среднем в популяции. Модели внутридомового и родственного отбора математически эквивалентны друг другу и описывают эволюцию альтруизма разными способами. Их нельзя рассматривать как конкурирующие теории. В последнее время дебаты о групповом отборе сменились более практичными идеями о многоуровневом отборе. Наиболее важными предоставляются два вопроса: как естественный отбор среди единиц (vehicles) более низкого уровня создает единицы более высокого уровня и как отбор на одном уровне влияет на процессы отбора, происходящие на более низких или более высоких уровнях?

Ключевые слова: эволюция, альтруизм, групповой отбор, междомовый отбор, внутридомовый отбор, родственный отбор, теория многоуровневого отбора.

Введение

Концепция группового отбора своим появлением обязана Чарльзу Дарвину. Обсуждая проблему происхождения и эволюции рабочих особей у общественных насекомых, он предположил, «что отбор может быть применен к семейству так же, как и к отдельной особи» (Darwin, 1859, цит. по: Дарвин, 1991, с. 231). Позднее Дарвин привлекал идею группового отбора для объяснения возникновения взаимопомощи и «нравственного чувства» у предков человека: «a tribe including many members who <...> were always ready to give aid to each other and sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and this would be natural selection» (Darwin, 1871, p. 166). В работах Дарвина можно найти ряд идей, как бы «намечающих» многие более поздние теории, рассматривающие роль группового и родственного отбора в эволюции альтруизма, общественных насекомых и социального поведения человека. После Дарвина концепция группового отбора претерпела сложное развитие, породила ожесточенные дискуссии и взаимоисключающие точки зрения, нередко основанные на неправильном понимании предмета. Поэтому основная задача данной статьи — показать в исторической перспективе, что же такое на самом деле групповой отбор и какое место он занимает в современной эволюционной биологии. Это представляется важным и потому, что в русской эволюционной литературе проблемы группового отбора практически не обсуждались.

От Дарвина до середины XX века

В течение длительного времени после Дарвина концепция группового отбора не пользовалась особой популярностью, хотя его идею об отборе на уровне колонии (семьи) как основном факторе эволюции социальных насекомых принимали все сторонники дарвинизма (подр. см.: Кипятков, 1985). А. Стертевант (Sturtevant, 1938) в специальной работе, посвященной естественному отбору у социальных насекомых, выделил три возможных уровня отбора — особи, колонии и популяции колоний — и впервые указал на вероятные противоречия между направлениями отбора на разных уровнях. Например, в случае полигинии некоторые царицы могли бы «экономить» на выращивании собственных рабочих и производить больше репродуктивных особей за счет эксплуатации чужих рабочих. Он полагал, что подобное эгоистичное поведение цариц не распространяется потому, что ведет к неэффективности всей колонии и ему противодействует отбор на уровне колоний. Эти рассуждения Стертеванта о конфликтах между уровнями отбора и интересами особей у общественных насекомых звучат удивительно современно и явно опередили свое время (см.: Bourke, Franks, 1995).

Основатели современного неодарвинизма уделяли очень немного внимания групповому отбору. Р. Фишер (Fisher, 1930) высказывал сомнения в его возможном значении на том основании, что скорость замещения особей значительно больше, чем групп, а поэтому отбор особей превалирует над отбором групп. С. Райт (Wright, 1931) в своей теории “shifting balance” придавал очень большое значение дифференциальной миграции особей в популяции, подразделенной на небольшие демы. При этом более приспособленные демы «экспортируют» благоприятные генные комбинации в другие демы популяции, что можно рассматривать как форму группового отбора. Позже Райт также предложил новый термин «межгрупповой отбор» (Wright, 1945), имея в виду отбор, протекающий между популяциями. Однако он не рассматривал эволюцию альтруизма.

Напротив, Дж. Холдейн (Haldane, 1932; цит. по: Холдэн, 1935) в своей книге «Факторы эволюции» не уделил никакого внимания групповому отбору, но обсуждал в эволюционном контексте признаки, «ценные для коллектива, но неблагоприятные для индивида» (с. 114). Анализируя простейшую однолокусную модель отбора, он показал невозможность фиксации гена альтруизма путем отбора, особенно в больших популяциях. Однако, если одна из групп, благодаря наличию в ней альтруистов, будет расти быстрее, то «можно ожидать распадаения ее на новые группы», и при этом «иногда одна из новых групп получит больше, чем другие, генов альтруизма, и ее темп роста будет возрастать дальше. Наконец может получиться гомозиготная группа по этому гену» (с. 116). Таким образом, по мысли Холдейна, альтруизм может возникать только в небольших группах благодаря случайным процессам, или, если использовать более современную терминологию, в результате генетического дрейфа. Но даже и в этом случае «может возникнуть обратная мутация, которая может распространиться. Мне кажется маловероятным предположение, что гены абсолютного альтруизма часты у человека» (там же, с. 116). Любопытно, что в этом сценарии эволюции альтруизма Холдейн не находил места для межгруппового отбора и не обсуждал возможность дифференциального вымирания и расселения групп в зависимости от наличия в них альтруистов. В то же время он первым понял значение родственности в возникновении альтруизма: «Признак этого типа

может распространиться в популяции только тогда, когда гены, его определяющие, содержатся в группе родственных особей, у которых вероятность оставления потомства увеличивается присутствием этих генов у индивидуального члена группы, чью личную жизнеспособность они понижают» (там же, с. 114). Однако и здесь Холдейн фактически не обсуждает групповой отбор, а предвосхищает теорию родственного отбора, специальное рассмотрение которой выходит за рамки данной работы.

Междемовый отбор и альтруизм: Первый этап дискуссии о групповом отборе

С момента возникновения концепции группового отбора в работах Ч. Дарвина и до самого последнего времени ее развитие было связано, прежде всего, с проблемой эволюции биологического альтруизма — поведения, направленного на благо особей своего вида, но уменьшающего дарвиновскую приспособленность альтруиста. Это объясняется тем, что для понимания эволюции большинства свойств живых организмов вполне достаточно «принципа эгоистичного организма» (Dawkins, 1976), основанного на индивидуальном, или дарвиновском (как его нередко называют), отборе, и нет нужды в привлечении иных механизмов. Другое дело — признаки, неблагоприятные для их обладателей, но полезные другим особям. В этом случае принцип эгоистичного организма не работает, и необходимы иные объяснения.

Вплоть до начала 1960-х гг. среди биологов преобладало представление о том, что естественный отбор создает адаптации, направленные «на благо вида». Возникающие при этом признаки могут иногда противоречить интересам обладающих ими особей и даже быть для них неблагоприятными, но полезными для группы, популяции и вида (напр., Allee et al., 1949; Lorenz, 1963, цит. по: Лоренц, 1994, с. 114–143). Подобные рассуждения в неявном виде предполагают возникновение таких свойств путем группового отбора, поскольку отбор особей должен препятствовать их появлению. Однако большинство авторов данного противоречия не замечало, и поэтому их не следует огульно относить к сторонникам группового отбора (Bourke, Franks, 1995; Okasha, 2006).

Квинтэссенцией идей о возникновении альтруизма путем группового отбора стала книга британского зоолога В. Винн-Эдвардса (Wynne-Edwards, 1962), в которой он обобщил данные по альтруистическому поведению и социальным механизмам регуляции численности популяций животных и предложил объяснить все эти факты отбором, действующим на популяции. Такой отбор позже был назван междемовым — “interdemic selection” (Williams, 1966), и этот термин стал общеупотребительным. Групповой отбор, по мысли Винн-Эдвардса, сохраняет лишь те популяции, которые могут эффективно регулировать свою численность, не допуская вымирания в результате нехватки ресурсов. Поэтому в эволюции формируются соответствующие особенности поведения особей («социальные конвенции»), направленные на сохранение популяции и вида. В частности, животные ставят свое размножение в зависимость от плотности популяции (“density-dependent convention”), чтобы избежать перенаселения и истощения ресурсов (“limitation-agreements”). Фактически Винн-Эдвардс утверждал, что особь добровольно жертвует своей собственной выживаемостью и плодовитостью (т. е. приспособленностью) для того, чтобы помочь популяции регулировать свою численность. При этом каждое животное самостоятельно оценивает численность

популяции благодаря специальным формам группового поведения (“epideictic displays”). Такое альтруистическое поведение, по Винн-Эдвардсу, возникает без какого-либо участия родственных отношений — исключительно благодаря отбору, действующему на популяционные группы всех видов и размеров. Автор утверждал также, что описываемые им явления чрезвычайно распространены и свойственны всем видам животных.

Несомненной заслугой Винн-Эдвардса является то, что его книга впервые привлекла внимание широкой биологической аудитории к проблеме группового отбора и альтруизма. В то же время она вызвала целый поток критики (Maynard Smith, 1964, 1976; Lack, 1966; Williams, 1966; Lewontin, 1970; Wilson E. O., 1975; Dawkins, 1976, 1982a; и др.) и дала начало не закончившейся до сих пор дискуссии, получившей название “Group Selection Controversy” (Okasha, 2006), или “Units-of-Selection Debate” (Reeve, Keller, 1999). Подробное рассмотрение этой дискуссии не входит в задачу данной работы. Отсылаю читателя к многочисленным обзорам по групповому отбору (Wilson E. O., 1975; Maynard Smith, 1976; Alexander, Borgia, 1978; Wade, 1978, 1979; Grafen, 1984; Wilson D. S., 1983; Bourke, Franks, 1995; Gould, 2002; Okasha, 2006).

Прежде чем обсуждать гипотезу Винн-Эдвардса по существу, следует более строго определить, что такое групповой и междемовый отбор. Р. Левонтин (Lewontin, 1970, p. 1) выделил три условия, «воплощающих принцип эволюции путем естественного отбора», а именно: фенотипическая изменчивость, дифференциальная приспособленность и наследуемость. Биологические сущности, обладающие этими свойствами, он назвал «единицами отбора». Более детальный анализ необходимых и достаточных условий для осуществления отбора был дан Дж. Эндлером (Endler, 1986). Используя эти принципы, можно утверждать, что семьи, социальные и иные группы особей, а также демы и популяции, могут быть единицами отбора, при условии: 1) наличия у них способности к размножению, т. е. происхождения от них новых групп; 2) появления при этом избыточного числа потомков; 3) наследования дочерними группами свойств материнских групп, т. е. наличия некоторой корреляции между этими свойствами; 4) выживания и размножения групп в зависимости от их свойств. В частности, междемовый отбор может осуществляться двумя способами: 1) дифференциальное выживание и 2) дифференциальное расселение демов и популяций (Williams, 1966; Wilson E. O., 1975). В этом случае «размножение» демов происходит в основном путем расселения из них особей, основывающих новые демы.

Гипотеза Винн-Эдвардса подверглась серьезной критике с нескольких сторон. Особенно много внимания ей уделил американский эволюционист Г. Вильямс (Williams, 1966). Первое возражение состояло в том, что автор неверно интерпретировал явление популяционной регуляции (Maynard Smith, 1976; Lack, 1966; Williams, 1966; Wilson E. O., 1975). Все его примеры якобы альтруистической регуляции численности обманчивы. В частности, поведение животных, уменьшающих свою плодовитость в периоды максимума численности, не является альтруизмом. Поступая таким образом, особь избегает излишней гибели потомства в периоды нехватки ресурсов, сохраняя возможность размножения в будущем, т. е. фактически оптимизирует свое размножение, достигая максимума индивидуальной приспособленности в меняющихся условиях среды (Lack, 1966; Williams, 1966; Wilson E. O., 1975). Таким образом, эволюция регуляции численности популяций

полностью объяснима с позиций «эгоистичного организма» и не требует привлечения механизма группового отбора.

Второе возражение основывалось на том, что групповой отбор значительно менее эффективен по сравнению с индивидуальным и является по сравнению с ним «процессом второго порядка» (Williams, 1966). Этот вывод основан на том, что: 1) плодовитость и смертность, 2) генетическая изменчивость, 3) корреляция между признаками и репродуктивным успехом у особей у особей несравнимо больше, чем у групп. Поэтому отбор особей всегда значительно сильнее, чем отбор групп, и способен эффективно противодействовать фиксации в популяциях признаков, уменьшающих индивидуальную приспособленностей организма (Maynard Smith, 1964, 1976; Williams, 1966; Lewontin, 1970; Wilson E. O., 1975). Этот вывод нашел подтверждение при математическом моделировании группового отбора. Уже первые простейшие модели показали, что групповой отбор в пользу альтруизма требует очень специфических, хотя в принципе возможных, условий (Maynard Smith, 1964). Кроме того, альтруизм, закрепившийся в популяции на основе группового отбора, не является эволюционно-стабильной стратегией, поскольку легко может быть вытеснен эгоистичными мутантами (Maynard Smith, 1976). Более сложные модели, основанные на динамике вымирания и колонизации демов в метапопуляции, показали, что возникновение альтруизма путем чистого междемового отбора является крайне маловероятным событием, требующим весьма специальных условий, которые вряд ли часто встречаются в природе (Levins, 1970; Boorman, Levitt, 1972).

В результате первого этапа дискуссии о групповом отборе среди биологов распространилось более осторожное отношение как к групповому отбору, так и к идеям об адаптации для пользы вида и популяции. Естественный отбор действует на благо вида лишь постольку и потому, что он направлен на повышение приспособленности особей. Развернутую критику идеи адаптации «на благо вида» можно найти у Р. Фишера (Fisher, 1958, цит. по: Fisher, 1999) и Дж. Вильямса (Williams, 1966).

Внутридемовый отбор и альтруизм: второй этап дискуссии о групповом отборе

Несмотря на убедительную критику идей Винн-Эдвардса, попытки найти в групповом отборе источник возникновения альтруизма продолжались, особенно настойчиво в работах Д. С. Вильсона (Wilson D. S., 1975 и др.). Дальнейшее развитие дискуссии связано с появлением нового класса моделей группового отбора, которые были названы «внутридемовыми» (intrademic), в отличие от более ранних «междемовых», или «традиционных», моделей (Wade, 1978). Первой была модель “trait-group selection” (Wilson D. S., 1975), позже получившая более общее название «модель структурированного дема» (Wilson D. S., 1977). Общим в моделях этого типа является то, что популяция (дем) структурирована, т. е. состоит из временных групп, в которых и происходят социальные взаимодействия. В модели “trait-group selection” особи в группах не размножаются; размножение происходит после распада групп и при этом образуется общий для популяции пул скрещивающихся особей. В других вариантах модели размножение происходит также и в группах. Выживание и плодовитость особей в группах зависят от наличия и численности в них альтруистов. Поэтому несмотря на уменьшение выживаемости и плодовитости альтруистов по сравнению с другими особями, группы, включающие больше

альтруистов, быстрее растут и в результате производят больше особей, приступающих к размножению в общем пуле популяции. После появления особей нового поколения они опять образуют группы, и все повторяется вновь.

Анализ моделей структурированного дема показал, что альтруизм может возникать в результате группового отбора только в том случае, если особи внутри групп более генетически родственны друг другу, чем в среднем в популяции (Wilson D. S., 1975, 1977). На этом основании многие авторы считают такие модели фактически эквивалентными моделям родственного отбора (Maynard Smith, 1976; Grafen, 1984; Nunney, 1985). Тем не менее Д. С. Вильсон (Wilson D. S., 1975, 1977, 1979, 1980) и некоторые другие авторы (Matessi, Jayakar, 1976) утверждали, что альтруизм может возникать путем внутридемового отбора даже при отсутствии родственности, т. е. при полностью случайном образовании групп. Однако это альтруизм особого типа. Д. С. Вильсон (Wilson D. S., 1979, 1990) назвал его «слабым» (weak) альтруизмом, в отличие от классического «сильного» (strong) альтруизма. Если необходимым признаком классического альтруизма является абсолютное уменьшение приспособленности альтруиста, то при слабом альтруизме требуется только относительное уменьшение приспособленности по сравнению с другими членами группы. Действия слабого альтруиста полезны всем особям в группе, в том числе и самому альтруисту, и поэтому его приспособленность не обязательно уменьшается, а может даже и возрасти, но при этом приспособленность реципиентов альтруизма увеличивается в еще большей степени, поскольку они не тратят ресурсов на альтруизм.

Многие авторы отказываются считать слабый альтруизм Д. С. Вильсона настоящим альтруизмом (Maynard Smith, 1976; Grafen, 1984; Nunney, 1985). Особенно весомым аргументом является «мутационный тест на альтруизм» (Nunney, 1985). Поскольку альтруизм, по определению, уменьшает приспособленность проявляющей его особи, то «обратная мутация», превращающая альтруиста в эгоиста, должна повышать его индивидуальную приспособленность. Этого, однако, не происходит при слабом альтруизме, поскольку в данном случае поведение альтруиста приносит пользу не только окружающим особям, но и ему самому, хотя и в меньшей степени. Пример слабого альтруизма недавно исследован у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (Gore et al., 2009). Часть дрожжевых клеток (альтруисты) обладает специальным ферментом для расщепления сахарозы, который они выделяют во внешнюю среду. Другие же особи (эгоисты) не производят такой фермент (и следовательно, не несут связанных с этим расходов), но пользуются моносахаридами, образовавшимися в результате работы фермента, произведенного альтруистами. Если мы представим, что у клетки-альтруиста произошла мутация, не позволяющая ей синтезировать фермент, то ее приспособленность не увеличится, а уменьшится, поскольку она и сама больше не сможет использовать для питания сахарозу, а лишь готовые моносахариды. Следовательно, это слабый альтруизм.

Следует подчеркнуть, что все дискуссии о групповом отборе носят преимущественно теоретический характер. Практически полностью отсутствуют реальные примеры его действия в природе. Тем более интересным является недавнее исследование на кишечной палочке *Escherichia coli*, в котором на модели из двух штаммов генетически модифицированных бактерий удалось проследить эволюцию слабого альтруизма в результате внутридемового отбора в сочетании с генетическим дрейфом (Chuang et al., 2009). С деталями этого интереснейшего эксперимента можно ознакомиться в интернет-публикации А. В. Маркова (2009). Однако в его комментарий

следует внести две принципиальные поправки. Во-первых, описываемый в работе альтруизм является слабым, поскольку выделяемый бактериями-альтруистами метаболит необходим не только бактериям-эгоистам, но и самим выделяющим его особям. Эта ситуация совершенно аналогична рассмотренной чуть выше для дрожжей. Во-вторых, как авторы исследования, так и его комментатор ошибаются, приписывая наблюдающиеся эффекты некоему «парадоксу Симпсона». Очевидно, что в описанной модельной системе происходил именно внутридемовый отбор. Те выборки, где по случайности (генетический дрейф) среди примерно десятка бактерий оказывалось больше альтруистов, давали очень быстро растущие колонии благодаря выгоде альтруизма для всех бактерий. При этом, хотя в каждой отдельной колонии альтруисты проигрывали эгоистам по темпам размножения, в результате быстро растущие колонии давали значительно больше потомков. Поэтому доля альтруистов во всей популяции увеличивалась. Результаты говорят сами за себя: «повторив несколько раз эту последовательность действий (разбавление культуры, расселение маленькими группами в 288 пробирок, рост, соединение популяций в одну, опять разбавление и т. д.) можно добиться сколь угодно высокого процентного содержания альтруистов в культуре. В одном из опытов они начали со смеси, содержащей лишь 10 % альтруистов, и всего за 5 циклов разбавления и расселения довели их долю до 95 %» (Марков, 2009).

Еще одним предметом дискуссий о природе группового отбора является вопрос о том, что же такое «группа». Для большинства авторов группа должна быть физически дискретной совокупностью особей (Maynard Smith, 1964, 1976, 1982; Wilson E. O., 1975; Dawkins, 1979). В отличие от группового отбора, родственный отбор, согласно определению Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1964, p. 1146), это «отбор, действующий на группы близко родственных особей, которые необязательно должны быть дискретными в пространстве и во времени». Напротив, сторонники внутридемового отбора полагают, что «группы» могут быть как дискретными структурами, так и совокупностями (networks) особей, предпочтительно взаимодействующих друг с другом (напр., Wade, 1980). В любом случае понятие группы предполагает наличие поведенческих и физических контактов между ее членами.

В связи с этим следует остановиться на типичной ошибке, совершаемой некоторыми биологами, рассматривающими произвольно выделенные ими группы никак не связанных друг с другом особей в качестве объекта группового отбора. Например, в учебнике по теории эволюции А. С. Северцов (2005, с. 185) пишет: «Все сеголетки (лягушата. — В. К.), покинувшие водоем за данный промежуток времени, имеют одинаковую вероятность быть съеденными или выжить, независимо от их индивидуальных особенностей. Однако чем ниже плотность сеголеток, тем вероятнее выживание каждого из них. Это означает, что отбор хищниками действует на сеголеток не как индивидуальный, а как групповой отбор». Но выходящие на берег лягушата никак не связаны, не «общаются» между собой, и поэтому не могут рассматриваться в качестве группы и объекта группового отбора. Далее автор демонстрирует явное непонимание природы группового отбора: «Таким образом, групповой отбор в природе существует, но не как социальная конвенция, <...> и не как дифференциальное выживание популяций, <...> а как равномерное распределение селективного преимущества, обеспечиваемого группой, между всеми членами этой группы» (Северцов, 2005, с. 186).

В. А. Проворов в серии очень содержательных работ по генетике и эволюции микробно-растительных симбиозов ошибочно рассматривает в качестве группового отбор между различными штаммами (клонами) бактерий. Например: «Межгрупповой отбор в популяциях ризобий усиливается в том случае, если хозяин полиморфен по “предпочтительности” к штаммам» (Проворов и др., 2008, с. 19). Однако штаммы бактерий не являются ни дискретными группами, ни совокупностями особей, предпочтительно взаимодействующих друг с другом. Их объединяет только одинаковый генотип. Очевидно, что преимущество одного штамма перед другими возникает в результате обычного дарвиновского отбора, происходящего на уровне отдельных особей-бактерий. Если использовать логику В. А. Проворова с соавторами, то групповым можно назвать буквально любой случай отбора. Например, если в популяции генотип *A* вытесняет генотип *B*, то такой отбор тоже можно назвать групповым, понимая под «группами» совокупности особей разных генотипов. Но это неверно, поскольку здесь действует именно индивидуальный отбор особей с разными генотипами.

Показано, что модели внутридемового отбора фактически основаны на подразделении индивидуальной приспособленности особей на два компонента — внутригрупповой и межгрупповой (Wade, 1980). Для анализа этих компонентов отбора обычно используют ковариационный подход Дж. Прайса (см. Bourke, Franks, 1995, р. 45–49; Okasha, 2006, р. 18–25). В результате оказалось, что модели эволюции альтруизма путем внутридемового и родственного отбора математически эквивалентны друг другу, т. е. фактически описывают один и тот же процесс разными способами (Wade, 1980; Queller, 1992a, b; Dugatkin, Reeve, 1994; Bourke, Franks, 1995). Одинаково правильно рассматривать эволюцию настоящего (strong) альтруизма путем родственного отбора, или же как результат конфликта между межгрупповым и внутригрупповым отбором, при условии что группы являются дискретными или связанными взаимодействиями совокупностями родственных особей. Таким образом, различия между моделями внутридемового и родственного отбора в основном семантические, и их нельзя рассматривать в качестве конкурирующих теорий (Wilson D. S., 1983; Bourke, Franks, 1995; Reeve, Keller, 1999). Важнейшим выводом из всех дискуссий стало окончательное признание невозможности возникновения настоящего (strong) альтруизма в результате любой формы группового отбора при отсутствии генетической родственности между составляющими группы особями (Wilson D. S., 1990).

Современный этап развития концепции группового отбора

В конце 1970-х гг. на основе идей Вильямса (Williams, 1966) и В. Гамильтона (Hamilton, 1972), развитых Р. Докинзом в его концепции «эгоистичного гена» (Dawkins, 1976, 1982a, b), формируется геноцентристская парадигма эволюции. Она представляет собой новый взгляд на эволюцию и рассматривает ген в качестве единственной единицы генетического интереса и естественного отбора. С этой точки зрения организмы, семьи, группы особей, деды и популяции — «транспортные средства» (vehicles) генов (Dawkins, 1976, 1982b), или иначе — «интеракторы» (Hull, 1980). Мы можем назвать их «экологическими единицами» отбора. Благодаря взаимодействию, дифференциальному выживанию и репродукции этих единиц происходит отбор на соответствующем уровне, приводящий в конечном итоге

к дифференциальному выживанию и репликации, т. е. отбору генов. Таким образом организмы, семьи, группы особей, демы и популяции — «непосредственные» (proximate), а гены — «конечные» (ultimate) объекты естественного отбора.

К настоящему времени дебаты относительно группового отбора и альтруизма сменились более продуктивными дискуссиями о роли естественного отбора на различных уровнях организации (multilevel selection) в эволюции живых систем (напр., Keller, 1999; Okasha, 2006). Новая теория многоуровневого отбора (levels-of-selection theory) должна ответить на два основных вопроса (Reeve, Keller, 1999): 1) каким образом естественный отбор среди единиц (vehicles) более низкого уровня создает единицы более высокого уровня? 2) каким образом естественный отбор на одном уровне влияет на процессы отбора, происходящие на более низких и более высоких уровнях? Наибольший интерес исследователей привлекает возникновение противоречий между направлениями отбора на разных уровнях, порождающих конфликты генетических интересов. В возникновении и разрешении таких конфликтов многие видят один из важнейших путей эволюции и усложнения биологических систем (Reeve, Keller, 1999; Leigh, 1999).

Тем не менее, если оставить в стороне практически общепризнанный механизм эволюции альтруизма путем родственного отбора, роль других форм отбора на уровнях выше организма остается пока весьма дискуссионной (см.: Keller, 1999; Okasha, 2006). Несомненная причина этого в том, что индивидуальный дарвиновский отбор значительно сильнее групповых форм отбора, что было рассмотрено выше. Следовательно возникновение каких-либо свойств, неблагоприятных для особей, в результате отбора на уровне групп, демов, популяций или видов крайне маловероятно. Поэтому такие случаи до сих пор неизвестны. Если же некий признак полезен и для особей, и для единиц более высоких уровней, то его эволюция опять же будет определяться в основном более мощным индивидуальным отбором. Тот факт, что групповой отбор также поддерживает данный признак, не имеет особого значения по причине его неизмеримо меньшей мощности. Таким образом, в первом случае групповой отбор, как правило, неэффективен, а во втором — его роль исчезающе мала.

Единственная область, в которой пока обнаружены реальные конфликты генетических интересов, это суборганизменные уровни отбора. К настоящему моменту уже исследовано множество случаев конфликта между отбором на уровне генов, хромосом и клеточных органелл (так называемых «эгоистичных генетических единиц»), которому противодействует отбор особей. Возникающие при этом «геномные», или «интрагеномные», конфликты разрешаются в эволюции весьма различным образом, причем далеко не всегда в пользу индивидуума (см., напр., Pomiankowski, 1999). Очевидной причиной такой ситуации является простой факт: внутригеномный и индивидуальный дарвиновский отбор — процессы одного порядка (см.: Williams, 1966), и поэтому имеют одинаковую мощность и эффективность.

Литература

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Л. : Наука, 1991. 539 с.

Кипятков В. Е. Проблема происхождения общественных насекомых : обзор и синтез // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклады на 38-м ежегодном чтении 4 апреля 1985 г. // под ред. Э. П. Нарчука. Л. : Наука, 1986. С. 3–42.

- Лоренц К. Агрессия (так называемое зло). М. : Изд. группа «Прогресс», «Универс», 1994. 272 с.
- Марков А. В. Альтруисты процветают благодаря статистическому парадоксу [Электронный ресурс] // Элементы большой науки. 2009. Электрон. дан. Режим доступа: <http://elementy.ru/news/430970>.
- Проворов Н. А., Воробьев Н. И., Андронов Е. Е. Макро- и микроэволюция бактерий в системах симбиоза // Генетика. 2008. Т. 44. № 1. С. 12–28.
- Северцов А. С. Теория эволюции : учебник для студентов вузов. М. : Гуманитарный изд. центр Владос, 2005. 380 с.
- Холдэн Дж.Б. С. Факторы эволюции. М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. XXVIII, 122 с.
- Alexander R. D., Borgia G. Group selection, altruism, and the levels of organization of life // Annual Review of Ecology and Systematics. 1978. Vol. 9. P. 449–474.
- Allee W. C., Emerson A., Park O., Park T., Schmidt K. P. Principles of Animal Ecology. Philadelphia : W. B. Saunders Co, 1949. XII, 837 p.
- Boorman S. A., Levitt P. R. Group selection at the boundary of a stable population // Theoretical Population Biology. 1973. Vol. 4. P. 85–128.
- Bourke A. F. G., Franks N. R. Social Evolution in Ants. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1995. IX, 529 p.
- Chuang J. S., Rivoire O., Leibler S. Simpson's paradox in a synthetic microbial system // Science. 2009. Vol. 323. 9 January. P. 272–275.
- Darwin Ch. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. Vol. 1–2. Vols., London: John Murray, 1871. VIII+423 p.
- Dawkins R. The Selfish Gene. N. Y. ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1976. XI, 224 p.
- Dawkins R. Twelve misunderstandings of kin selection // Zeitschrift für Tierpsychologie. 1979. Bd. 51. Hf. 3 P. 184–200.
- Dawkins R. The Extended Phenotype. The Long Reach of the Gene. N. Y. ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1982a. X, 307 p.
- Dawkins R., Replicators and vehicles // Current Problems in Sociobiology. Cambridge (Mass.): Cambridge Univ. Press, 1982b. P. 45–64.
- Dugatkin L. A., Reeve H. K. Behavioural ecology and levels of selection: Dissolving the group selection controversy // Advances in the Study of Behaviour. 1994. Vol. 23. P. 101–133.
- Endler J. A. Natural Selection in the Wild. Princeton : Princeton Univ. Press, 1986. XIII, 305 p.
- Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford : Clarendon Press, 1930. 272 p.
- Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection : A Complete Variorum Edition. Oxford : Oxford Univ. Press, 1999. XII, 332 p.
- Gore J., Youk H., van Oudenaarden A. Snowdrift game dynamics and facultative cheating in yeast // Nature. 2009. Vol. 459. № 7244. P. 253–256.
- Gould S. J. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge (Mass.) ; L. : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2002. XXII + 1433 p.
- Grafen A. Natural selection, kin selection and group selection // Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach / eds : J. R. Krebs & N. B. Davies. Oxford : Blackwell Publ, 1984. P. 62–84.
- Hamilton W. D. Altruism and related phenomena, mainly in social insects // Annual Review of Ecology and Systematics. 1972. Vol. 3. P. 193–232.
- Hull D. L. Individuality and selection // Annual Review of Ecology and Systematics. 1980. Vol. 11. P. 311–332.
- Lack D. Population Studies of Birds. Oxford : Oxford Univ. Press, 1966. V, 341 p.
- Leigh E. G. Jr. Levels of selection, potential conflicts, and their resolution: The role of the “common good” // Levels of Selection in Evolution / ed. by L. Keller. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1999. P. 15–30.
- Levels of Selection in Evolution / ed. by L. Keller. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1999. XII, 318 p.

- Levins R.* Extinction // Some Mathematical Questions in Biology Providence : AMS, 1970. P. 77–107.
- Lewontin R. C.* The units of selection // Annual Review of Ecology and Systematics. 1970. Vol. 1. P. 1–18.
- Matessi C., Jayakar S. D.* Conditions for the evolution of altruism under Darwinian selection // Theoretical Population Biology. 1976. Vol. 9. P. 360–387.
- Maynard Smith J.* Group selection and kin selection // Nature. 1964. Vol. 201. 4924. P. 1145–1147.
- Maynard Smith J.* Group selection // Quarterly Review of Biology. 1976. Vol. 51. P. 277–283.
- Maynard Smith J.* The evolution of social behaviour — a classification of models // Current Problems in Sociobiology Cambridge (Mass.) : Cambridge Univ. Press, 1982. P. 29–44.
- Nunney L.* Group selection, altruism, and structured-deme models // American Naturalist. 1985. Vol. 126. P. 212–230.
- Okasha S.* Evolution and The Levels of Selection. Oxford: Clarendon Press, 2006. XII, 263 p.
- Pomiankowski A.* Intragenomic conflict // Levels of Selection in Evolution / ed. by L. Keller. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1999. P. 121–152.
- Queller D. C.* A general model for kin selection // Evolution. 1992a. Vol. 46. P. 376–380.
- Queller D. C.* Quantitative genetics, inclusive fitness, and group selection // American Naturalist. 1992b. Vol. 139. P. 540–558.
- Reeve H. K., Keller L.* Levels of selection: Burying the Units-of-Selection debate and unearthing the crucial new issues // Levels of Selection in Evolution / ed. by L. Keller. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1999. P. 3–14.
- Sturtevant A. H.* Essays on evolution. II. On the effects of selection on social insects // Quarterly Review of Biology. 1938. Vol. 13. P. 74–76.
- Wade M. J.* A critical review of the models of group selection // Quarterly Review of Biology. 1978. Vol. 53. P. 101–114.
- Wade M. J.* The evolution of social interactions by family selection // American Naturalist. 1979. Vol. 113. P. 399–417.
- Wade M. J.* Kin selection: its components // Science. 1980. Vol. 210. P. 665–667.
- Williams G. C.* Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought. Princeton ; N. Y. : Princeton University Press, 1966. X, 307 p.
- Wilson E. O.* Sociobiology. The New Synthesis. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1975. IX, 697 p.
- Wilson D. S.* A theory of group selection // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1975. Vol. 72. P. 143–146.
- Wilson D. S.* Structured demes and the evolution of group advantageous traits // American Naturalist. 1977. Vol. 111. P. 157–185.
- Wilson D. S.* Structured demes and trait-group variation // American Naturalist. 1979. Vol. 113. P. 606–610.
- Wilson D. S.* The Natural Selection of Populations and Communities. Menlo Park, CA : Benjamin/Cummings Publishing Co. Inc., 1980. XV, 186 p.
- Wilson D. S.* The group selection controversy: history and current status // Annual Review of Ecology and Systematics. 1983. Vol. 14. P. 159–187.
- Wilson D. S.* Weak altruism, strong group selection // Oikos. 1990. Vol. 59. № 1. P. 135–140.
- Wright S.* Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97–159.
- Wright S.* Tempo and mode in evolution: a critical review // Ecology. 1945. Vol. 26. P. 415–419.
- Wynne-Edwards V. C.* Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Edinburgh : Oliver and Boyd, 1962. XI, 653 p.

The Group Selection Concept from Charles Darwin to Nowadays

V. E. Kipyatkov

St. Petersburg State University

St. Petersburg, Russia: vladilen.kipyatkov@gmail.com

The idea of group selection was set forward by Charles Darwin (1859) who, in discussing the problem of the evolution of sterile workers in social insects, has suggested “that selection could be applied to family in the same way as to individual”. The onset of modern group selection controversy was initiated by the book by V. Wynne-Edwards (1962) who explained altruism and population regulation in animals by interdemical natural selection affecting populations. During the first stage of controversy the interdemic selection was shown to be a “process of the second order”, i. e. much less powerful in comparison to individual selection, and thus it can't to be a cause of altruism evolution. During the second stage of controversy the models of intrademic selection were developed. The important finding of the new models was that altruism could evolve by group selection, provided interactants within groups showed a greater than average genetic similarity. Models of intrademic and kin selections appeared mathematically equivalent. They represent alternative means of analysing the evolution of altruism. The two concepts need not be opposed. Recently the group selection controversy was replaced by more practical ideas of multilevel selection. The two problems are of greater importance: how natural selection among lower-level biological vehicles creates higher-level vehicles, and how selection at one level affects selection at lower or higher levels?

Keywords: evolution, altruism, group selection, interdemic selection, intrademic selection, kin selection, levels-of-selection theory.

ЭВОЛЮЦИЯ, ПОЛИМОРФИЗМ ГЕНОВ И НАСЛЕДСТВЕННЫЕ БОЛЕЗНИ

В. С. Баранов

Институт акушерства и гинекологии им. Д. О. Отта РАМН,
Санкт-Петербург, Россия: baranov@vb2475.spb.edu

Обзор современных достижений в области генетических исследований и их вклад в понимание процессов эволюции живых организмов и филогенез человека. Впечатляющий прогресс методов автоматического геномного секвенирования, резкое снижение его стоимости позволили получить дополнительные доказательства теории эволюции Ч. Дарвина. Сравнительный геномный анализ, отсутствие «уникальных» генов человека, наличие полиморфизмов и мутаций, характерных только для человека свидетельствуют в пользу чередования постепенных (градуальных) и скачкообразных (сальтационных) преобразований генома в процессе филогенеза человека. Высказано предположение о возможности создания на основе сравнительного анализа геномов разных видов Периодической системы живых организмов по аналогии с известной Периодической системой химических элементов Д. И. Менделеева. Отмечается, что успехи в исследовании эпигенетической наследственности и регуляторных малых РНК доказывают возможность передачи приобретенных признаков по наследству и, таким образом, создают своеобразный молекулярный мост между теориями эволюции Ж.-Б. Ламарка и Ч. Дарвина. Детальная расшифровка генома человека, реализация проекта «НарМар», появление прогрессивного метода геномного скрининга ассоциаций способствовали широкому поиску генетических факторов наследственной предрасположенности человека к комплексным (мультифакторным) заболеваниям. Обсуждаются настоящее и будущее генетического тестирования, ограничения его применения и потенциальные возможности для практической медицины.

Ключевые слова: геном человека, сравнительная геномика, полиморфизм, SNP, CNV, секвенирование, генетический паспорт.

Современное понимание окружающего мира, его разнообразия и удивительной гармонии процессов эволюции и онтогенеза немыслимы без всеобщей теории естественного отбора, созданной гением Чарльза Дарвина. Великие открытия познания процессов жизнедеятельности преломляются через призму эволюционной теории и, дополняя ее, служат, в свою очередь, способами ее проверки и уточнения.

Эпохальным событием рубежа XX и XXI вв. явилась расшифровка генома человека, других млекопитающих и растений, тысяч микроорганизмов, дрожжей и простейших. Сравнение геномов представителей разных классов, родов, таксонов и отдельных видов, числа и локализации гомологичных и ортологичных генов, различных повторяющихся последовательностей позволяют сегодня более объективно взглянуть на процессы эволюции. Замечательные исследования по сравнению генома человека и других млекопитающих (обезьяны, мыши, опоссум) с фрагментами генома неандертальца показали удивительный консерватизм структурных генов и необычно высокую вариабельность некодирующей части генома, в которой, как предполагается, и записана программа индивидуального развития.

Молекулярные аспекты эволюции в свете 200-летнего юбилея Ч. Дарвина и 150-летия со дня выхода в свет его основополагающего труда «Происхождение видов» были предметом специального рассмотрения на 27-м симпозиуме по количественной

4) индивидуальные различия геномов, первоначально оцениваемые величиной 0,1 %, после открытия полиморфизма по протяженным участкам ДНК (от 1 до 50 Мб) увеличились до 1 %.

В эволюционном аспекте особый интерес представляют сравнение сиквенсов геномов человека с другими организмами, геномы которых также расшифрованы (рис. 2). Установлено, что геном человека на 60 % сходен с геномом дрозофилы, на 80 % — с геномом аскариды, и на 90 % — с геномом лабораторной мыши и даже сумчатым опоссумом, отстоящими от человека почти на 180 млн лет. Поразительным (96–99 %) оказалось сходство генома человека с таковым нашего ближайшего родственника — шимпанзе, от которого нас отделяет только 6 млн лет! Естественно возникает вопрос: существуют ли специфические гены, характерные только для человека? Многочисленные исследования по сравнительной геномике пока не обнаружили таких «человеческих» генов. Вместе с тем выявлены гены повышенной транскрипционной активности, продукты которых регулируют размеры мозга (*ASPM*, *MCPH1*, *CDK5RAP2*, *CENP*, *MECP2*), в нейронах головного мозга у человека оказалось рекордное число копий гена когнитивных функций — *MGS8902* — более 200 копий, в сравнении с 30 у шимпанзе и только 1 — у крыс (Popesco et al., 2006). Только для человека, как оказалось, характерен особый полиморфный вариант гена фактора транскрипции *FOXP2*, регулирующего комплекс генов, ответственных за артикуляцию речи (Поллард, 2009).

Молекулярную основу эволюции генома человека составляют мутации. Если их частота в популяции превышает 1,5 %, их трактуют как полиморфизм. Полиморфизм, как известно, может быть качественным (однонуклеотидные замены — SNP, число которых в геноме превышает 10×10^6) и количественным (факультативные элементы генома: микро- и минисателлиты, ретротранспозоны, Alu- и SINE и LINE повторы, LTR). По мнению Н. В. Томилина (2008), именно ретроэлементы и простые tandemные повторы представляют собой высокодинамичную часть хромосом млекопитающих и являются главной креативной силой регуляторных инноваций в эволюции.

СХОДСТВО ГЕНОМА ЧЕЛОВЕКА С ГЕНОМАМИ ДРУГИХ ОРГАНИЗМОВ

ВИД	ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ИНТЕРВАЛ (млн.лет)	СХОДСТВО в %
<i>E.coli</i>	3 000	1
дрозофила	700	60
аскарида	1 000	80
сумчатый опоссум	180	
noncoding		80
coding		99
мышь	175	90
шимпанзе	6	99 /96
человек	1.5	99,9 /99

Рис. 2

Быстро накапливается информация и в отношении другого варианта количественного полиморфизма — варьирования числа копий (copy number variations CNV) — протяженных дупликаций и делеций, частота которых, по некоторым оценкам, в 100–10 000 раз выше частоты SNP (Lupski, 2009). Значение CNV в нормальных физиологических процессах, патологии (наследственные болезни) и эволюции генома только недавно стало предметом изучения.

Накапливаются данные и о том, что мутации единичных генов сыграли ключевую роль в эволюции человека. Так, мутацию уже упоминавшегося выше регуляторного гена *FOXP2*, возникшую примерно 100 000 лет назад, связывают с приобретением способности наших предков (как, впрочем, недавно установлено и неандертальцев) к речевой функции, накопление в геноме человека копий гена *MGC8902* — с познавательными и мыслительными функциями мозга. Таким образом, мутации даже единичных генов, действительно, могли иметь решающее значение в эволюции человека, что доказывает важную роль, постулированных Ч. Дарвином, *сальтационных механизмов видообразования*.

Реальное воплощение в геноме находит и положение теории эволюции о *дивергенции вида*, его адаптации к изменяющимся условиям среды. В первую очередь это касается генетического полиморфизма. Согласно существующим данным межиндивидуальные различия, обусловленные *однонуклеотидными заменами (SNP)* составляют примерно 0,1 %, а с учетом варьирования повторяющихся последовательностей они возрастают до 1 %. Именно полиморфизм генома определяет *адаптацию популяций* к изменениям экологических условий, их пищевую ориентацию. Хорошо документированы популяционные различия аллельных частот тысяч генов, доказывающие пластичность генома человека. Показано, что примерно 1800 генов человека (около 7 % генома) подвержены постоянным и быстрым мутациям, частота которых начала возрастать примерно 40 000 лет назад и стала стремительной за последние 5000 лет, т. е. эволюция генома человека включает как *градуальные (адаптивные)*, так и *сальтационные механизмы*.

Крайним вариантом наследственной изменчивости генома человека являются мутации, лежащие в основе многочисленных наследственных болезней. Изучение роли наследственной изменчивости в патологии человека, разработка на этой основе новых методов диагностики, лечения и профилактики наследственных и ненаследственных (мультифакторных) заболеваний является основной задачей *медицинской генетики*. Уже идентифицированы, клонированы и изучены гены основных и наиболее частых (свыше 1500) наследственных болезней, установлены спектры мутационных изменений и выявлены доминантные (мажорные) мутации наиболее частых наследственных болезней. В результате таких исследований были установлены некоторые удивительные, эволюционно закрепленные особенности ряда распространенных мутаций. Так, мутации гена хлорного канала *CFTR*, приводящие к самому частому, зачастую смертельному аутосомно-рецессивному заболеванию — муковисцидозу, делают гетерозиготных носителей устойчивыми к холере и даже ассоциированы с повышенной плодовитостью, гетерозиготы по мутациям глобинового гена *Hb* (серповидно клеточная анемия) устойчивы к малярии, гетерозиготы по мутации гена рецептора В-лимфоцитов (*CCR-5*) — к ВИЧ-инфекции (Баранов и др., 2000).

В настоящее время проблему моногенных наследственных болезней, на долю которых приходится только около 1,5 % патологии человека, можно считать решенной. Основное внимание медицинской генетики сегодня направлено на так

называемые комплексные (мультифакторные) заболевания (МФЗ), возникающие вследствие врожденных наследственных ошибок генома, патологический эффект которых провоцируется действием неблагоприятных факторов внешней среды. Практически все тяжелые хронические болезни человека являются комплексными. Установлено, что в патогенезе каждого такого заболевания участвуют не все, а лишь некоторые гены, точнее определенный набор генов — так называемые *функциональные генетические модули (генные сети)*. При этом один и тот же ген, точнее его продукт, может участвовать в патогенезе не одного, а нескольких и даже многих МФЗ. Число таких «общих» генов особенно велико в случае сходного патогенеза таких болезней, иногда называемых «синдропными болезнями» (Пузырев, 2008; Пузырев и др., 2009). Поиск генов, полиморфные варианты которых составляют генную сеть того или иного заболевания, является основной задачей такого нового направления, как *предиктивная (предсказательная) медицина* (Баранов и др., 2000; Баранов, 2009). Тестируя такие гены, получившие название *генов «предрасположенности»*, становится возможной досимптоматическое выявление лиц с повышенной наследственной предрасположенностью к тому или иному МФЗ, что позволяет начать своевременную, упреждающую профилактику болезни. Отличительные особенности предиктивной от существующей классической медицины — ее индивидуальный характер (геном каждого человека неповторим) и профилактическая направленность (тестирование генома возможно задолго до начала заболевания.). Наиболее трудной задачей в исследовании наследственной предрасположенности к МФЗ остается разработка их генетических модулей, т. е. идентификация соответствующих каждой болезни маркерных генов. В течение последних десятилетий поиск генов-кандидатов осуществлялся двумя способами: анализ ассоциаций и анализ сцепления. Широкое использование этих методов уже привело к выяснению многих сотен генов, аллельные варианты которых ассоциированы (сцеплены) с тем или иным заболеванием. Еще в 1997 г. на заре таких исследований нами было сформулировано понятие «генетический паспорт» для обозначения индивидуальной базы ДНК-данных, отражающей уникальные генетические особенности каждого человека, его врожденную предрасположенность к тем или иным наследственным и МФЗ. Учитывая специфику института акушерства и гинекологии, наше основное внимание было обращено на заболевания, препятствующие наступлению беременности или серьезно осложняющие ее течение (Баранов, Айламазян, 2009). Вариант генетической карты репродуктивного здоровья приведен на рис. 3.

В настоящее время по той же схеме нами подготовлены генетической карты спортсмена, ребенка и даже общегражданский вариант генетического паспорта. Массовые генетические тестирования наследственной предрасположенности проводятся и в других генетических центрах России. Они активно рекламируются и широко практикуются десятками крупных зарубежных фирм (Баранов, 2009).

Нельзя, однако, не отметить те серьезные проблемы, которые препятствуют широкому внедрению генетического тестирования в клиническую практику. Главные из них: 1) недостаточная статистическая достоверность результатов генетического тестирования наследственной предрасположенности; 2) отсутствие уверенности в идентификации всех главных (мажорных) генов, ассоциированных с конкретным МФЗ в разных популяциях; 3) адекватная и взвешенная интерпретация результатов генетического тестирования. В последние годы две из трех этих проблем в значительной мере удалось решить благодаря внедрению метода общегеномного скрининга ассоциаций

« ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КАРТА РЕПРОДУКТИВНОГО ЗДОРОВЬЯ»

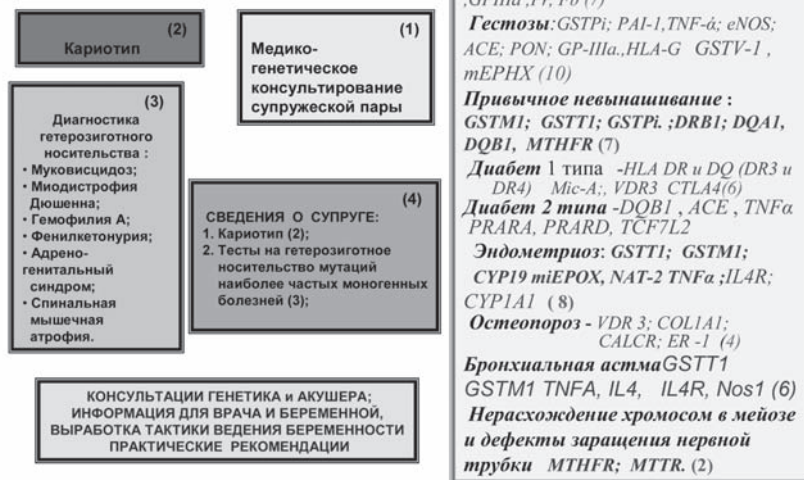


Рис. 3

(GWAS — Genome Wide Association Studies) (Consortium, 2007). Появление этого эффективного метода стало возможным благодаря выполнению новой международной программы «Гаплоидный геном» (HapMap), в результате которой была создана карта SNP гаплоидного генома человека (уже в конце 2006 г. она содержала около 4,5 млн SNP), и решению технических проблем, связанных с созданием микрочипов большой плотности, позволяющих проводить одновременно гентипирование сотен SNP-маркеров в одном образце ДНК. При этом стоимость полногеномного исследования, включающего в себе около 500 000 SNP для одного пациента, сегодня составляет около 500 евро, что делает его вполне доступным (Hunter et al., 2008; Xavier, Rioux, 2008). Важно отметить, что метод GWAS в значительной степени позволяет преодолеть ранее отмеченные трудности генетического тестирования: идентификацию всех генов-маркеров SNP, ассоциированных с болезнью, и высокую ($p < 0,00000005$) достоверность таких ассоциаций. Несмотря на ряд ограничений и объективных трудностей, связанных с анонимностью многих выявленных SNP, метод GWAS становится все более популярным для поиска генов-кандидатов МФЗ. В настоящее время общегеномный скрининг проведен более чем для 200 МФЗ, число которых быстро увеличивается.

Вместе с тем серьезным, а точнее основным, препятствием на пути внедрения результатов предиктивной медицины в практику остается проблема интерпретации результатов генетического тестирования. Возможность идентификации основных (главных) генов, определяющих наследственную предрасположенность к каждому МФЗ, выяснение популяционных и семейных особенностей полиморфизма таких генов, зависимости их эффекта от провоцирующих заболевание повреждающих факторов внешней среды и, наконец, получение более полной информации об их корреляции с показателями других лабораторных тестов, уже применяемых в диагностике

и лечении этих МФЗ, открывает большие перспективы для широкого использования генетического тестирования в практической медицине (Brand et al., 2008; Zhernakova, Wijmenga, 2008).

Необходимость тесного контакта генетиков с лечащими врачами, важность подготовки специалистов — интерпретаторов результатов генетического тестирования, сопоставления генетических тестов с данными соответствующих биохимических, иммунологических и серологических исследований с целью более объективной оценки индивидуального риска наследственной предрасположенности подробно рассмотрена в отечественной научной литературе (Баранов и др., 2000; Баранов, 2009; Минайчева и др., 2004; Баранова, 2006; Пузырев и др., 2007).

Завершая рассмотрение состояния и перспектив предиктивной медицины, следует отметить, что разрабатываемые и уже практически внедряемые генетические паспорта отнюдь не равнозначны индивидуальным данным ДНК-банков, получаемых при секвенировании индивидуального генома. На это обстоятельство уместно обратить внимание в связи с тем, что в настоящее время такая возможность стала вполне реальной. Если в 2007 г. секвенирование индивидуального генома оценивалось в 1 млн долларов и свой геном на электронном носителе получили лишь 3 человека (Дж. Уотсон, К. Вентер и Дж. Черч), то в 2009 г. каждый желающий американец мог позволить себе такую «роскошь» уже всего за 50 000 долларов. Следует, однако, учесть, что достаточно сложно из данных сиквенса всего генома вычленять гены и полиморфизмы, которые имеют отношение к конкретной болезни. Не совсем ясно, как при этом учитывать данные параллельного секвенирования сразу двух цепей ДНК. Поэтому в практическом плане уже существующие генетические паспорта, которые включают как болезни, так и результаты тестирования ассоциированных с ними генов, представляются значительно более удобными. Конечно, по мере усложнения генных сетей каждой МФЗ при наличии полногеномного сиквенса не трудно определить аллельные варианты новых генов-кандидатов, и в этом отношении индивидуальный геном всегда может служить универсальным справочником для специалиста по предиктивной медицине.

Таким образом, современные данные о геноме человека, его полиморфизме и мутациях как причинных факторах индивидуальной и популяционной изменчивости, наследственных болезнях как вариантах наследственной изменчивости свидетельствуют о высокой вариабельности и пластичности генома человека. Данные сравнительной геномики и молекулярной генетики человека, по мнению известного эволюциониста Я. М. Галла, «позволяют преобразовать *пунктуализм* Ч. Дарвина в более широкий взгляд на эволюционный процесс, который включает элементы *градуализма*, эволюционного застоя и быстрого видообразования» (Галл, 2009). Развитию новых взглядов на эволюционный процесс способствуют и впечатляющие успехи последних лет, касающиеся природы *эпигенетической наследственности*, ее значения в клеточной дифференцировке и эмбриогенезе. Появляется все больше прямых доказательств наследования эпигенетических изменений в ряду поколений (Rassoulzadegan et al., 2006), которые открывают путь к сближению мутационной теории эволюции Ч. Дарвина и несправедливо забытой эпигенетической теории эволюции Ж.-Б. Ламарка.

Таким образом, в рамках современных знаний генома человека получают объяснения основные положения теории эволюции Ч. Дарвина: *градуальность изменений* (вариации частот аллельного полиморфизма), *периоды эволюционного застоя*

(накопление мутаций, оптимальная адаптация аллельных вариаций), *быстрые скачки видообразования* (гаметические и эмбриональные мутации, хромосомные перестройки, мутации «критических» генов). Вполне вероятно, что в недалеком будущем структура генома разных организмов будет совмещена со схемой классификации живых организмов К. Линнея. Это приблизит нас к пониманию глубинных (молекулярных) механизмов эволюции. На повестке дня — открытие загадочного кода индивидуального развития, основная роль в котором, по-видимому, принадлежит нетранслируемой части генома. Не исключено, что его разгадка позволит создать *Периодическую систему жизни*, сходную с Периодической системой химических элементов Д. И. Менделеева. Учитывая разнообразие живых систем, есть основания предполагать, что такая гипотетическая периодическая система будет не двумерной, а трехмерной или даже многомерной. Однако нет сомнения, что если когда-нибудь она и будет создана, ее концептуальную и философскую основу составит эволюционная теория Ч. Дарвина, положенная на молекулярную партитуру индивидуальных геномов.

ЛИТЕРАТУРА

- Генетический паспорт — основа индивидуальной и предиктивной медицины. — *Баранов В.С.* (ред.). СПб. : Изд-во Н-Л, 2009. 526 с.
- Баранов В. С., Айламазян Э. К.* Определение наследственной предрасположенности к некоторым частым заболеваниям при беременности. Генетическая карта репродуктивного здоровья : методические рекомендации. СПб. : Изд-во Н-Л, 2009. 66 с.
- Баранов В. С., Баранова Е. В., Иващенко Т. Э., Асеев М. В.* Геном человека и гены «предрасположенности». Введение в предиктивную медицину. СПб. : Интермедика, 2000, 271 с.
- Баранова Е. В.* ДНК: знакомство с собой или как продлить молодость. М. : АСТ ; СПб. : Астрель-СПб, 2006. 222 с.
- Галл Я. М.* Формирование эволюционной теории Чарльза Дарвина. СПб. : Ленинград. гос. ун-т им. А. С. Пушкина, 2007. 97 с.
- Минайчева Л. И., Степанов В. А., Пузырев В. П., Назаренко Л. П., Спиридонова М. Г., Макеева О. А.* Проблемы внедрения достижений геномной медицины в клиническую практику // Молекулярно-биологические технологии в медицинской практике. Новосибирск : Альфа Виста, 2004. С. 115–120.
- Поллард К.* Что делает нас людьми? // В мире науки. 2009 № 7. С. 24–29.
- Пузырев В. П.* Генетический взгляд на проблему сочетанной патологии у человека // Медицинская генетика. 2008. № 9. С. 3–9.
- Пузырев В. П., Степанов А. В., Макеева О. А.* Синтропные гены сердечно-сосудистого континуума // Медицинская генетика. 2009. № 3. С. 31–38.
- Пузырев В. П., Фрэйдин М. Б., Кучер А. Н.* Генетическое разнообразие народонаселения и болезни человека. Томск : Печатная мануфактура, 2007. 320 с.
- Brand A., Brand H., Baumen T. Sch.* The impact of genetics and genomics on public health // European Journal Human Genetics. 2008. Vol. 16. P. 5–13.
- Consortium W.T.C.C.* Genome-wide association study of 14 000 cases of seven common diseases and 3000 shared controls // Nature. 2007. Vol. 447. P. 661–678.
- Hunter D.J., Khoury M.J., Drazen J. M.* Letting the Genome out of the bottle-will we get our wish? // The New England Journal of Medicine 2008. Vol. 358. № 2. P. 105–107.
- Lupski J. R.* Genomic disorders ten year on // Genome Medicine. 2009. Vol. 1. P. 42–57.
- Popesco M. C., MacLaren E. J., Hopkins J. et al.* Human lineage — specific amplification, selection, and neuronal expression of DUF1220 domains // Science. 2006. Vol. 313. P. 1304–1307.

- Rassoulzadegan M., Grandjean V., Gounon P. et al.* RNA-mediated non-mendelian inheritance of an epigenetic change in the mouse // *Nature*. 2006. Vol. 441. P. 469–474.
- Tucker T., Marra M., Friedman J. M.* Massively parallel sequencing: the next big thing in genome medicine // *The American Journal of Human Genetics*. 2009. Vol. 85. P. 142–154.
- Tomilin N. V.* Regulation of mammalian gene expressing by retroelements and non-coding tandem repeats // *BioEssay*. 2008. Vol. 30. P. 338–348.
- Xavier R. J., Rioux J. D.* Genome — wide association studies a new window into immune-mediated diseases // *National Review Immunology*. 2008. Vol. 8. P. 631–643.
- Zhernakova A., Wijmenga C.* HLA and Non-HLA Genes in Celiac Disease // *Frontiers in Celiac Disease* / ed. by A. Fasano. Basel : Karger, 2008. Vol. 12. P. 32–45.

Evolution, Genetic Polymorphism and Inherited Disorders

V. S. Baranov

Ott's Institute of Obstetrics & Gynecology, Russian Academy of Medicine of Sciences
St. Petersburg, Russia: baranov@vb2475.spb.edu

Review of current achievements in genetic studies and their impact in our understanding of evolution of living systems and human phylogeny. Conspicuous progress in automatic genome sequencing, drastic reduction in its value substantiated additional and scientifically very important molecular proves for the famous evolution theory suggested by Charles Darwin.

Comparative genome analysis, the absence of unique “human” genes and the existence of some genetic polymorphisms and mutations typical only for human support the notion of human evolution in line with gradual and quick changes in evolution of our ancestor genome. Feasible Periodic Table of the Living Organisms comparable to this one for Chemical elements is suggested. Current epigenetic inheritance data which create a molecular bridge between Ch. Darwin's and J. Lamark's evolution theories are mentioned. Profound knowledge of human genome stimulates intensive application of genetic data into medicine. Genetic polymorphism by itself creates very efficient adaptive genetic background but at the same time the combination of unfavorable alleles might predispose the person to many complex (multifactorial) diseases. Genome Wide Association Studies method is now widely used as a powerful tool for identification of marker genes or so called functional genetic module associated with different complex human diseases. Present and future of predictive genetic testing, its basic limitations and great expectations for medicine are briefly outlined.

Keywords: human genome, comparative genome analysis , polymorphism, SNP, CNV, sequencing , genetic passport.

ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНОФОНДОВ ЧЕЛОВЕКА: ПОПУЛЯЦИОННЫЕ И ЛОКУС-СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Н. К. Янковский*, С. А. Боринская**

*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,
Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Москва, Россия: yankovsky@vigg.ru;

**Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН

Москва, Россия: borinskaya@vigg.ru

На примере генов *G6PD*, *APOE*, *DRD4*, *LCT*, *ADH1B* человека рассмотрены различные подходы к выявлению адаптивной значимости аллелей и молекулярно-генетических механизмов адаптации. Это анализ пространственного распределения частот аллелей в популяциях человека и анализ гаплотипов, указывающий на возможную адаптивность аллелей, их составляющих.

Ключевые слова: генофонды, популяции человека, эволюция, адаптация, частоты аллелей.

В исследованиях генетических аспектов процесса эволюции особое внимание привлекает эволюция человека. В настоящее время *Homo sapiens* является наиболее изученным видом в отношении филогенетических изменений генома и географических трендов распределения частот аллелей.

Различия между популяциями по составу и частоте аллелей формируются либо в результате локус-специфичных процессов (различные виды отбора, направленные на один или несколько локусов, определяющих адаптивный фенотип), либо в результате событий популяционного уровня (колебания численности и экспансия популяций, метисация и др.), которые затрагивают множество локусов одновременно. К указаниям на возможное действие отбора относят высокую популяционную частоту либо гомозиготность по эволюционно «молодым» аллелям, присутствие в популяции протяженных гаплотипов с частотой, превышающей ожидаемую для случайного распределения размеров гаплотипов, экстремально высокий уровень межпопуляционных различий по частоте аллеля (высокий уровень *F_{st}*) (Sabeti et al., 2006).

В исследованиях XX в. выявление действия отбора проводилось преимущественно на уровне отдельных локусов, тогда как в последние годы появление новых методов секвенирования и геномного сканирования позволили проводить популяционно-генетический анализ одновременно для сотен тысяч локусов SNP (однонуклеотидный полиморфизм) (см. обзор данных: Jobling et al., 2003; Sabeti et al., 2006; Kelley et al., 2008; Hancock et al., 2008; Coop et al., 2009). Последнее направление позволяет выявить в геноме многие локусы, несущие потенциальные сигналы о действии отбора. Анализ баз данных выявил ряд локусов, разница частот аллелей в которых составляет более 90 % (например, 95 % в одной популяции и 2 % — в другой). В этих случаях частота мажорного аллеля приближается к частоте фиксации в одних популяциях и на порядок ниже в других популяциях. Оказалось, что при общем относительно небольшом числе аллелей, фиксированных или близких по частоте к фиксации, основная часть фиксаций произошла в популяциях вне

Африки (Coop et al., 2009). Так как частота таких аллелей по SNP в экзонах достоверно больше, чем в белок-некодирующих участках, можно полагать, что фиксация происходила в значительной мере под действием отбора, а не случайных процессов. В этот процесс, в частности, вовлечены гены, мутации в которых обусловили более светлую окраску кожи. Исследование проведено на основе двух групп данных. Одна группа включала 938 индивидов, представляющих 53 популяции, генотипированных по 640 тысячам аутосомных SNP в проекте HGDp. Другая группа включала 210 индивидов из 3 популяций (йоруба Нигерии, индивиды европейского происхождения из Уты, и индивиды азиатского происхождения из Пекина и Токио), генотипированных по 3 млн SNP в проекте "HapMap". Для популяций "HapMap" найдено 76 локусов, в которых имеется хотя бы один SNP с более чем 90 % различием по частоте между йоруба и восточно-азиатскими популяциями. Йоруба и группа европейского происхождения различались по 33 из 76 таких локусов, а европейская и азиатская группы различались по 6 локусам. Анализ популяций HGDp показал, что генетические дистанции между ними имеют примерно такое же соотношение. При этом общая картина различий позволила выявить три популяционных кластера: африканский, западно-евразийский (Европа, Ближний Восток и Южная Азия) и восточный (популяции восточнее Гималаев) (Coop et al., 2009). Интересно, что в западно-евразийских и восточно-азиатских группах снижение уровня пигментации кожи происходило за счет независимых событий в разных генах (Hancock et al., 2008).

В описанном выше исследовании (Coop et al., 2009) указывается, что SNP в регуляторном участке гена лактазы (*LCT-13910C/T*), действие отбора на который в европейских популяциях имеет веские свидетельства (см. ниже), не попадает в группу SNP, дифференцирующих европейские популяции от других. В качестве объяснения авторы предполагают, что частота эволюционно «молодого» аллеля *LCT-13910T*, возможно, не успела возрасти из-за того, что отбор имел место относительно недавно (Coop et al., 2009). В данной интерпретации не учитывается, что аллель *LCT-13910T* доминантен (Enattah et al., 2002). Представляется очевидным, что при использованном критерии оценки действия отбора (различия по частотам аллелей между парами популяций Африки, Западной Евразии и Восточной Азии более — 90 % (Coop et al., 2009)) выявленные фракции SNP будут обогащены рецессивными аллелями, так как для обеспечения адаптивного фенотипа у определенной доли популяции частота рецессивного аллеля должна превышать частоту доминантного аллеля (например, для 90 % частоты адаптивного признака частота рецессивного аллеля должна составлять более 90 %, а для доминантного аллеля достаточно частоты 70 %). Таким образом, предложенный строгий критерий упускает отбор по доминантным аллелям. Однако при снижении строгости критерия возрастет доля неселективных рецессивных аллелей. В целом выбор критериев зависит от целей исследования. Для многих локусов, выявленных методом геномного сканирования как предполагаемых мишеней отбора, связь с фенотипическими признаками пока неизвестна (Coop et al., 2009). Неизвестны и факторы отбора этих локусов. Наиболее очевидными факторами являются адаптация к геоклиматическим условиям, особенностям традиционного питания, эндемичным инфекциям и образу жизни. Совпадение ареалов действия конкретных факторов и тех или иных аллелей позволяет предполагать их связь, но не доказывает. Рассмотрим на классическом примере

доказательства на молекулярном уровне протективного эффекта адаптивности дефицита глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в регионах распространения малярии.

G6PD против малярии: история исследования

Фермент G6PD участвует в пентозфосфатном пути, единственном процессе, генерирующем NADP·H в зрелых эритроцитах, в которых отсутствует цикл Кребса. Этот фермент катализирует окисление глюкозо-6-фосфата. Образующийся в этой реакции NADP·H в дальнейшем используется для восстановления глутатиона (при участии глутатионредуктазы), а также частично метгемоглобина в гемоглобин. Восстановленный глутатион защищает гемоглобин и тиоловые ферменты, поддерживающие нормальную проницаемость мембран эритроцитов, от окислительного действия различных веществ. При недостаточности G6PD прием некоторых лекарственных средств (примахин, аспирин, сульфаниламиды и др.) ведет к массивному разрушению эритроцитов (гемолитические кризы) вследствие падения содержания в них восстановленного глутатиона и дестабилизации мембран.

Дефицит G6PD был обнаружен у некоторых людей при расследовании трагических событий в американской армии. В начале 1950-х гг. во время корейской войны американским солдатам в обязательном порядке выдавался примахин. Это лекарство должно было защитить солдат от малярии, но у части из них прием препарата вызывал тяжелое побочное действие — острую гемолитическую анемию с несколькими случаями гибели. Проведенное расследование показало, что частота примахиновой анемии различалась у представителей разных этнических групп. Особенно высокой (до 10–15 %) она была среди солдат, предки которых имели средиземноморское происхождение (выходцы из Северной Африки, Италии, Испании, Ближнего Востока). Вскоре были открыты причины примахиновой анемии. Она возникала у людей с наследственным дефицитом G6PD (Carson et al., 1956). Дефицит G6PD наследовался как сцепленный с полом признак и был обусловлен различными независимо возникшими аллелями гена G6PD на X-хромосоме (Yoshida et al., 1971). Серия исследований Аарно Мотульски показала, что дефицит G6PD детектируется с высокой частотой в ареалах распространения малярии, что позволило ему выдвинуть гипотезу о защитном действии дефицита этого фермента. Впоследствии протективный эффект был непосредственно подтвержден (Luzzatto et al., 1969; Roth et al., 1983) и удалось выявить его молекулярные механизмы. При дефиците G6PD мембраны эритроцитов становятся чувствительны к действию перекиси водорода, которую генерирует развивающийся малярийный плазмодий (Friedman, Trager, 1981). Сочетание наследственного дефекта и инфекции приводит к гибели зараженных эритроцитов, и паразит не успевает развиваться. В результате у людей с дефицитом фермента малярия протекает в более легкой форме.

Эпидемиологические данные показали, что распространенная в Африке форма дефицита G6PD ассоциирована со снижением риска тяжелой малярии в 2 раза как у мужчин, так и у гетерозиготных женщин (Ruwando et al., 1995).

Для большинства локусов, которые, как предполагается, находятся под действием отбора, столь детальные исследования не проведены. Тем не менее популяционно-генетический анализ позволяет делать достаточно обоснованные заключения о селективности некоторых маркеров. Далее мы рассмотрим примеры генов с различными типами географического распределения частот аллелей: широтное

распределение (ген аполипопротеина Е *APOE*), меридианальное распределение (ген рецептора дофамина *D4 DRD4*), и контрастное распределение с максимумом в европейских (ген лактазы *LCT*) и восточно-азиатских (ген алкогольдегидрогеназы *ADH1B*) популяциях.

Ген *APOE*: широтное распределение частот аллелей

Аполипопротеин Е — белок с молекулярной массой 34,2 кДа (299 аминокислотных остатков), участвующий в метаболизме и транспорте липидов в плазме крови и внутри клетки и кодируемый геном *APOE*. Аполипопротеин Е играет также важную роль в поддержании обмена холестерина. В гене *APOE* известны две общераспространенных транзиции $C \rightarrow T$, каждая из которых ведет к замещению аргинина на цистеин: одна в положении 112, а другая в положении 158 полипептидной цепи. Этим полиморфизмам соответствуют три изоформы белка: Е2: Cys₁₁₂, Cys₁₅₈; Е3: Cys₁₁₂, Arg₁₅₈; Е4: Arg₁₁₂, Arg₁₅₈ (см. обзор: Mahley, Rall, 2000). Соответствующие аллели *APOE**ε2, *APOE**ε3 и *APOE**ε4 образуют шесть генотипов (ε2/ε2, ε2/ε3, ε2/ε4, ε3/ε3, ε3/ε4, ε4/ε4).

У европейцев и евроамериканцев аллель *APOE**ε4 ассоциирован с повышенным уровнем холестерина и повышенным риском развития ишемической болезни сердца (см. сведения в: Mahley, Rall, 2000), а также повышенным риском развития болезни Альцгеймера. При болезни Альцгеймера гетерозиготы по ε4 встречаются в 1,5–3 раза чаще, а гомозиготы — в 2,5–10 раз чаще, чем в популяции в целом (Mahley, Rall, 2000; Погаев, 1999). Однако у бушменов и других народов Африки этот аллель не является фактором риска, что, предположительно, связано с генетическим своеобразием африканцев по другим генам и/или с иными условиями жизни (Corbo, Scacchi, 1999). У афроамериканцев ассоциация присутствует, однако выражена в меньшей степени, чем у белых (Corbo, Scacchi, 1999), что также говорит о возможном влиянии генетического фона и условий среды.

Наиболее частым аллелем гена *APOE* является ε3: он встречается с частотой от 50 % до 90 % и выше в популяциях мира. Самым редким является аллель ε2 — он встречается с частотой 1–15 % (Singh et al., 2006). В большинстве популяций европейского происхождения частота аллеля ε4 варьирует от 5 до 15 %, а у некоторых коренных народов Африки, Австралии и Южной Америки достигает 40 % (Gerders et al., 1996; Corbo, Scacchi, 1999; Jaramillo-Correa et al., 2001).

В европейских популяциях описан широтный градиент частот аллелей ε3 и ε4, тогда как для аллеля ε2 явные тенденции распределения его частот не выявлены (Lucotte et al., 1997; Mastana et al., 1998; Corbo, Scacchi, 1999; Singh et al., 2006). Частота аллеля ε4 возрастает к северу Европы от 4–6 % у средиземноморских популяций (турки, греки, итальянцы, испанцы) до более 20 % у финнов и саамов (Lucotte et al., 1997), тогда как частота аллеля ε3 возрастает в направлении от севера к югу. Такое широтное распределение может являться следом миграционных потоков, основной из которых в Западной Европе шел с юго-востока на северо-запад. Однако широтное распределение характерно не только для Европы, но и для всех других регионов мира (Малышева и др., 2009). Ранее нами была выдвинута гипотеза о вовлеченности аллелей *APOE* в адаптацию к климатическим условиям (Боринская и др., 2007), которая недавно получила подтверждение (Eisenberg et al., 2010).

Ген рецептора дофамина *DRD4*: частота аллелей меняется меридианально

Ген *DRD4* кодирует рецептор дофамина D4, работающий в системе положительного подкрепления. В 3-м экзоне гена имеется полиморфизм VNTR-типа, с числом повторов, варьирующих от 2 до 10. Наиболее распространены аллели с двумя, четырьмя и семью повторами — 2R, 4R и 7R (Chang et al., 1996). Это первый ген, для которого была показана связь с психологическими характеристиками человека. В ряде исследований обнаружено, что аллель 7R ассоциирован со стремлением к новым впечатлениям и гиперактивностью, при этом возможный вклад этого аллеля в формирование данного признака оценивается как 2–5 % (обзор данных: James et al., 2000). Частота аллеля R7 варьирует от нуля (у бушменов, китайцев, кхмеров) до 60–70 % у южноамериканских индейцев, в евразийских популяциях границы варибельности частоты этого аллеля составляют 0–26 % (Chang et al., 1996; Боринская и др., 2004). Показано, что аллель 7R находится под действием позитивного отбора, при этом авторы предполагают, что различия в популяционных частотах могут объясняться действием каких-либо культурных факторов (Ding et al., 2002). Предполагается, что миграции могли быть фактором отбора аллеля 7R — его частота выше в кочевых группах по сравнению с оседлыми, и, помимо этого, его частота возрастает по мере удаления от предполагаемых центров расселения в Евразии и Америке (Chen et al., 1999). Учитывая, что носители аллеля обладают повышенным уровнем стремления к новизне, можно предположить, что при расселении популяций они с большей вероятностью отселялись на новые места, что и привело к формированию географических градиентов частот в направлении расселения. Однако возможно и другое объяснение (см. ниже).

Ген лактазы *LCT*: высокая частота аллеля в Европе

Для нормального усвоения молока нужен фермент лактаза, который расщепляет содержащийся в молоке сахар — лактозу. При недостатке фермента потребление молока приводит к диарее и другим нарушениям пищеварения. Для млекопитающих, молоко которых содержит лактозу, характерно снижение выработки фермента в кишечнике детеныша по мере его взросления. Подобная ситуация характерна для большинства людей: лактаза интенсивно вырабатывается в первые месяцы и годы жизни, затем (уже со второго года) продукция ее начинает снижаться, и к 10–20 годам выделение фермента клетками тонкого кишечника практически прекращается. Поддержание стабильного синтеза лактазы у взрослых обусловлено эволюционно «молодыми» аллелями SNP в регуляторном участке гена лактазы *LCT*. Частота персистенции лактазы у взрослых в Европе имеет клинальное распределение, возрастающая от 30–50 % на юге до более 90 % на северо-западе, чему соответствует градиент частот доминантного аллеля *LCT**-13910T от 20 до 70–90 % (Bersaglieri et al., 2004; Боринская и др., 2006; Соколова и др., 2007).

Молекулярные данные анализа гаплотипов позволили подтвердить предположение о том, что распространение аллеля T в европейских популяциях является результатом позитивного отбора в относительно недавнем прошлом (Bersaglieri et al., 2004; Coelho et al., 2005). В других географических регионах (в Африке и на Ближнем Востоке) найдены другие аллели, определяющие уровень экспрессии гена

лактазы у взрослых (Ingram et al., 2007; Tishkoff et al., 2007). Все они локализованы в том же участке, что и характерная для населения Европы замена С/Т-13910: аллели G/C-14010 и C/G-13907 выявлены в различных африканских популяциях, а аллель Т/G-13815 — только в Северной Африке и на Ближнем Востоке. Найденные аллели находятся в составе различных гаплотипов, показывающих их независимое возникновение и конвергентный характер появления признака персистенции лактазы в разных популяциях (Enattah et al. 2002, 2007; Tishkoff et al., 2007). Распространение аллелей персистенции лактазы связывают с наличием молочного животноводства, при котором доступность молока взрослым выступала как селективный фактор. В Европе предполагается также связь с адаптацией к более низкому уровню ультрафиолетового излучения в северо-западных регионах (см. обзор: Боринская и др., 2009).

Ген алкогольдегидрогеназы *ADH1B*; высокая частота аллеля в Восточной Азии

В популяциях Восточной и Юго-Восточной Азии часто встречаются индивиды с атипичной формой печеночной алкогольдегидрогеназы (АДГ) (Stamatoyannopoulos, 1975), что обуславливает развитие у них ряда физиологических реакций, препятствующих потреблению больших количеств этанола. Данный фермент кодируется геном *ADH1B*, одним из семи генов алкогольдегидрогеназ, расположенных в области q21–23 на хромосоме 4 человека. Атипичная форма отличается от нормальной единственной аминокислотной заменой *ADH1B*Arg47His*, определяемой однонуклеотидной заменой G => A (Matsuo, 1989) (ранее аллели назывались *ADH2*1* и *ADH2*2*, соответственно). Аллель *ADH1B*47His* реже встречается у алкоголиков, чем среди неалкоголиков. Кроме того, среди страдающих алкоголизмом носители аллеля употребляют меньшие дозы этанола, чем индивиды, у которых он отсутствует (Osier 1999; Muramatsu 1995; Neumark 1998). Частота аллеля в различных популяциях варьирует от более 70 % у коренных народов Восточной и Юго-Восточной Азии до 5–7 % и ниже у народов Европы (Goedde 1992; Osier 2002; Боринская и др., 2005; Borinsakya et al., 2009). Предполагается, что аллель *ADH1B*47His* находится (или находился) под действием позитивного отбора (Osier 2002). В пользу того, что локус находится под отбором, свидетельствуют и данные анализа гаплотипов (Han et al., 2005), и то, что в тех же регионах, где высока частота аллеля *ADH1B*47His*, распространен атипичный аллель гена альдегиддегидрогеназы *ALDH2*2* (Li et al., 2009). Оба атипичных аллеля ведут к повышению концентрации ацетальдегида в крови после приема алкоголя. Гены *ADH1B* и *ALDH2* расположены на разных хромосомах, поэтому одновременное возрастание частоты аллелей, контролирующих одно и то же звено метаболизма, свидетельствует о действии отбора. Факторы отбора до сих пор неизвестны. Предполагается, что это могут быть особенности диеты либо эндемичные инфекции.

Генетический «серфинг»: явление возрастание частоты аллеля в популяциях вдоль направления миграции

В рассмотренных примерах представлены гены, частоты аллели которых имеют различное географическое распределение. В двух случаях (для аллеля R7 гена *DRD4* в Евразии и для аллеля -13910T гена *LCT* в Европе) возрастание частоты

эволюционно «молодого» аллеля совпадает с направлением миграций. Альтернативой представленным выше объяснениям географического распределения частот аллелей этих двух генов действием отбора может быть один из видов популяционных процессов — так называемый «серфинг» аллелей (allelic surfing). Серфинг аллелей — это возрастание частоты некоторых (в том числе и эволюционно молодых) аллелей вдоль направления расселения популяции (Edmons et al., 2004; Excoffier et al., 2009). Это след миграции в географическом пространстве для популяций, прошедших ряд последовательных событий генетического дрейфа (серия эпизодов прохождения «бутылочного горлышка» расселяющимися субпопуляциями, ориентированными вдоль направления миграции). Серфинг способен приводить к формированию клинальной географической изменчивости частот аллелей, которые были «подхвачены» волной экспансии (Klopfstein et al., 2006). Моделирование процесса серфинга показывает, что значительная часть межпопуляционных различий могла быть сформирована «нейтральными» популяционно-демографическими процессами, влияющими не только на частоты аллелей, но и на другие аспекты генетического разнообразия, такие как неравновесие по сцеплению, что усложняет дифференциацию между действием отбора и демографических процессов для отдельного локуса (Excoffier et al., 2009). Вряд ли эти силы могут привести к глобальному широтному распределению частот аллелей — такому, которое характерно для гена *APOE*. Поэтому можно полагать, что для гена *APOE* адаптация к климатическим условиям была ведущим фактором формирования межпопуляционных различий по частотам аллелей $\epsilon 3$ и $\epsilon 4$. Маловероятным представляется серфинг и для рассмотренного случая отбора атипичных аллелей генов *ADH1B* и *ALDH2*.

Однако даже для гена лактазы с его очевидным фенотипическим эффектом вклад селекционных и популяционно-демографических процессов в формирование градиентов частот аллелей требует дополнительных исследований (Itan et al., 2009). Наиболее вероятным представляется влияние серфинга на формирование географического распределения частот аллеля *R7* гена *DRD4*, возможно, в сочетании с селективными процессами.

Исследование выполнено при поддержке подпрограммы «Генофонды и генетическое разнообразие» программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

- Боринская С. А., Кожекбаева Ж. М., Горбунова Е. В., Соколова М. В., Юрьев Е. Б., Тяжелова Т. В., Гречанина Е. Я., Хуснутдинова Э. К., Янковский Н. К. Исследование полиморфизма гена *DRD4* в популяциях России и сопредельных стран // Генетика. 2004. Т. 40. № 6. С. 835–840.
- Боринская С. А., Гасемианродсари Ф., Кальина Н. Р., Соколова М. В., Янковский Н. К. Полиморфизм гена алкогольдегидрогеназы *ADH1B* в восточнославянских и ираноязычных популяциях // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. Р. 563–1566.
- Боринская С. А., Кальина Н. Р., Санина Е. Д., Кожекбаева Ж. М., Веселовский Е. М., Гупало Е. Ю., Гармаш И. В., Огурицов П. П., Паршукова О. Н., Бойко С. Г., Вершубская Г. Г., Козлов А. И., Рогаев Е. И., Янковский Н. К. Полиморфизм гена аполипопротеина *E APOE* в популяциях России и сопредельных стран // Генетика. 2007. Т. 43. № 10. С. 1434–1440.
- Боринская С. А., Козлов А. И., Янковский Н. К. Гены и традиции питания // Этнографическое обозрение. 2009. № 3. С. 117–137.

- Боринская С. А., Ребриков Д. В., Нефёдова В. В., Кофиади И. А., Соколова М. В., Колчина Е. В., Куликова Е. А., Чернышов В. Н., Куцев С. И., Полоников А. В., Иванов В. П., Козлов А. И., Янковский Н. К. Молекулярная диагностика и распространенность первичной гиполактазии в популяциях России и сопредельных стран // Молекулярная биология. 2006. Т. 40. № 6. С. 1031–1036.
- Мальшишева А. С., Санина Е. В., Лавряшина М. Б., Васинская О. А., Кальина Н. Р., Боринская С. А., Балановский О. П. Распределение аллелей гена аполипопротеина Е в популяциях человека // Сборник сообщений Пятого съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС), Москва, 21–27 июня 2009 г. М., 2009. С. 456.
- Розаев Е. И. Генетические факторы и полигенная модель болезни Альцгеймера // Генетика. 1999. Vol. 35. P. 1558–1571.
- Соколова М. В., Васильев Е. В., Козлов А. И., Ребриков Д. В., Сенкеева С. С., Кожесбаева Ж. М., Люндун Н. С., Свечникова Н. С., Огурцов П. П., Хуснутдинова Э. К., Янковский Н. К., Боринская С. А. Полиморфизм C/T-13910 регуляторного участка гена лактазы *LCT* и распространенность гиполактазии в популяциях Евразии // Экологическая генетика. 2007. Т. 5. № 3. С. 26–35.
- Bersaglieri T., Sabeti P. C., Patterson N., Vanderploeg T., Schaffner S. F., Drake J. A., Rhodes M., Reich D. E., Hirschhorn J. N. Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene // American Journal of Human Genetics. 2004. Vol. 7. № 6. P. 1111–1120.
- Borinskaya S., Kal'ina N., Marusin A., Faskhutdinova G. Morozova I., Kutuev I., Koshechkin V., Khusnutdinova E., Stepanov V., Puzyrev V., Yankovsky N., Rogaev E. Distribution of alcohol dehydrogenase ADH1B*47His allele in Eurasia // American Journal of Human Genetics. 2009. Vol. 84. N 1. P. 89–92.
- Carson P. E., Flanagan C. L., Ickes C. E., Alving A. S. Enzymatic deficiency in primaquine-sensitive erythrocytes // Science. 1956. Vol. 124. P. 484–485.
- Chang F. M., Kidd J. R., Livak K. J., Pakstis A. J., Kidd K. K. The world-wide distribution of allele frequencies at the human dopamine D4 receptor locus // Human Genetics. 1996. Vol. 98. P. 91–101.
- Chen C., Burton M. L., Greenberg E., Dmitrieva J. Population migration and the variation of dopamine D4 (DRD4) allele frequencies around the globe // Evolution and Human Behavior. 1999. Vol. 20. P. 309–324.
- Coelho M., Luiselli D., Bertorelle G., Lopes A. I., Seixas S., Destro-Bisol G., Rocha J. Microsatellite variation and evolution of human lactase persistence // Human Genetics. 2005. Vol. 117. № 4. P. 329–339.
- Coop G., Pickrell J. K., Novembre J., Kudaravalli S. Li J., Absher D., Myers R. M., Cavalli-Sforza L. L., Feldman M. W., Pritchard J. K. The Role of Geography in Human Adaptation // PLoS Genetics. 2009. Vol. 5. № 6. e1000500.
- Corbo R. M., Scacchi R. Apolipoprotein E (APOE) allele distribution in the world. Is APOE*4 a 'thrifty' allele? // Annals of Human Genetics. 1999. Vol. 63. P. 301–310.
- Ding Y.-C. et al. Evidence of positive selection acting at the human dopamine receptor D4 gene locus // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2002. Vol. 99. P. 309–314.
- Edmonds C. A., Lillie A. S., Cavalli-Sforza L. L. Mutations arising in the wave front of an expanding population // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2004. Vol. 101. № 4. P. 975–979.
- Eisenberg D. T. A., Kuzawa C. W., Hayes M. G. Worldwide allele frequencies of the human apolipoprotein E (APOE) gene: climate, local adaptations and evolutionary History // American Journal of Physical Anthropology. 2010 (in press).
- Enattah N. S., Sahi T., Savilahti E., Terwilliger J. D., Peltonen L., Jarvela I. Identification of a variant associated with adult-type hypolactasia // Nature Genetics. 2002. Vol. 30. P. 233–237.
- Enattah N. S., Kuokkanen M., Forsblom C., Natah S., Oksanen A., Jarvela I., Peltonen L., Savilahti E. Correlation of intestinal disaccharidase activities with the C/T–13910 variant and age // World Journal of Gastroenterology. 2007. Vol. 13. № 25. P. 3508–3512.

- Excoffier L., Hofer T., Foll M. Detecting loci under selection in a hierarchically structured population // *Heredity*. 2009. Vol. 103. № 4. P. 285–298.
- Friedman M. J., Trager W. The biochemistry of resistance to malaria // *Scientific American*. 1981. Vol. 244. № 3. P. 154–164.
- Gerdes L. U., Gerdes C., Hansen P. S., Klausen I. C., Faergeman O., Dyerberg J. The apolipoprotein E polymorphism in Greenland Inuit in its global perspective // *Human Genetics*. 1996. Vol. 98. P. 546–550.
- Goedde H. W., Agarwal D. P., Fritze G., Meier-Tackmann D., Singh S., Beckmann G., Bhatia K., Chen L. Z., Fang B., Lisker R., Paik Y. K., Rothhammer F., Saha N., Segal B., Srivastava L. M., Czeizel A. Distribution of ADH2 and ALDH2 genotypes in different populations // *Human Genetics*. 1992. Vol. 88. P. 344–346.
- Han Y., Oota H., Osier M. V., Pakstis A. J., Speed W. C., Odunsi A., Okonofua F., Kajuna S. L., Karoma N. J., Kungulilo S., Grigorenko E., Zhukova O. V., Bonne-Tamir B., Lu R. B., Parnas J., Schulz L. O., Kidd J. R., Kidd K. K. Considerable haplotype diversity within the 23kb encompassing the ADH7 gene // *Alcoholism, clinical and experimental research*. Vol. 29. № 12. P. 2091–2100.
- Hancock A. M., Witonsky D. B., Gordon A. S., Eshel G., Pritchard J. K., Coop G., Di Rienzo A. Adaptations to climate in candidate genes for common metabolic disorders // *PLoS Genetics*. 2008. Vol. 4. P. 32.
- Ingram C. J., Elamin M. F., Mulcare C. A., Weale M. E., Tarekegn A., Raga T. O., Bekele E., Elamin F. M., Thomas M. G., Bradman N., Swallow D. M. A novel polymorphism associated with lactose tolerance in Africa: multiple causes for lactase persistence? // *Human Genetics*. 2007. Vol. 120. № 6. P. 779–788.
- Itan Y., Powell A., Beaumont M. A., Burger J., Thomas M. G. The origins of lactase persistence in Europe // *PLoS Computational Biology*. 2009. Vol. 5. № 8. e1000491.
- James N. O., Oldenhof J., Van Tol H. M. The dopamine D4 receptor: one decade of research. *European Journal of Pharmacology*. Vol. 2000. Vol. 405. P. 303–327.
- Jaramillo-Correa J. P., Keyex G., Ruiz-Garcia M., Rodas G., Bernal J. Population genetic analysis of the genes APOE, APOB (3'VNTR) and ACE in some black and amerindian communities from Columbia // *Human Heredity*. 2001. Vol. 52. P. 14–33.
- Jobling M., Hurles M., Tyler-Smith C. *Human Evolutionary Genetics: Origins, Peoples and Disease*. L.; N. Y.: Garland Science, 2003. 458 p.
- Kelley J. L., Swanson W. J. Positive Selection in the Human Genome: From Genome Scans to Biological Significance // *Annual Review of Genomics and Human Genetics*. 2008. Vol. 9. P. 143–160.
- Klopfstein S., Currat M., Excoffier L. The fate of mutations surfing on the wave of a range expansion // *Molecular Biological Evolution*. 2006. Vol. 23. № 3. P. 482–490.
- Li H., Borinskaya S., Yoshimura K., Kalina N., Marusin A., Stepanov V., Qin Zh., Khaliq Sh., Lee M.-Y., Yang Y., Mohyuddin A., Gurwitz D., Qasim Mehdi S., Rogaev E., Jin L., Yankovsky N., Kidd J., Kidd K. Refined Geographic Distribution of the Oriental ALDH2*504Lys (nee 487Lys) Variant // *Annals of Human Genetics*. 2009. Vol. 73. №3. 335–345.
- Lucotte G., Loirat F., Hazout S. Pattern of gradient of apolipoprotein E allele *4 frequencies in Western Europe // *Human Biology*. 1997. Vol. 69. P. 253–262.
- Luzzatto L., Usanga FA, Reddy S. Glucose-6-phosphate dehydrogenase deficient red cells: resistance to infection by malarial parasites // *Science*. 1969. Vol. 164(881). P. 839–842.
- Mahley R. W., Rall S. C., Apolipoprotein E: far more than a lipid transport protein // *Annual Review of Genomics and Human Genetics*. 2000. Vol. 1. P. 507–537.
- Mastana S. S., Calderon R., Pena J., Reddy P. H., Papiha S. S. Anthropology of the apolipoprotein E (apo E) gene: low frequency of e4 allele in Basques and in tribal (Baiga) population of India // *Annals of Human Biology*. 1998. Vol. 25. P. 137–143.
- Matsuo Y., Yokoyama R., Yokoyama S. The genes for human alcohol dehydrogenases beta 1 and beta 2 differ by only one nucleotide // *European Journal of Biochemistry*. 1989. Vol. 183. № 2. P. 17–20.

- Muramatsu T., Zu-Cheng W., Yi-Ru F., Kou-Bao H., Heqin Y., Yamada K., Higuchi S., Harada S., Kono H. Alcohol and aldehyde dehydrogenase genotypes and drinking behavior of Chinese living in Shanghai // *Human Genetics*. 1995. Vol. 96. P. 151–154.
- Neumark Y. D., Friedlander Y., Thomasson H. R., Li T. K. Association of the ADH2*2 allele with reduced ethanol consumption in Jewish men in Israel: a pilot study // *Journal of Studies on Alcohol*. 1998. Vol. 59. № 2. P. 133–139.
- Osier M. V., Pakstis A. J., Kidd J. R., Lee J. F., Yin S. J., Ko H. C., Edenberg H. J., Lu R. B., Kidd K. K. Linkage disequilibrium at the ADH2 and ADH3 loci and risk of alcoholism // *American Journal of Human Genetics*. 1999. Vol. 64. № 4. P. 1147–1157.
- Osier M. V., Pakstis A. J., Soodyall H., Comas D., Goldman D., Odunsi A., Okonofua F., Parnas J., Schulz L. O., Bertranpetit J., Bonne-Tamir B., Lu R. B., Kidd J. R., Kidd K. K. A global perspective on genetic variation at the ADH genes reveals unusual patterns of linkage disequilibrium and diversity // *American Journal of Human Genetics*. 2002. Vol. 71. № 1. P. 84–99.
- Roth E. F., Raventos-Suarez C., Rinaldi A., Nagel R. L. Glucose-6-phosphate dehydrogenase deficiency inhibits in vitro growth of *Plasmodium falciparum* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 1983. Vol. 80. P. 298–299.
- Ruwando C., Khea S. C., Snow R. W., Yates S. N. R., Kwiatkoweld D., Gupta S., Warn P., Alisopp G. E. M., Gilbert S. C., Peschu N., Newbold C. I., Greenwood S. M., Marsh K., Hill A. V. S. Natural selection of hemi- and heterozygotes for G6PD deficiency in Africa by resistance to severe malaria // *Nature*. 1995. Vol. 376. P. 246–249.
- Sabeti P., Schaffner S., Fry B., Lohmueller J., Varilly P. et al. Positive natural selection in the human lineage // *Science*. 2006. Vol. 312. P. 1614–1620.
- Singh P. P., Singh M., Mastana S. S. APOE distribution in world populations with new data from India and the UK // *Annals of Human Biology*. 2006. Vol. 33. P. 279–308.
- Stamatoyannopoulos G., Chen S. H., Fukui M. Liver alcohol dehydrogenase in Japanese: high population frequency of atypical form and its possible role in alcohol sensitivity // *American Journal of Human Genetics*. 1975. Vol. 27. № 6. P. 789–796.
- Tishkoff S. A., Reed F. A., Ranciaro A., Voight B. F., Babbitt C. C., Silverman J. S., Powell K., Mortensen H. M., Hirbo J. B., Osman M., Ibrahim M., Omar S. A., Lema G., Nyambo T. B., Ghorji J., Bumpstead S., Pritchard J. K., Wray G. A., Deloukas P. Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe // *Nature Genetics*. 2007. Vol. 39. № 1. P. 31–40.
- Yoshida A., Beutler E., Motulsky A. G. Table of human glucose-6-phosphate dehydrogenase variants // *Bulletin WHO*. 1971. Vol. 45. P. 243–253.

Evolution of Human Gene Pool: Population and Locus-Specific Processes

N. K. Yankovsky*, S. A. Borinskaya**

*N. I. Vavilov Institute of General Genetics, RAS
Lomonosov Moscow State University Moscow, Russia: yankovsky@vigg.ru;

**N. I. Vavilov Institute of General Genetics, RAS
Moscow, Russia: borinskaya@vigg.ru

Adaptive value of human alleles and molecular genetics mechanism of adaptation process was studied for *G6PD*, *APOE*, *DRD4*, *LCT*, and *ADH1B* genes. Two methods are reviewed to draw the conclusions on the value and the process: geographic distribution of allele frequencies in human populations and haplotype analysis.

Keywords: gene pools, human populations, evolution, adaptation, allele frequencies.

ИЗУЧЕНИЕ КОРЕННЫХ НАРОДОВ ЕВРАЗИИ, ВОСТОЧНОЙ АЗИИ И АМЕРИКИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ АУТОСОМНЫХ SNP/STR-СИСТЕМ

И. Г. Удина, Л. А. Животовский

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,
Москва, Россия: irina_udina@mail.ru

Изучен ДНК-полиморфизм популяций человека в Северной Азии и Америке с использованием аутосомных SNP/STR-систем. Показана чрезвычайно высокая разрешающая способность SNP/STR-систем для проведения исторических и генетических исследований популяций человека. Анализ генетических расстояний, проведенный методом многомерного шкалирования, показал, что популяции американских индейцев демонстрируют ярко выраженные последствия генетического дрейфа: они сильно дифференцированы между собой и по отношению к остальным популяциям мира, а эскимосы Гренландии формируют единый кластер с популяциями коренного населения Северной Азии, за исключением тех, в генофонде которых проявляются следы метисации с европейцами. Особенности современной картины дифференциации малочисленных популяций в Северной Азии и Америки указывают на важную роль дрейфа, а для отдельных популяций и относительно недавних процессов метисации с пришлым населением, в ее формировании.

Ключевые слова: аутосомные SNP/STR-системы, дифференциация популяций, популяции человека, коренное население, расселение человечества, Сибирь, Америка, Восточная Азия, Западная Евразия.

Введение

Для изучения филогении и истории популяций человека разработаны аутосомные SNP/STR-системы, состоящие из тесно сцепленных пар аутосомных SNP- и STR-маркеров (Mountain et al., 2002). STR-локусы мутируют быстро (со скоростью порядка 10^{-3} на сайт на поколение) и могут служить быстрыми «молекулярными часами», в то время как SNP эволюционируют медленно (10^{-6} – 10^{-7}). Мутации в STR-локусах могут происходить как с увеличением числа повторов, так и с их редукцией. В этой связи изучение вариабельности STR-локуса на фоне тесно сцепленного с ним SNP позволяют подразделять вариабельность, ассоциированную с альтернативными аллелями SNP, что предполагает большую надежность датировок с использованием таких систем. Применение математического моделирования показало, что использование SNP/STR-систем в популяционно-генетических исследованиях значительно более информативно по сравнению с применением только STR-маркеров и дает большую надежность датировок исторических событий (Ramakrishnan, Mountain, 2004).

Применение микросателлитов — коротких tandemных повторов в геноме или STRs (short tandem repeats) для изучения популяций человека позволило не только дифференцировать популяции и рассматривать исторические всплески их численности, но и датировать конкретные события в истории человечества на основе оценок их скорости мутирования. Наиболее примечательным исследованием с применением микросателлитов является анализ 377 микросателлитных локусов (45 с ди-, 58 с три- и 274 с тетра-нуклеотидными повторами) в выборке из 1056 человек

из 52 популяций по всему миру для описания демографической истории популяций человека (Rosenberg et al., 2002, Zhivotovsky et al., 2003). Оценка степени дифференциации популяций по изученным микросателлитным локусам (F_{st}) показывает, что на межэтнические различия приходится 5–10 % всего разнообразия. При анализе полученных данных выявлено, что популяции отдельных континентов хорошо дифференцируются. Соответственно, большие расы можно рассматривать как большие географические популяции. Различия между популяциями в Западной Евразии составляют 1,5 %, в Восточной Азии — 1,3 %, Уровень генетической дифференциации в Центральной и Южной Африке составляет 3,1 %, В Океании — 6,4 %. Максимальный уровень генетической дифференциации отмечен для популяций коренного населения Центральной и Южной Америки (11,6 %), для которых ранее были отмечены чрезвычайно выраженные последствия генетического дрейфа. Анализ данных для STR X-хромосомы, которые были получены для тех же 52 популяций, выявил в целом сходную картину дифференциации популяций (Ramachandran et al., 2004). Ранее одновременный анализ комбинаций SNP- и STR-маркеров в нерекombинирующих участках Y-хромосомы успешно применялся для изучения филогеографии гаплотипов, передающихся по мужской линии (Underhill et al., 2000). Эффективная численность популяции при изучении полиморфизма по Y-хромосоме в четыре раза меньше, чем при расчете ее по аутосомным маркерам, — таким образом, полиморфизм по Y-хромосоме подвержен генетическому дрейфу. Аутосомные маркеры позволяют исследовать комбинативный вклад материнской и отцовской линий и выявить популяционно-генетическую структуру по локусам, которые представляют существенно большую часть генома человека по сравнению с маркерами митохондриального генома и Y-хромосомы. Данная работа посвящена популяционному анализу трех апробированных SNP/STR-систем, 22SR1, 5SR1 и 8SR2 (Mountain et al., 2002) с целью оценки их разрешающей способности при рассмотрении дифференциации популяций человека на пути одного из самых изученных потоков расселения человечества из Сибири в Америку.

Материалы и методы

В популяциях азиатского и американского континентов нами проведен анализ трех SNP/STR-систем (22SR1, 8SR2 и 5SR1), разработанных на основе нуклеотидных последовательностей человека (зарегистрированы в GenBank: AC026743, AL008721 и AC009514, соответственно) (Mountain et al., 2002), в связи с рассмотрением генетической дифференциации популяций на пути одного из основных потоков человечества.

Изучены выборки: из Восточной Азии — камбоджийцы ($N=27$), китайцы (мао) ($N=25$) и японцы ($N=25$); из Западной Сибири — манси ($N=24$); из Центральной Азии / Южной Сибири — монголы ($N=55$), алтайцы ($N=26$), тувинцы ($N=50$), тоджинцы ($N=49$) и буряты ($N=46$); из Средней Сибири — западные эвенки из двух поселков (Полигус ($N=27$) и Суринда ($N=33$)); с Дальнего Востока — восточные эвенки ($N=24$), эвены ($N=46$), нанайцы ($N=28$), коряки ($N=13$) и алеуты ($N=31$); из Северо-Восточной Сибири — якуты ($N=17$); из Южной Азии — калаш ($N=24$), брахуи ($N=30$), балочи ($N=20$), бурушо ($N=25$) — все из Пакистана; из Северной Америки — эскимосы Гренландии — инуиты ($N=36$), а также объединенная группа североамериканских индейцев ($N=16$); Центральной Америки — майя ($N=22$);

индейцы Южной Америки — Колумбии (N=11) и бассейна Амазонки — каритиана (N=22) и суруи (N=30). Мы также изучали группу индивидов смешанного происхождения (метисы эвенков с лицами славянского происхождения (N=13), что подтверждено данными по родословным (обозначение “SI-by-Ev”).

Все образцы ДНК из перечисленных выборок (за исключением сибирских) были предоставлены Л. Кавалли-Сфорца. Образцы крови эвенков собраны в пос. Полигус и Суринда в ходе экспедиций 1990-х гг. (Институт цитологии и генетики СО РАН (Л.П. Осипова), образцы крови тувинцев — в г. Кызыл (республика Тыва) в 1999 г. у студентов Тувинского государственного университета одновременно с данными об их родословных (Ч.М. Доржу, Тувинский государственный университет), остальные сибирские выборки были предоставлены Ю.В. Шнейдером (Институт общей генетики РАН) и В.А. Спицыным (Институт медицинской генетики РАМН), монгольская выборка — Тс. Тседевым (Институт биологических наук Монгольской Академии наук) (см. также Удина и др. 2005).

Дополнительно в наш анализ включены ранее опубликованные данные по представителям населения Европы (N=4), Южной Африки (N=14), Северной Африки (N=3), Ближнего Востока (N=4) (Mountain et al., 2002). Последние две выборки объединены и обозначены “NA&ME”. Следует заметить, что использование небольших выборок в данном анализе вполне правомочно, так как мы изучаем в нашем исследовании не менее 70 различных гаплотипов по трем SNP/STR-системам.

С помощью компьютерной программы GDA определяли матрицу попарных значений F_{ST} между популяциями (точнее — величин θ , Weir, 1996) (Lewis, Zaykin, 2001). Затем по этой матрице были получены две главные координаты, обозначенные как PC1 и PC2, методом многомерного шкалирования с применением пакета программ SPSS 8.0.0. В проведенном анализе генотип каждого индивида был представлен двумя SNP/STR-гаплотипами по каждой из систем маркеров.

Результаты и обсуждение

Частоты SNP и вариабельность в STR-локусах с конкретными SNP-маркерами. Частоты аллелей SNP сильно варьируют от одной группы популяций к другой группе в зависимости от их географического положения. Аллель SNP-T системы 22SR1 близок к фиксации в коренном населении Америки, а в сибирских и азиатских популяциях имеет относительно более низкие частоты. (Альтернативный аллель SNP-C этой системы имеет противоположную тенденцию, так как его частота дополняет до единицы частоту аллеля SNP-T.) Аллель SNP-T системы 5SR1, напротив, близок к фиксации в популяциях Восточной Азии и Сибири, а в популяциях Западной Азии и Америки имеет промежуточные частоты. Аналогично вышесказанному, частота альтернативного аллеля SNP-G системы 5SR1 ведет себя как дополняющая к частоте аллеля SNP-T.

Вариабельность STR, ассоциированная с каждым из альтернативных SNP-аллелей, различается в каждой из изученных SNP/STR-систем. Для системы 22SR1 внутривыборочная дисперсия числа повторов по STR-аллелям, сцепленным с SNP-T, гораздо выше, чем соответствующая STR-дисперсия для SNP-C, это объясняется тем, что T является более древним аллелем системы 22SR1, чем C (Mountain et al., 2002), и следовательно, успел накопить большее ассоциированное STR-разнообразие в ходе эволюции.

Выраженный контраст между альтернативными SNP-аллелями наблюдали и для системы 5-SR1, где отмечены различия по средним значениям внутривыборочных дисперсий для SNP-аллелей Т и G. Так, дисперсия числа повторов STR-аллелей, сцепленных с аллелем Т, значительно больше, чем дисперсия, ассоциированная с аллелем G, что позволяет предположить, что в системе 5-SR1 аллель Т древнее аллеля G.

Генетическая дифференциация популяций. Основным результатом проведенного анализа явилось то, что изученные нами популяции при применении метода многомерного шкалирования значений θ разделились на три основных естественных кластера (рис. 1): Западную Азию, Восточную Азию, Южную Америку. Для популяций индейцев Южной Америки четко прослеживается удаленность их проекций от остальных изученных популяций, а также эти популяции демонстрируют последствия генетического дрейфа, так как проекции их значительно удалены друг от друга. Полученная картина для популяций южноамериканских индейцев вполне соответствует ранее полученной на основе 377 микросателлитных локусов (Zhivotovsky et al., 2003), что указывает на чрезвычайно высокую разрешающую способность рассмотренных в работе аутосомных SNP/STR-систем. Так, например, проекция популяции калаш смещается к европейцам (из всех четырех пакистанских популяций одна), что соответствует истории ее формирования: считается, что в ней

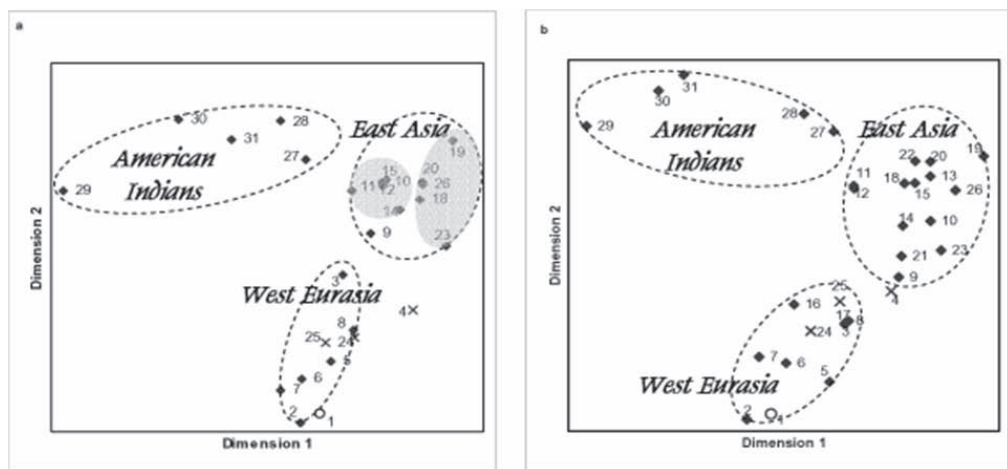


Рис. 1. Представлен результат многомерного шкалирования попарных величин θ , Weir, 1996, между популяциями. Обозначения: 1 – Южная Африка, 2 – Северная Африка и Ближний Восток (“NA&ME”), 3 – население Европы, 4 – метисы эвенков с европейцами, 5 – бурушо, 6 – балочи, 7 – брахуи, 8 – калаш, 9 – камбоджийцы, 10 – китайцы, 11 – японцы, 12 – монголы, 13 – алтайцы, 14 – тувинцы, 15 – тоджинцы, 16 – манси, 17 – буряты, 18 – якуты, 19 – западные эвенки п. Полигус, 20 – западные эвенки п. Суринада, 21 – восточные эвенки, 22 – нанайцы, 23 – эвены, 24 – коряки, 25 – алеуты, 26 – эскимосы Гренландии (инуиты), 27 – североамериканские индейцы, 28 – майя, 29 – индейцы Колумбии, 30 – каратиана, 31 – суруи. Другие обозначения: East Asia – Восточная Азия, Western Eurasia – Западная Евразия, American Indians – американские индейцы, Dimension1 – измерение 1, Dimension2 – измерение 2.

присутствуют потомки войска Александра Македонского. Четко выявляется группа северных популяций, которая объединяет не только сибирские популяции, но и эскимосов Западного полушария. Проекция сибирских популяций с недавней европейской примесью смещаются из области сибирских популяций к европейским и смешанным по происхождению группам (например, алеуты). Следует отметить, что малочисленные сибирские народы испытали значительную метисацию с пришлым европейским населением особенно в XIX–XX вв. Применение аутомных SNP/STR-систем позволяет выявлять сибирские народы со значительной европейской примесью в их генофонде.

Заключение

Заселение Сибири и Америки сопровождалось значительной генетической дифференциацией, проявляющейся сейчас в особенностях изменчивости мтДНК и Y-хромосомы в популяциях человека из этих регионов. Аутомные маркеры позволяют исследовать комбинативный вклад материнской и отцовской линий в дифференциацию популяций и выявить популяционно-генетическую структуру по локусам, которые представляют большую часть генома человека. Проведенное нами исследование выявляет дифференциацию популяций Азии и Америки по трем аутомным SNP/STR-системам, что позволяет считать важным разработку новых SNP/STR-систем в целях использования их наряду с другими ДНК-маркерами для решения проблем эволюционной генетики человека, в частности для рассмотрения проблем, связанных с заселением Сибири и Америки. Так, например, особенности географического распространения гаплотипов SNP/STR системы 8SR2 позволяют предполагать возможность существования обратных миграций из Америки в Сибирь, что недавно было показано при изучении полноразмерной митохондриальной ДНК (Tamm et al., 2007).

В нашем исследовании продемонстрирована высокая информативность и разрешающая способность аутомных SNP/STR систем на фактических данных по дифференциации популяций на пути одного из основных «потоков» человечества — из Азии через Сибирь в Америку.

Работа поддержана программой РАН «Генофонды и генетическое разнообразие».

Литература

- Удина И. Г., Животовский Л. А., Найт А., Доржу Ч. М., Осипова Л. П., Тседев Тс., Шнейдер Ю. В., Спицын В. А., Фэлдман М. В., Маунтин Дж. Л. Этногеомика коренных популяций Евразии, Восточной Азии и Америки с использованием аутомных SNP/STR-систем // Приложение к журналу «Открытое образование» 2005. № 3. С. 45–46.
- Lewis P. O., Zaykin D. Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c) [Электронный ресурс]. Электрон. дан. Режим доступа: <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>. 2001 (free program distributed by the authors over the Internet)
- Mountain J. L., Knight A., Jobin M., Gignoux Ch., Miller A., Lin A. A., Underhill P. A. SNPSTRs: Empirically derived, rapidly typed, autosomal haplotypes for inference of population history and mutational processes // Genome Research. 2002. Vol. 12. № 11. P. 1766–1112.

- Ramachandran S., Rosenberg N. A., Zhivotovsky L. A., Feldman M. W.* Robustness of the inference of human population structure: a comparison of X-chromosomal and autosomal microsatellites // *Human Genomics*. 2004. Vol. 1. № 2. P. 87–97.
- Ramakrishnan U., Mountain J. L.* Precision and Accuracy of Divergence Time Estimates from STR and SNPSTR Variation // *Molecular Biology and Evolution*. 2004. Vol. 21. № 10. P. 1960–1971.
- Rosenberg N. A., Pritchard K., Weber J. L., Cann H. M., Kidd K. K., Zhivotovsky L. A., Feldman M. W.* Genetic structure of human populations // *Science*. 2002. Vol. 298. P. 2381–2385.
- Tamm E., Kivisild T., Reidla M. et al.* Beringian Standstill and Spread of Native American Founders // *PLoS ONE*. 2007. 2(9). e829.
- Underhill P. A., Shen P., Jin L., Passarino G. et al.* Y-chromosome sequence variation and the history of human populations // *Nature Genetics*. 2000. Vol. 26. № 3. P. 358–361.
- Zhivotovsky L. A., Rosenberg N. A., Feldman M. W.* Features of evolution and expansion of modern humans inferred from genome-wide microsatellite markers // *American Journal of Human Genetics*. 2003. Vol. 72. P. 1171–1186.
- Weir B. S.* Genetic Data Analysis II: Methods for discrete population genetic data. Sunderland (Mass.): Sinauer Associates, 1996. XII, 445 p.

The Study of Indigenous Populations of Eurasia, East Asia and America by Autosomal SNP/STR-Systems

I. G. Uдина, L. A. Zhivotovsky

N. I. Vavilov General Genetics Institute, Russian Academy of Sciences
Moscow, Russia: irina_udina@mail.ru

We investigate DNA variation in human populations of northern Asia and the Americas, using the simultaneous analysis of tightly linked pairs of autosomal SNPs and STRs (SNPSTRs). Data from populations sampled in southern Asia, Europe and Africa are included to establish geographic context. We demonstrate that SNPSTRs can aid in the historical and geographic analysis by using SNPs for the spatial distribution of DNA variation, and calibrating evolutionary time using the associated STR. In terms of genetic distances, the American Indian populations are differentiated from the rest of the world, while the Greenland Inuit fall in a distinctive cluster formed by northern Asian populations except for those that appear to include a European component. Both admixture and random genetic drift have played a significant role in population diversification in small northern Asian and American indigenous populations.

Keywords: autosomal SNP/STR-systems, differentiation of populations, indigenous population, human populations, human settlement, Siberia, America, Eastern Asia, Western Eurasia.

ПРОБЛЕМА РЕЛАКСАЦИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ПОПУЛЯЦИЯХ ЧЕЛОВЕКА

О. Л. Курбатова

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
Москва, Россия: okurbat@list.ru

Временная динамика параметров отбора изучена с использованием индексов Кроу на основе данных о 278 популяциях человека, представленных разными антропологическими типами, языковыми семьями, религиозными конфессиями, хозяйственно-культурными укладами (от охотников и собирателей до жителей современных мегаполисов) и проживающих в различных условиях среды. При помощи статистического анализа показано, что процесс релаксации отбора наиболее ярко проявляется в городских популяциях развитых стран — компонента отбора, связанная с дифференциальной дорепродуктивной смертностью, резко уменьшилась благодаря успехам медицины, а компонента отбора, связанная с дифференциальной плодовитостью, снизилась вследствие распространения практики планирования семьи. Обсуждаются возможные генетические последствия ослабления отбора.

Ключевые слова: отбор, индексы Кроу, городские популяции, смертность, плодовитость, генетический груз.

Общепризнано, что интенсивность отбора снижается в ходе развития человеческого общества. Однако измерение интенсивности естественного отбора в популяциях человека представляет очень непростую задачу (Spuhler, 1976). Ряд трудностей и спорных вопросов вызывает использование применительно к человеку концепции биологической («дарвиновской») приспособленности, измеряемой числом жизнеспособных потомков, которая не учитывает специфики социальной организации человеческого общества (Курбатова и др., 2007).

В преодолении этих сложностей почти 50 лет назад Дж. Кроу был предложен простой метод, позволяющий оценить интенсивность отбора на основе данных демографической статистики (Crow, 1958). Индекс Кроу, или индекс тотального отбора, называют также индексом потенциального отбора, поскольку он дает максимально возможную оценку его интенсивности в предположении, что все индивидуальные различия в приспособленности обусловлены генетически. В основу этой методологии положена фундаментальная теорема естественного отбора Р. Фишера.

Индекс тотального отбора (I_t) состоит из двух компонент, связанных с дифференциальной смертностью (I_m) и дифференциальной плодовитостью (I_f).

$I_m = P_d/P_s$, где P_d и P_s — доля индивидуумов, соответственно, умерших и доживших до наступления репродуктивного возраста ($P_d + P_s = 1$).

$I_f = V_k/\bar{k}^2$, где $\bar{k}$ и V_k — среднее и дисперсия числа потомков, приходящихся на одного индивидуума с завершенным репродуктивным периодом.

$$I_t = I_m + (1/P_s) I_f.$$

На основе опубликованных работ нами была создана база данных «Отбор», включающая параметры отбора в 278 популяциях человека, представленных различными антропологическими типами, языковыми семьями, религиозными конфессиями, хозяйственно-культурными укладами (от охотников и собирателей до жителей современных мегаполисов) и проживающих в контрастных условиях

среды (на всех обитаемых континентах Земного шара). Некоторые популяции представлены несколькими временными срезами, охватывающими широкий интервал времени — от начала XVII в. до наших дней (Kurbatova et al., 2005; Курбатова и др., 2007).

Анализ базы данных дал неожиданный результат: максимальное значение интенсивности отбора ($I_t = 6,92$) обнаружено не в популяциях охотников и собирателей, а в городской популяции, находившейся на ранних этапах индустриализации (конец XIX в.). Высокая дорепродуктивная смертность в этой городской общине ($I_m = 2,98$) была обусловлена социальными факторами, способствующими распространению эпидемий (высокая плотность населения, плохие санитарно-гигиенические условия, неполноценное питание, тяжелые условия труда и быта, нищета, отсутствие медицинской помощи); вклад компонент I_m и I_f в тотальный индекс отбора был примерно одинаков. Минимальные значения I_t (0,164) и компоненты I_m (0,003) обнаружены также в городской популяции, но уже в начале XXI в., при этом вклад I_m составляет менее 2 %. Среднемировое число потомков равно примерно пяти; среднее значение компоненты I_f составляет 0,342, при диапазоне изменчивости от 0,049 до 1,675. Минимальные значения $\bar{k}$ и V_k характерны для современных городских популяций развитых стран, где преобладают однодетные семьи. Рекордный уровень среднепопуляционной плодовитости (8–10 потомков) достигнут в религиозных общинах США и Канады (мормоны, гуттериты), при этом значения индекса I_t и обеих его компонент в среднем ниже, чем в популяциях других типов. В популяциях с традиционным хозяйственно-культурным укладом уровень плодовитости ограничен жизненными ресурсами (в среднем 5–6 потомков), обе компоненты отбора велики и вносят примерно равный вклад в тотальный индекс.

Анализ зависимости параметров отбора от времени в популяциях разных типов показал, что большинство статистически значимых корреляций имеют отрицательный знак: со временем уменьшаются значения P_d , I_m , $\bar{k}$, V_k (табл. 1). Однако в популяциях с традиционным укладом со временем достоверно снижается лишь параметр V_k , а тотальный индекс отбора и обе его компоненты значимо не меняются, более того — дорепродуктивная смертность не только не уменьшается, но даже увеличивается. Компонента I_f достоверно увеличивается со временем в религиозных общинах. Интенсивность тотального отбора (I_t) заметно снижается в городском населении и в популяциях, рассмотренных на уровне целых стран (рис. 1), а также проявляет слабую тенденцию к снижению при рассмотрении всей совокупности популяций. Единственный параметр отбора, который уменьшается в популяциях всех типов, — это внутригрупповая дисперсия плодовитости (V_k). Городские популяции — арена интенсивного снижения индекса I_t и его компоненты I_m и единственный тип популяций, где снижается компонента I_f .

Сказанное можно проиллюстрировать примерами конкретных популяций. Наиболее ярко снижение дорепродуктивной смертности проявилось в городской популяции Полиш Хилл (г. Питтсбург, США): за интервал времени жизни трех поколений (с конца 1890-х гг. по 1970-е гг.) компонента I_m уменьшилась более чем в 300 (!) раз — от 4,862 до 0,016 (Crawford, Goldstein, 1975). В московской популяции (табл. 2) значение I_m за последние два века снизилось в 70 раз — от 1,50 до 0,02 (Курбатова, Победоносцева, 2004). В масштабах целой страны компонента I_m уменьшилась в 16 раз в Италии за одно столетие (Terrenato et al., 1979) и примерно в 10 раз

Зависимость параметров отбора от времени

Тип популяции		P_d	I_m	$\bar{k}$	V_k	I_f	I_t
Все N = 278	Коэффициент корреляции	-0,177*	-0,134*	-0,311*	-0,446*	-0,098	-0,159*
	Уровень достоверности	0,003	0,026	0,000	0,000	0,104	0,008
Племена N = 62	Коэффициент корреляции	0,271*	0,124	-0,006	-0,407*	-0,164	-0,001
	Уровень достоверности	0,033	0,339	0,966	0,001	0,203	0,992
Село N = 130	Коэффициент корреляции	-0,234*	-0,175*	-0,519*	-0,289*	0,057	-0,072
	Уровень достоверности	0,007	0,046	0,000	0,001	0,521	0,416
Город N = 20	Коэффициент корреляции	-0,712*	-0,626*	-0,410	-0,665*	-0,696*	-0,626*
	Уровень достоверности	0,000	0,003	0,073	0,002	0,001	0,004
Страна N = 19	Коэффициент корреляции	-0,770*	-0,952*	-0,766*	-0,817*	-0,100	-0,842*
	Уровень достоверности	0,000	0,000	0,000	0,000	0,685	0,000
Религиоз- ные изо- ляты N = 31	Коэффициент корреляции	-0,842*	-0,830*	-0,629*	-0,688*	0,414*	-0,353
	Уровень достоверности	0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,052

Примечание: звездочкой отмечены достоверные значения коэффициентов корреляции.

в СССР за весь период его существования (Тимаков, Курбатова, 1991). Во всех этих случаях компонента I_f снижалась гораздо менее заметно, что привело к значительному увеличению ее относительного вклада (до 90 % и выше в последних поколениях) в тотальный индекс отбора.

Очевидно, что процесс релаксации отбора не носит непрерывного характера в ходе эволюционно-исторического развития человечества и имеет свою специфику в популяциях разных типов. Можно предполагать, что в процессе биологической и культурной эволюции интенсивность отбора неоднократно возрастала при изменении социальной организации. При увеличении плотности населения отбор усиливался и в популяциях ранних земледельцев, и на ранних стадиях урбанизации. И лишь постепенно, по мере создания культурных адаптаций к новому образу жизни, происходило ослабление отбора. Известно, насколько велика была смертность, особенно детская, в средневековых и раннеиндустриальных городах: даже

Динамика индексов тотального отбора Кроу в московской популяции

Параметры	Годы					
	XIX в. ¹	1950 ¹	1975 ¹	1984 ¹	1994 ²	2002 ³
P_d	0,60	0,10	0,05	0,03	0,03	0,02
I_m	1,50	0,11	0,05	0,03	0,03	0,02
k	4,75	1,98	1,03	1,12	1,32	1,48
V_k	15,01	2,85	0,39	0,60	0,65	0,73
I_f	0,66	0,72	0,37	0,48	0,37	0,34
I_f/P_s	1,65	0,80	0,39	0,49	0,38	0,34
I_t	3,15	0,91	0,44	0,52	0,42	0,36
I_f/P_s I_t	0,52	0,88	0,89	0,94	0,92	0,94

Примечания:

¹ данные выборочного исследования (Кучер, Курбатова, 1986);

² рассчитано по данным микропереписи населения Москвы 1994 г. (русские);

³ рассчитано по данным Всероссийской переписи населения 2002 г. (русские).

в конце XIX в. больше половины детей не доживало до взрослого состояния (метафора «Город-Молох»¹ — постоянный образ европейской литературы, начиная с творчества поэта Эмиля Верхарна). В этот период городской жизни не только интенсивность, но и структура отбора была практически такая же, как в популяциях охотников и собирателей. Процесс ослабления отбора затронул лишь последние 3–4 поколения жителей развитых стран, параллельно происходило изменение соотношения двух его компонент — дифференциальной смертности и дифференциальной плодовитости.

Таким образом, современные поколения горожан существуют в условиях резкого ослабления отбора. Многократное уменьшение дорепродуктивной смертности — результат социального прогресса и успехов здравоохранения. Нивелирование межсемейных различий по числу потомков на фоне снижения рождаемости — общемировая тенденция, чему способствует распространение практики планирования семьи и успехи репродуктивной медицины по преодолению бесплодия. Все же дифференциальная плодовитость в современной структуре отбора играет гораздо большую роль, чем дифференциальная смертность; по-прежнему сохраняется поле действия отбора на пренатальных стадиях развития.

Важным предсказуемым последствием снижения интенсивности отбора является рост генетического груза популяции. В монографиях по популяционной генетике человека можно найти ряд примеров, подтверждающих эти ожидания (увеличение доли индивидуумов с аномалиями зрительного и слухового анализаторов, дефектами иммунной системы, психическими и сердечно-сосудистыми заболеваниями). Современная медицина позволяет «откорректировать» фенотипические

¹ Молох — языческое божество, требующее человеческих жертв, особенно детей.

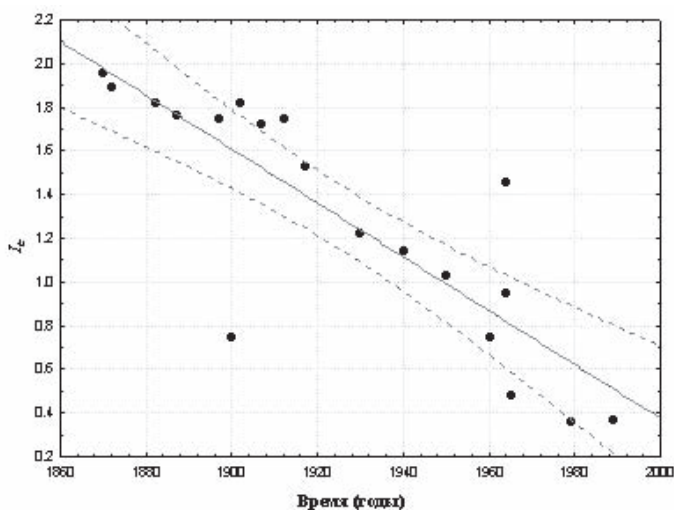


Рис. 1. Временная динамика индекса тотального отбора (I_t) в странах.
($r = -0.84$; $P = 0.000$)

проявления многих наследственных патологий (фенилкетонурия, гемофилия, пилоростеноз, диабет, врожденные пороки сердца), создать адаптивную среду для генотипов, которые в более жестких условиях были бы элиминированы естественным отбором, и тем самым повышает их приспособленность и способствует передаче генов наследственных заболеваний следующим поколениям. Этот феномен получил название «дисгенный эффект медицины» (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976; Фогель, Мотульский, 1990). Расчеты показывают, что этот эффект будет наиболее выражен для заболеваний с доминантным типом наследования.

Противоположная динамика ожидается для генов наследственных заболеваний, вовлеченных в системы сбалансированного полиморфизма, например так называемые «малярийно-зависимые полиморфизмы» (серповидно-клеточная анемия, бета-талассемия и др.). Искоренение малярии приведет к уменьшению распространенности этих гемоглобинопатий, поскольку исчезает фактор преимущества гетерозигот.

Следствием ослабления стабилизирующего отбора по количественным признакам может стать увеличение их генотипической дисперсии; этот вопрос изучался на примере изменчивости ряда антропометрических признаков (Ulizzi, Terrenato, 1987; Курбатова и др., 1991; Курбатова, 2003).

В то же время имеются веские основания ожидать возникновения новых векторов отбора в связи с созданием в больших городах искусственной среды обитания и появлением новых эколого-генетических факторов (загрязнение окружающей среды ксенобиотиками, шум, вибрация, радиация, электромагнитные поля, гиподинамия, нетрадиционная пища, переедание, информационное изобилие, психоэмоциональный стресс, алкоголь, наркотики, новые вирусные инфекции). Обозначился особый класс патологий, связанных с полиморфизмом генов, ответственных за детоксикацию (Баранов и др., 2000). Таким образом, генотипы, селективно-нейтральные в условиях нативной среды, могут стать селективно-значимыми в трансформированной городской среде.

В условиях релаксации естественного отбора особенно актуальным становится развитие и широкое внедрение методов медико-генетического консультирования, в частности пренатальной диагностики наследственных дефектов, что позволит снизить риск рождения больных детей и тем самым предотвратить увеличение генетического груза популяции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Генофонды и генетическое разнообразие»).

Литература

- Баранов В. С., Баранова Е. В., Иващенко Т. Э., Асеев М. В. Геном человека и гены «предрасположенности»: (Введение в предиктивную медицину). СПб.: Интермедика, 2000. 272 с.
- Курбатова О. Л. Концепция адаптивной нормы и ее значение для антропогенетики // Горизонты антропологии: труды Межунар. науч. конф. памяти акад. В. П. Алексеева. М.: Наука, 2003. С. 464–474.
- Курбатова О. Л., Ботвиньев О. К., Алтухов Ю. П. Адаптивная норма и стабилизирующий отбор по антропометрическим признакам при рождении // Генетика. 1991. Т. 27. № 7. С. 1229–1240.
- Курбатова О. Л., Победоносцева Е. Ю. Урбанизированные популяции // Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / под ред. Ю. П. Алтухова. М.: Наука, 2004. С. 433–516.
- Курбатова О. Л., Победоносцева Е. Ю., Привалова В. А. Демографическая генетика мегапопуляций: изменчивость параметров отбора // Человек в природной и культурной среде: труды Третьих антропологических чтений к 75-летию со дня рождения академика В. П. Алексеева. М.: Наука, 2007. С. 277–288.
- Кучер А. Н., Курбатова О. Л. Популяционно-генетическое исследование дифференциальной плодовитости в городском населении // Генетика. 1986. Т. 22. № 2. С. 304–311.
- Тимаков В. В., Курбатова О. Л. Значения индексов потенциального отбора для населения СССР // Генетика. 1991. Т. 27. № 5. С. 928–937.
- Фогель Ф., Мотульский А. Генетика человека. Т. 3. М.: Мир, 1990. 366 с.
- Bodmer W. F., Cavalli-Sforza L. L. Genetics, evolution and man. San Francisco: Freeman, 1976. 782 p.
- Crawford M. H., Goldstein E. Demography and evolution of an urban ethnic community: Polish Hill, Pittsburgh // American Journal of Physical Anthropology. 1975. Vol. 43. № 1. P. 133–140.
- Crow J. F. Some possibilities for measuring selection intensities in man // Human Biology. 1958. Vol. 30. P. 1–13.
- Kurbatova O. L., Pobedonostseva E. Yu., Privalova V. A. Strategies of Adaptation: Interpopulation Selection Differentials // Journal of Physiological Anthropology and Applied Human Science. 2005. Vol. 24. P. 363–365.
- Spuhler J. H. The maximum opportunity for natural selection in some human populations // Demographic Anthropology / ed. by E. Zubrow. Albuquerque: Univ. of New Mexico Press, 1976. P. 185–226.
- Terrenato L., Ulizzi L., San Martin A. The effects of demographic transition on the opportunity for selection: changes during last century in Italy // Annals of Human Genetics. 1979. № 42. P. 91–399.
- Ulizzi L., Terrenato L. Natural selection associated with birth weight. The secular relaxation of the stabilizing component // Annals of Human Genetics. 1987. Vol. 51. P. 205–210.

The Problem of Selection Relaxation in Human Populations

O. L. Kurbatova

N. I. Vavilov Institute of General Genetics, RAS
Moscow, Russia: okurbat@list.ru

Spatial and temporal variation of selection intensities has been analyzed using published data on Crow's indices in 278 human populations, representing various anthropological types, religions, cultures and a wide spectrum of environmental conditions. Statistical analysis has revealed that urban populations of the industrially developed countries show dramatic selection relaxation; both components of selection — differential mortality and differential fertility decline with time. The first component becomes negligible due to a sharp decrease in childhood mortality; fertility and its variance are reducing due to cultural factors (family planning). Predictable genetic consequences of selection relaxation are discussed.

Keywords: selection, Crow's index, urban populations, mortality, fertility, genetic load.

ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

ЭВОЛЮЦИЯ КОНЦЕПЦИИ ВИДА ОТ ДАРВИНА ДО НАШИХ ДНЕЙ: ПРОГРЕСС ИЛИ БЛУЖДЕНИЕ?

М. В. Мина

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова, РАН
Москва, Россия: mina@bk.ru

Дарвин считал термин «вид» «совершенно произвольным», придуманным ради удобства. Основную слабость дарвинской концепции видят в том, что виды в таком понимании «не реальны». Много лет идет поиск «реального» вида. Существуют не менее двадцати концепций вида, но ни одна из них не позволяет увязать дискретность видов на временном срезе с постепенностью эволюционного изменения. Издавна существовало стремление использовать термин «вид» не произвольно, а в соответствии с неким соглашением, определяющим, по каким признакам и какими методами следует выделять виды.

Изучение конкретных ситуаций показывает, что число случаев, когда свойства и отношения популяций и совокупностей популяций нельзя описать на основе разделения на виды и «не виды» весьма велико. Дарвинская концепция вида, преобразованная в концепцию вида «по соглашению», операциональна и не заставляет втискивать результаты исследования конкретной ситуации в прокрустово ложе а priori заданной схемы.

Ключевые слова: реальные виды, виды по соглашению, популяции, репродуктивная изоляция, интрогрессия генов, гибриды.

Известно, что Чарльз Дарвин считал термин «вид» «совершенно произвольным (arbitrarily given), придуманным ради удобства для обозначения группы особей, близко между собой схожих, и существенно не отличающимся от термина „разновидность“» (Дарвин, 1952, с. 121). Эта концепция не Дарвином придумана, но он наиболее известный ее открытый приверженец, поэтому позволительно назвать ее «дарвинской».

Чем плоха «дарвинская» концепция вида?

Очень многим дарвинистам позиция основоположника не нравилась. В частности, Э. Майр (1968) утверждал, что «Дарвин не смог решить проблему, сформулированную в заглавии его книги», и видел основную причину неудачи «в непонимании Дарвином природы вида» (с. 26). Действительно, Дарвин не объяснил, как возникают биологические виды в понимании Майра, но он предложил вполне разумное объяснение возникновению того разнообразия (прежде всего — морфологического), которое описывается с использованием принятой им концепции вида. Эта концепция соответствовала тем задачам, которые он перед собой ставил, и не помешала ему создать теорию эволюции.

Основную слабость дарвинской концепции видят в том, что виды в таком понимании «не реальны», а «эмпирические теории не могут относиться к нереальным произвольно выделенным объектам» (Cracraft, 1989, p. 30). Очевидно, речь в данном случае должна идти о реальности (или нереальности) не объектов исследования, а объектов, обладающих некими особыми качествами (назовем эти объекты «истинными видами»). Ограничивая рассмотрение организмами, размножающимися исключительно половым путем, можно утверждать, что объекты эволюционных исследований — популяции (*sensu* Dobzhansky, 1950, 1970), — безусловно, реальны. Вопрос в том, возможно ли отличить популяции или совокупности популяций, являющиеся «истинными» видами, от популяций или совокупностей популяций, таковыми не являющихся.

Характеризуя термин «вид» как произвольный, придуманный ради удобства, Дарвин подразумевал виды, описываемые систематиками, и хотя невозможно доказать, что «истинных» видов, равнозначных и универсальных, вообще не существует, утверждать, что виды, описываемые систематиками, не равнозначны и не универсальны, есть все основания. Это утверждение справедливо, независимо от того, приерженцем какой из концепций вида объявляет себя систематик.

Концепции вида и действия таксономистов

Долгое время в эволюционной биологии превалировала биологическая концепция вида, но постепенно она теряла популярность. Дарвин рассмотрел эту концепцию (вернее — один из ее вариантов) и аргументированно отверг. Он писал: «Несомненно, с одной стороны, что бесплодие различных видов при скрещивании столь различно по степени и представляет столь нечувствительные переходы, а с другой стороны, что на плодовитость чистых видов так легко оказывают влияние различные обстоятельства, что для всех практических целей весьма трудно сказать, где оканчивается полная плодовитость и начинается бесплодие» (Дарвин, 1952, с. 286). Заметим, что и сегодня авторы, например Дж. Койн и Г. Опп (Coynе, Orr, 2004), принимающие биологическую концепцию вида, допуская, что виды могут быть не строго репродуктивно изолированы друг от друга, что некоторый обмен генами между ними возможен, уходят от ответа на вопрос, какова допустимая интенсивность этого обмена.

На смену биологической концепции вида пришли другие, число которых сейчас перевалило за 20 (Harrison, 1989; Templeton, 1989; de Queiroz, 1998; Hey, 2001; Coynе, Orr, 2004). Среди них концепции эволюционного вида, филогенетического вида, «распознавательная» (*recognition*) концепция, концепция, постулирующая «фенотипическую сплоченность» (*cohesion*) и т. д. Как пишет К. де Куйроз (de Queiroz, 1998), «биологи создали маленькую индустрию, занимающуюся производством новых определений термина „вид“» (p. 57). Сама многочисленность этих концепций свидетельствует об их несовершенстве.

В статьях, написанных сторонниками той или иной концепции вида за последние 20 лет, можно найти обоснованную критику конкурирующих концепций, но примечательно, что дарвинскую концепцию обсуждать не принято. То ли авторы считают неэтичным вспоминать промахи великого предшественника, то ли полагают, что ошибочность его концепции давно доказана.

Между тем результаты деятельности таксономистов сегодня и во времена Дарвина мало чем различаются, и данная им оценка термина «вид» в приложении к видам, описанным таксономистами, ничуть не устарела. По-прежнему «представляется вероятным, что все они делали одно и то же, но описывали свои действия по-разному» (Inglis, 1970, p. 241). Часто, даже декларируя приверженность определенной концепции вида, авторы ей не следуют. В частности, как писал Г. Скаддер (Skudder, 1974), «мы имеем ситуацию, когда признаем определение [вида], основанное на биологии воспроизводства и изоляции генофондов, а затем идем дальше и для всех практических целей исподтишка (on the sly) используем другое определение» (p. 1124). Какое именно? Многие таксономисты, в частности таксономисты-ихтиологи, описывали и описывают виды, вообще не затрудняя себя аргументацией своих решений. Весьма примечательно заявление одного из наиболее активных современных видоописателей М. Коттела. В своей книге «Рыбы Монголии» (Kottelat, 2006) он пишет, что при описании видов руководствуется инстинктом и «educated guess» (я бы перевел: «экспертным суждением») (p. 5). Так же действуют и многие его коллеги, с той разницей, что они не столь откровенны. По сути, известная формула «вид — это то, что компетентный систематик считает видом»¹ редуцируется до «вид — это то, что я считаю видом».

Некоторые систематики (Семенов Тян-Шанский, 1910; Берг, 1948 и др.) старались упорядочить видоописание, по сути дела предлагая использовать термин «вид» в соответствии с неким соглашением, что можно рассматривать как развитие дарвинского подхода. «По соглашению» определяются многие термины, используемые в естественных науках. В астрономии по соглашению определяют параметры объекта, обозначаемого термином «планета», в лимнологии — водоема, обозначаемого термином «озеро» (Мина, 2007).

Классифицируя организмы, следовало бы договориться, по каким признакам и какими методами производить классификацию, однако соглашения, в соответствии с которыми используется термин «вид», четко не оговорены. Во второй половине XIX в. и первой XX в. эти соглашения формировались стихийно. Примером может служить «правило хиатуса», для разделения видов, причем хиатуса, обнаруживаемого при анализе «признак за признаком». В настоящее время, когда в систематике все шире используются генетические признаки и методы многомерного статистического анализа, стремление к выделению «диагностируемых групп» организмов неизбежно ведет к асимптотическому возрастанию числа номинальных видов («дроблению»). Асимптота определяется числом группировок, диагностируемых по тем признакам и теми методами, которые может использовать систематик. В принципе, в качестве «минимальных диагностируемых единиц» могут выступать не только популяции, но и внутривидовые (в частности — семейные) группировки.

Возникающая на наших глазах дробная классификация все меньше устраивает «пользователей» (экологов, морфологов и т. д.) (Мина и др., 2006). В дальнейшем видятся два возможных варианта развития событий: либо пользователи перестанут

¹ М. Коттела (Kottelat, 1997) приводит подлинную формулировку этого высказывания, принадлежащего Ригэну (Regan): «вид есть сообщество <...> чьи отличительные морфологические признаки, по мнению компетентного систематика, достаточно определены, чтобы присвоить ему <...> видовое название» (p. 15).

обращать внимание на упражнения таксономистов, предпочитая более удобные старые классификации (что отчасти наблюдается уже сейчас), либо многочисленные номинальные виды придется объединять, и на смену дроблению придет объединение, как это случалось и ранее (Simpson, 1945). В последнем случае опять-таки возникнет необходимость в договоренности относительно правил объединения. Классификация будет стабильной и полезной для широкого круга исследователей, только если такая договоренность будет достигнута, и виды, созданные объединителями, будут выделены по соглашению. Впрочем, пока новые виды описывают, руководствуясь инстинктом, и такие описания не встречают преград на пути к опубликованию, это вряд ли случится.

В поисках «реального» вида

Трудности применения концепций, постулирующих реальность вида как совокупности особей, обладающей особыми свойствами и находящейся в особых отношениях с другими подобными ей совокупностями, многочисленны и разнообразны, главной же и общей для всех этих концепций представляется следующая. Все они рисуют ситуацию, когда в идеале каждая особь либо принадлежит к определенному виду, либо является межвидовым гибридом. Из этого следует, что виды возникают мгновенно посредством скачка (сальтации). Коль скоро признается постепенность (градуальность) видообразования, приходится допускать, что существуют виды «в процессе возникновения» (*in statu nascendi*), не обладающие в полной мере свойствами «хороших» видов. При этом снова возникает вопрос: как объективно, то есть не по соглашению, определить грань, отделяющую «хорошие» виды от «нехороших». Ответа на этот вопрос как не было, так и нет. Он либо не обсуждается, либо признается несущественным вследствие редкости случаев, в которых он возникает. Однако такие случаи отнюдь не столь уж редки, просто многие остаются незамеченными, поскольку не были достаточно изучены.

Примером может служить ситуация с крупными африканскими усачами комплекса *Barbus intermedius*, обитающими в оз. Тана (Эфиопия). В этом озере крупные усачи представлены формами, которые различаются по внешним признакам и по экологии не меньше, чем представители разных родов карповых рыб из водоемов Голарктики (Nagelkerke et al., 1994). Некоторые из этих форм были описаны как виды (Rüppell, 1836; Bini, 1940), затем К. Банистер (Banister, 1973) объединил их в составе полиморфного вида *Barbus intermedius Rüppell*, но относительно недавно Л. Нагелькерке и Ф. Сиббинг (Nagelkerke, Sibbing, 1997, 2000) пришли к выводу, что 15 форм (морфотипов) репродуктивно изолированы друг от друга, и следовательно, являются видами. Однако имеются данные, судя по которым все не так просто.

Было показано, что особи трех разных морфотипов, описанных как виды, на нерестилищах в притоке оз. Тана образуют общие нерестовые группы, так что избежать скрещивания самцов одного морфотипа с самками другого невозможно (Держинский и др. 2007). Плюс к тому, в эксперименте не было выявлено различий по проценту оплодотворения икры и выживания молоди между гомономными и гетерономными скрещиваниями, то есть посткопуляционная изоляция между морфотипами отсутствует. Результаты анализа мтДНК также не дают оснований считать, что морфотипы репродуктивно изолированы друг от друга (de Graaf et al., 2010).

Имеющиеся данные не позволяют делать заключения о взаимоотношениях всех морфотипов усачей оз. Тана, описанных как виды, но свидетельствуют о том, что по крайней мере некоторые из них не представляют изолированные генофонды. Этот комплекс морфотипов не есть совокупность безмерных видов *sensu* Майр, он организован гораздо сложнее. Вполне возможно, что одни из форм комплекса соотносятся как безмерные виды, но другие, если и изолированы друг от друга, то не полно. Есть основания полагать, что степень репродуктивной изоляции между ними зависит от численности особей. Усачи, нерестящиеся в притоках озера, нагуливаются в озере, где образуют скопления, состоящие из особей одного и того же морфотипа. Эти скопления, образуя стаи, перемещаются к местам размножения, не смешиваясь с другими стаями, включающими особей других морфотипов. Рыбы не выбирают брачных партнеров «своего» морфотипа, о чем свидетельствуют результаты экспериментальных исследований (Зворыкин и др., 2006) и нерестовые группы образуют особи, присутствующие на месте нереста. Когда численность особей какого-то морфотипа велика, то велика и численность пришедшей на нерест стаи, следовательно, и в нерестовую группу входят преимущественно рыбы из этой стаи, принадлежащие к одному и тому же морфотипу. Так создается ассортативность скрещивания, и тем самым поддерживается репродуктивная изоляция морфотипов. Когда численность особей того или иного морфотипа уменьшается, уменьшается и число рыб в стае, и возрастает вероятность того, что на местах нереста рядом с ними окажутся рыбы не «своего», а иного морфотипа, и репродуктивная изоляция ослабевает или исчезает. Таким образом, при высокой численности морфотипы ведут себя как виды, а при низкой — как члены единой популяции. Соответственно, изменяются и фенетические отношения: при высокой численности морфотипы четко различаются по морфологическим признакам, а при низкой различия сглаживаются. Судя по результатам наблюдений, именно это происходит на протяжении последних двадцати лет в оз. Тана, хотя количественно оценить происходящие изменения трудно.

Даже тогда, когда мы имеем дело с популяциями рыб, принадлежность которых к разным видам ни у кого не вызывает сомнений, отношения этих популяций друг с другом при ближайшем рассмотрении часто оказываются более сложными, чем можно было ожидать, считая виды «защищенными генофондами», между которыми невозможен обмен генами.

Нет сомнений, что в некоторых случаях, в полном соответствии с биологической концепцией, такие виды, действительно, не скрещиваются или скрещиваются, но оплодотворения яйцеклеток не происходит. Например, в оз. Тана упомянутые выше усачи иногда скрещиваются с другим, филетически близким, видом — храмулей *Varicorhinus beso*, но процент оплодотворения икры храмули спермой усачей крайне низок, и в природе гибриды встречаются очень редко (Держинский и др., 2007).

В то же время в ихтиологической литературе накапливаются данные, свидетельствующие об имевшей место интрогрессии генов одного вида в генофонд другого. Так, было обнаружено, что в некоторых популяциях гольцов *Salvelinus fontinalis* и *S. namaycush* фиксирован митохондриальный геном вида *S. alpinus* (Bernatchez et al., 1995; Wilson, Bernatchez, 1998).

Чрезвычайно интересная ситуация описана В. Н. Яковлевым и др. (2000), изучавшими взаимоотношения плотвы (*Rutilus rutilus*) и леща (*Abramis brama*) из Рыбинского водохранилища. Давно известно, что эти виды в естественных условиях

время от времени скрещиваются. Гибриды F_1 , как и следует ожидать, промежуточны по морфологическим признакам. Далее же, как показали в своих экспериментах Яковлев с соавторами, происходит следующее: самцы F_1 продуцируют наряду с гаплоидными диплоидные сперматозоиды, и при возвратном скрещивании такого самца с самкой одного из родительских видов получаются особи, имеющие генотип и фенотип гибридов F_1 , особи с «восстановленным» генотипом и фенотипом того вида, с которым скрещивался гибрид F_1 и триплоидные особи, фенотипически промежуточные между этим видом и гибридами F_1 . Авторы приходят к выводу, что наблюдаемая картина возникает вследствие комбинирования гаплоидных геномов родительских видов. По существу, гаплоидный геном выступает как группа сцепления.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что свойства популяций и популяционных систем, равно как характер их взаимоотношений (точнее — взаимоотношений филетических линий, представленных данными популяциями в момент исследования), нельзя уложить в простую универсальную схему, основанную на разделении «видов» и «не видов». Стоит подчеркнуть, что четко разграничить межвидовые и внутривидовые различия не удастся не только при рассмотрении популяций на временном срезе, но при попытке рассматривать виды как «отрезки эволюционных линий популяционного уровня», что предлагает, в частности, К. де Куйроз (Queiroz, 1998, p. 63), поскольку такие отрезки могут быть в разной мере изолированы друг от друга на рассматриваемом временном интервале.

Заключение

Дарвинская концепция вида, преобразованная в концепцию «вида по соглашению», представляется более операциональной, чем любая из концепций, постулирующих существование видов как реальных единиц эволюции и/или «биологического разнообразия».

Изучение конкретных ситуаций показывает, что число случаев, когда фенетические, генетические и филогенетические отношения популяций нельзя описать, выделяя дискретные единицы (виды) весьма велико. Главное достоинство дарвинской концепции состоит в том, что она не заставляет втискивать получаемые результаты исследования межпопуляционных отношений в прокрустово ложе а priori заданной схемы.

В поисках «реального» вида исследователи внесли большой вклад в познание взаимоотношений организмов и популяций, но «проблема вида», как они ее понимали (то есть нахождение некой универсальной «единицы разнообразия» или «эволюционной единицы»), так и осталась нерешенной, вероятная причина чему — отсутствие в природе искомого объекта.

Литература

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М. : Гос. изд-во сельскохозяйств. лит-ры, 1952. 483 с.
- Держинский К. Ф., Шкиль Ф. Н., Белай Абдисса, Вонди Зелалем, Мина М. В. Нерест «крупных усачей» (*Barbus intermedius complex*) в реке Дукалит бассейна озера Тана (Эфиопия)

- и репродуктивные отношения между некоторыми формами, описанными как виды // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. С. 676–683.
- Зворыкин Д. Д., Будаев С. В., Дарков А. А., Дзержинский К. Ф., Лёвин Б. А., Мина М. В. К оценке роли хеморецепции при выборе брачного партнера у усачей комплекса *Barbus intermedius* из озера Тана (Эфиопия) // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. С. 694–701.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.
- Мина М. В. Виды — идеальные, реальные и выделяемые по соглашению // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2007. Т. 48. С. 305–317.
- Мина М. В., Решетников Ю. С., Дгебуадзе Ю. Ю. Таксономические новшества и проблемы пользователей // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. С. 553–557.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений // Записки Императорской Академии наук. 1910. Т. 25. С. 1–29.
- Яковлев В. Н., Слынько Ю. В., Гречанов И. Г., Крысанов Е. Ю. Проблема отдаленной гибридизации у рыб // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. С. 312–326.
- Banister K. E. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of east and central Africa. Part II // Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology). 1973. Vol. 26. P. 1–148.
- Bernatchez L., Glémét H., Wilson C. C., Danzmann R. G. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1995. Vol. 52. P. 179–185.
- Bini G. I. Pesci del Lago Tana // Missione di Studio al Lago Tana. 1940. Vol 3 (part 2) P. 137–179.
- Coyne J. A., Orr H. A. Speciation. Sunderland (Mass.) : Sinauer Associates Publishers, 2004. 545 p.
- Cracraft J. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // Speciation and its consequences / eds. D. Otte, J. A. Endler. Sunderland : Sinauer Associates, 1989. P. 28–59.
- Dobzhansky Th. Mendelian populations and their evolution // American Naturalist. 1950. Vol. 84. P. 401–418.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Graaf M. de, Megens H.-J., Samallo J., Sibbing F. Preliminary insight into the age and origin of the *Labeobarbus* fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome b gene // Molecular Phylogenetic and Evolution. 2010. Vol. 54. P. 336–343.
- Harrison R. G. Linking evolutionary pattern and process: the relevance of species concepts for the study of speciation // Endless forms. Species and speciation / eds. D. J. Howard & S. H. Berlocher. N. Y. ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1998. P. 19–31.
- Hey J. The mind of the species problem // Trends in ecology and evolution. 2001. Vol. 16. P. 326–329.
- Inglis W. G. The purpose and judgments of biological classifications // Systematic Zoology. 1970. Vol. 19. P. 240–250.
- Kottelat M. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation // Biologia. 1997. Vol. 52 (Suppl. 5). P. 1–271.
- Kottelat M. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington DC: The World Bank, 2006. 103 p.
- Mina M. V., Mironovsky A. N., Dgebuadze Yu. Yu. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // Journal of Fish Biology. 1996. Vol. 48. P. 383–404.
- Nagelkerke L. A. J., Sibbing F. A. A revision of the large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana, Ethiopia, with a description of seven new species // L. A. J. Nagelkerke. The barbs of Lake Tana, Ethiopia: morphological diversity and its implications for taxonomy, trophic resource partitioning and fisheries : Ph. D. Thesis. Wageningen Agricultural Univ., The Netherlands. 1997. P. 105–170.
- Nagelkerke L. A. J., Sibbing F. A. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // Netherlands Journal of Zoology. 2000. Vol. 50. 179–214.

- Nagelkerke L. A. J., Sibbing F. A., Boogaart J. G. M. van den, Lammens E. H. R. R., Osse J. W. M. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environmental Biology of Fishes. 1994. Vol. 39. P. 1–22.
- Queiroz K. de. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations // Endless forms. Species and speciation / eds. D. J. Howard, S. H. Berlocher. N. Y. ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1998. P. 57–75.
- Rüppell E. Neuer Nachtrag von Beschreibungen und Abbildungen neuer Fische im Nil entdeckt // Museum Senckenbergianum, Abhandlungen aus dem Gebiete der beschreibenden Naturgeschichte. 1836. Bd. 2 (1). S. 1–28.
- Scudder G. G. Species concepts and speciation // Canadian Journal of Zoology. 1974. Vol. 52. P. 1121–1134.
- Simpson G. G. The principles of classification and a classification of mammals // Bulletin of American Museum of Natural History. 1945. Vol. 85. P. 1–350.
- Templeton A. R. The meaning of species and speciation // Speciation and its consequences / eds. D. Otte, J. A. Endler. Sunderland : Sinauer Associates, 1989. P. 3–27.
- Wilson C. C., Bernatchez L. The ghost of hybrids past: fixation of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*) // Molecular Ecology. 1998. Vol. 7. P. 127–132.

Evolution of Species Concept from Darwin to Our Days: Progress or Wandering?

M. V. Mina

N. K. Koltsov Institute of Developmental Biology, RAS
Moscow, Russia

Darwin looked at the term species “as one arbitrary given, for the sake of convenience”. It is often claimed that species so defined are not real, and this is the main weak point of the Darwin’s concept. For many a year, the search for “real species” is going. There are no less than twenty species concepts in existence, but none of them can reconcile discreteness of species at a time cross-section and gradualness of evolutionary transformation. There has long been tendency to use the term species not arbitrary but in accordance with a certain convention determining characters and methods to be used distinguishing species. Studies of concrete situations indicate that quite often properties and relationships of populations and sets of populations cannot be described if the objects are consider as either species or not species. Darwin’s species concept modified into concept of “conventional” species is operational and does not demand squeezing results of studies of concrete situations into Procrustean bed of an a priori prescribed scheme.

Keywords: real species, conventional species, populations, reproductive isolation, introgression, hybrids.

ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ЖИВОТНЫХ: МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА (ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАССТОЯНИЯ)

Л. Я. Боркин*, С. Н. Литвинчук**

*Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: lacerta@zin.ru;

**Институт цитологии РАН
Санкт-Петербург, Россия: slitvinchuk@yahoo.com

Анализируются возможности количественной оценки с помощью генетического расстояния (D_{Nei}) процессов дивергенции и видообразования у животных на основе собственных и литературных данных по аллозимам. Отмечается, что уже Чарлз Дарвин признавал возможность неравномерной скорости эволюции в разных группах. Показано, что чем глубже уровень дивергенции между популяциями, тем больше D . Однако установление некоего абсолютного порога вида ($D \geq 0,15$), а тем более рода ($D \geq 0,35$) не имеет под собой теоретического обоснования и весьма спорно на практике. Классы позвоночных в среднем характеризуются разным уровнем генетических различий между видами. Обсуждается влияние кладогенеза (ветвления) на скорость эволюции. Сопоставлены уровни генетических различий при аллопатрическом, криптическом и полиплоидном видообразовании, а также соотношение между генетическим расстоянием и репродуктивной изоляцией видов.

Ключевые слова: аллозимы, генетическое расстояние, видообразование, криптические и полиплоидные виды, репродуктивная изоляция.

Согласно Дарвину, образование новых видов происходит, главным образом, благодаря процессу дивергенции. Во многих местах своей книги он утверждал, что процесс эволюции происходит медленно и постепенно (градуально). Однако Дарвин (1991) не только признавал возможность неравномерных темпов видообразования, но и отмечал многообразие причин, могущих влиять на это.

В первой трети XX в. синтетическая теория эволюции соединила достижения дарвинизма и генетики, сделав упор на изучение изменчивости и провозгласив переход к популяционной биологии. Она показала, что существуют разные формы (модусы) видообразования, а скорость эволюционных преобразований может заметно различаться на разных стадиях формирования видов и в ходе филогенетического развития той или иной группы животных. Тем не менее синтетическая теория эволюции не смогла адекватно решить вопрос о количественной оценке уровня дивергенции между видами. Действительно, методы классической генетики, основанные на скрещиваниях особей, не позволяли сравнивать отдаленные виды. Поэтому изучение генетики надвидовой эволюции было возможно лишь путем экстраполяции (Майр, 1968).

Анализ изменений отдельных морфологических признаков (в дарвинах) на самом деле был лишен больших перспектив, так как мог использоваться лишь в узких, филогенетически хорошо разработанных группах и отражал скорее «эволюцию» самих этих признаков, нежели видов. Для объективной оценки эволюции видов требовалось разработать такой набор индикаторов, который в *одинаковой* степени мог бы применяться к самым *разным* группам, от простейших до млекопитающих, давать сравнимые результаты и иметь к тому же понятную генетическую

интерпретацию. Ясно, что морфологические признаки для этого не годятся, поскольку они могут быть совершенно не похожи у различных животных (не говоря уже о растениях и микроорганизмах). Поэтому принципиально важный вопрос об *универсальной* количественной оценке дивергенции внутри и между видами стал решаться лишь во второй половине XX в. благодаря применению молекулярно-биохимических методов. Это означало переход эволюционной биологии на новый (современный) этап своего развития.

Молекулярная эволюционная генетика

В середине 1950-х гг. были разработаны новые способы разделения белков с помощью метода электрофореза в крахмальном или полиакриламидном геле. Было выяснено, что большинство ферментов представлено в организме в виде нескольких форм — «изоферментов» (Markert, Moller, 1959). Для обозначения генетических вариантов ферментов был предложен термин «изозимы», или «аллозимы». Довольно скоро новый подход был применен к оценке генетической изменчивости в популяциях животных (Hubby, Lewontin, 1966; Lewontin, Hubby, 1966). С этих пионерских работ, вызвавших буквально шквал исследований на самых разных группах организмов по всему миру, начался новый, современный период в развитии эволюционной теории. Уже через 10 лет появился первый обзор по биохимической популяционной генетике на русском языке (Аронштам и др., 1977).

Открытие генетического кода и развитие метода электрофореза белков дали возможность количественно оценивать генетические изменения, происходящие в процессе видообразования, а также степень генетической дивергенции между разными видами и даже близкими родами. Вскоре был разработан целый ряд показателей степени сходства или различия между популяциями и видами по частотам аллелей различных белковых локусов (например, коэффициенты Кавалли-Сфорца и Эдвардса, Роджерса, Превости, Хедрика и т. д.). Однако наибольшее распространение получили формулы, которые предложил американский специалист в области математической популяционной генетики Масатоши Ней (Nei, 1972, 1978). Популярность метода Ней, который его коллегами считается самым лучшим, объясняется простотой формулировки, легкостью применения и ясностью биологического смысла (Кимура, 1985, с. 281). Этот метод позволяет анализировать эволюционные изменения за большой промежуток времени, когда важное значение имеет кумулятивный эффект мутаций.

Для оценки степени генетической дифференциации между популяциями (видами) М. Ней предложил два показателя. *Генетическое сходство* (genetic identity, I) отражает долю структурных генов, идентичных в сравниваемых популяциях, и варьирует от 0, когда у обеих популяций нет общих аллелей, до 1, когда частоты всех аллелей у них одинаковы. Практическую методику подсчета с объяснениями можно найти в руководствах по эволюционной генетике (например, Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1988). *Генетическое расстояние* (genetic distance, D) вычисляется через натуральный логарифм генетического сходства и может принимать значения от 0, когда нет никаких аллельных замещений, до бесконечности. Это связано с тем, что в процессе эволюции, протекающей в течение длительного времени, аллели в каждом локусе могут неоднократно полностью замещаться.

Генетическая оценка процесса дивергенции

Уже через три года после появления показателей генетического сходства (и различия) появилась большая работа (Ayala, 1975), количественно оценивающая процесс географического видообразования в группе *Drosophila willistoni*. Генетическое расстояние (D) между локальными популяциями в среднем составляло $0,031 \pm 0,007$, между подвидами — $0,230 \pm 0,016$, между видами в стадии становления — $0,226 \pm 0,033$, между видами-двойниками — $0,581 \pm 0,039$ и между морфологически различимыми видами — $1,056 \pm 0,068$ (Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1988). Примерно такая же тенденция увеличения генетических различий по мере усиления дивергенции была обнаружена и в других довольно разных группах животных от рыб до млекопитающих (см. также: Воронцов, 1999, табл. 5). На основании литературных данных Ней (см.: Кимура, 1985) определил стандартные значения на разных уровнях дивергенции: $D = 0,00-0,05$ между географическими популяциями («расами»), $0,02-0,20$ — между подвидами, $0,1-2,0$ между видами и превышает 1 между родами.

Проведенное нами (Халтурин и др., 2003) сопоставление разных уровней генетической дифференциации у амфибий из 11 семейств в целом также подтвердило положительную корреляцию между генетическим расстоянием и уровнем дивергенции, хотя имеет место и сильное перекрывание значений. Суммарно оказалось, что между популяциями $D = 0,00-0,63$, между подвидами — $0,04-0,67$, а между видами одного рода $0,11-4,50$; еще сильнее различаются виды, относящиеся к разным видовым группам или родам. Однако перекрывание значений между разными уровнями дивергенции заметно уменьшается, если анализировать сопоставимые данные не суммарно, а только в пределах близкородственных групп (эволюционных линий). В качестве примера можно привести обычных бурых лягушек (*Rana temporaria* group), широко распространенных от Англии до Японии (рис. 1). Анализ другого массива данных по амфибиям (4853 попарных сравнений), включающего широко распространенные роды *Pelobates*, *Bufo*, *Hyla* и *Rana* (62 %), также довольно ясно продемонстрировал, что чем выше уровень дивергенции между популяциями, тем в среднем больше генетическое расстояние между ними. Любопытно, что среднее

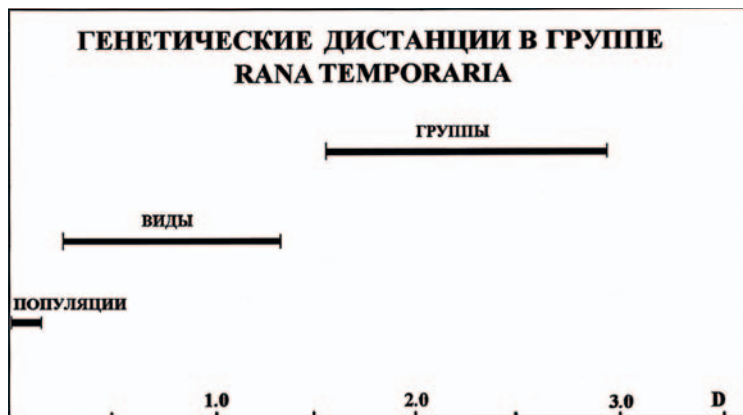


Рис. 1. Генетическая дифференциация между популяциями и видами бурых лягушек и других видовых групп (по данным из: Nishioka et al., 1992)

значение D примерно утраивается при переходе от одного уровня к другому: между локальными популяциями внутри подвидов $D = 0,045$, между подвидами $D = 0,162$, тогда как между видами $D = 0,494$ (Боркин, Литвинчук, 2008).

Таким образом, многочисленные данные по молекулярной генетике видообразования в целом подтвердили концепцию Дарвина: виды формируются постепенно путем дивергенции, в ходе которой накапливаются генетические различия.

Существует ли минимальная граница вида?

Широкое использование электрофореза белков в целях эволюционной генетики и систематики быстро привело к накоплению все нарастающего, огромного массива данных. Неизбежно возник вопрос, порожденный концепцией градуального видообразования Чарлза Дарвина (его не было в линнеевской концепции стабильных и четко очерченных видов): можно ли определить *минимальную* границу вида по молекулярным данным? Иначе говоря, можно ли предложить критерий («шаблон»), на практике отличающий подвид от вида? Действительно, анализ более чем 8000 генетических расстояний в разных группах растений и животных показал, что в 98 % случаев внутривидовые значения D меньше 0,10, а межвидовые — больше 0,15 (Thorpe, 1982). Сопоставив данные по североамериканским безлегочным саламандрам, Р. Хайтон (Highton, 1990) также пришел к выводу о том, что популяции, генетические различия между которыми достигают 15 % и более (т. е. $D \geq 0,15$), следует относить к разным видам.

Тем не менее *минимальное* генетическое расстояние между видами амфибий заметно различается в разных группах, варьируя от 0,02 до 0,65. Таким образом, минимальные межвидовые значения D среди амфибий в разных родах могут различаться в 30 раз (Халтурин и др., 2003; Боркин, Литвинчук, 2008; Литвинчук и Боркин, 2009). Заметные, хотя и не так сильно выраженные различия в минимальных межвидовых значениях выявлены и для амфибий Палеарктики (рис. 2). Генетическое расстояние между видами дрозофил варьирует от 0,024 до 1,950, в том числе в группе *Drosophila obscura* (Coyne, Orr, 1997, Table 1). Как видим, и здесь минимальное межвидовое значение может не превышать различий между популяциями внутри вида.

Соблазн установления критического порога в 15 % генетических различий (Avice, 1975), по достижению которого сравниваемые популяции якобы следует относить к разным видам, вызвал серьезную критику. Справедливо утверждалось (например, Frost, Hillis, 1990; Veith, 1996), что использование условных критериев сходства для определения границ вида не имеет никаких теоретических предпосылок в современной эволюционной теории и бесперспективно на практике. Действительно, *формальный* подход к оценке таксономического статуса, основанный на абсолютизации минимального значения межвидовых генетических дистанций, можно рассматривать как современное проявление типологической концепции вида, давно отвергнутой в эволюционной систематике (Майр, 1968; Боркин, 1984). Однако пренебрегать генетическими данными, на наш взгляд, также не стоит, поскольку они могут стимулировать более детальный анализ проблемы вида при изучении той или иной группы животных.

Таким образом, в очередной раз «шаблон» для вида был отвергнут. В этом смысле весьма современными, несмотря на их почтенный возраст, выглядят следующие два высказывания Ч. Дарвина: «Не подлежит сомнению, что до настоящего времени

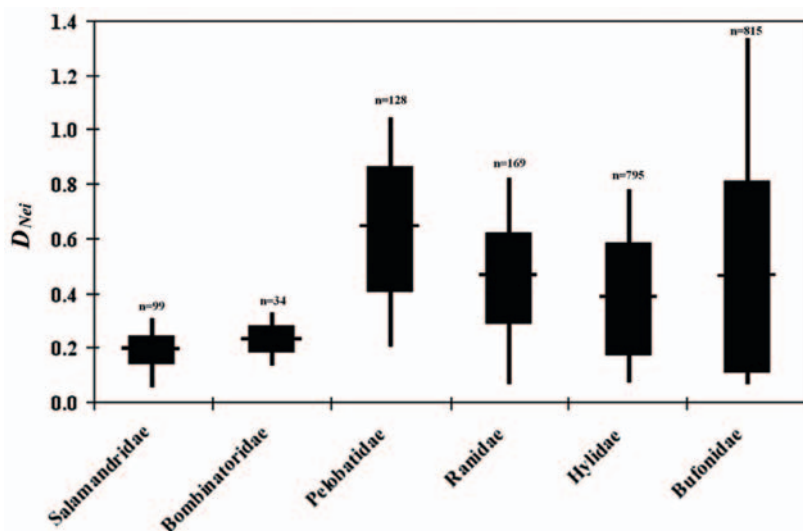


Рис. 2. Генетические расстояния (D) между видами одного рода в разных семействах амфибий Палеарктики, n — число попарно сравниваемых популяций

не удалось провести ясной линии демаркации между видами и подвидами <...>. Эти различия нечувствительно сливаются в один непрерывный ряд <...>» (1991, с. 59). «Чрезвычайно важно помнить, что натуралисты не имеют золотого правила, при помощи которого можно было бы различать виды и разновидности <...>» (там же, с. 278).

Помимо вида, некий «молекулярный» критерий был предложен и для родов. При анализе большого массива данных было замечено, что значения генетического сходства (I) между видами одного рода (congeneric) примерно в 85 % случаев больше 0,35, тогда как между родами — в 77 % случаев меньше (Thorpe, 1982; Thorpe, Solé-Cava, 1994). Таким образом, $I = 0,35$ можно было бы считать пограничным критерием для установления родового статуса. Это примерно соответствует генетическому расстоянию, равному $D = 1,05$. Однако следует заметить, что само понятие рода, как в теории, так и особенно на практике, несравнимо более условно, чем понятие вида. Поэтому в условности любого абсолютного критерия родового ранга можно не сомневаться.

Существуют ли различия в уровне дивергенции между видами в разных группах животных?

Уже в 1975 г. Франциско Айала (1984; Айала, Кайгер, 1985) привел генетические данные для разных групп животных. Оказалось, что в среднем генетическое расстояние между видами и близкородственными родами у млекопитающих $D = 0,559$, у саламандр — 0,742, у рыб — 0,760, у рептилий — 0,988, у беспозвоночных — 0,878, а у дрозофил — 1,066, различаясь, таким образом, почти в два раза. Растения оказались в этом отношении между рыбами и беспозвоночными (кроме дрозофилы): $D = 0,808$. Однако значительно больший по объему материал по позвоночным (Avice, Aquadro,

1982) дал другие результаты. В среднем наименьшие различия между видами были обнаружены у птиц ($D = 0,10$), в три раза они были больше у млекопитающих (0,30) и рыб (0,36), в пять раз у рептилий (0,51) и более чем в 10 раз у амфибий (1,12). Кстати, эти данные также подчеркивают всю беспочвенность разговоров о якобы существующем молекулярном стандарте вида. В исследовании по наземным позвоночным (Mindell et al., 1990) также было показано, что межвидовые различия минимальны у птиц ($D = 0,118$), в 3–4 раза больше у млекопитающих (0,330) и рептилий (0,438) и максимальны у амфибий (0,809). Несмотря на некоторое несоответствие в цифрах, в целом порядок различий в разных классах совпал с ранее указанным (Avice, Aquadro, 1982). Заметим, что усредненное генетическое расстояние между видами у *Drosophila* ($D = 0,87$) выше, чем у позвоночных (рис. 3).

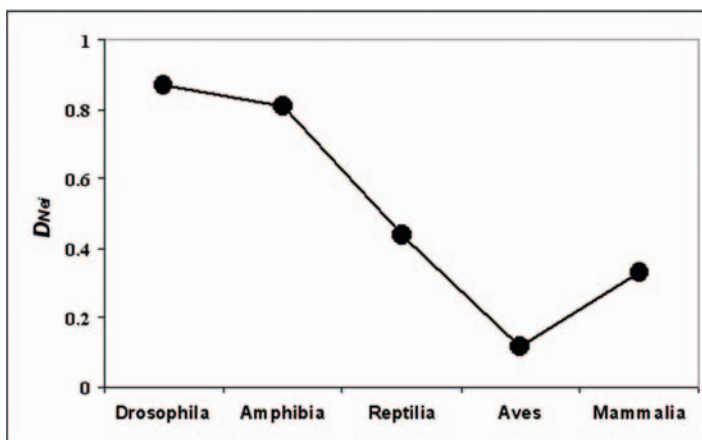


Рис. 3. Генетическое расстояние (среднее D) между видами одного рода в разных группах животных (по данным из: Mindell et al. 1990; Coyne, Orr, 1997)

Н. Н. Воронцов (1999) подчеркнул резкие различия в уровне генетической дифференциации между дрозофилами и позвоночными животными. Так, у первых генетические дистанции между разными видами ($D = 1,056$) больше, чем между родами рыб (0,528–0,761), и сопоставим с родами саламандр (1,170). Различия между видами-двойниками дрозофил ($D = 0,581$) соответствуют под родам хомячков рода *Peromyscus* и больше, чем между родами сусликов. Согласно Н. Н. Воронцову, это отражает существенные различия в темпах изменений структурных генов. По его мнению, дивергенция у дрозофил и некоторых других беспозвоночных идет преимущественно за счет накопления точковых мутаций, т. е. за счет замены структурных генов, тогда как у позвоночных эволюция идет за счет регуляторных генов. Эту идею Н. Н. Воронцов связал с принципиальными различиями в онтогенезе членистоногих (дрозофилы) и хордовых. Если первым свойственно детерминированное развитие, то для вторых характерен регуляторный тип развития. В последнем случае мутации относительно небольшого числа пусковых регуляторных генов определяют различия в функционировании многочисленных мало изменяющихся в процессе эволюции структурных генов. На наш взгляд, высказанная гипотеза явно нуждается в дополнительном обосновании с привлечением значительно большего

массива данных по разным группам беспозвоночных животных. Кроме того, в рамках этой гипотезы было бы трудно объяснить серьезные различия в генетической дифференциации видов, наблюдаемые в разных классах позвоночных. Например, почему птицы демонстрируют исключительно низкий уровень генетических дистанций между видами, сравнимый с уровнем межпопуляционных различий у амфибий, хотя оба эти класса имеют одинаковый (регуляторный) тип онтогенеза. Однако различия в усредненных межвидовых генетических дистанциях между птицами и амфибиями гораздо большие, чем между последними и дрозофилой.

Следует заметить, что увеличение массива данных может повлиять на размах или усредненное значение D в разных классах животных. Например, в литературе широко используются данные Ф. Айалы по дрозофилам, согласно которым среднее значение $D = 1,056$ (например, Воронцов, 1999). Однако оно было получено только для группы *Drosophila willistoni* (Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1988). Наш подсчет для значительно большего количества видов из 7 видовых групп рода (Coyne, Orr, 1997, Table 1) дает среднее значение $D = 0,87$. Новые данные по амфибиям (Халтурин и др., 2003; Боркин, Литвинчук, 2008; Литвинчук и Боркин, 2009) заметно расширяют размах генетических расстояний между видами, сообщенных ранее (Avice, Aquadro, 1982): $D = 0,02$ – $4,50$ против $0,1$ – $3,0$. В цитированной статье (Avice, Aquadro, 1982) рептилии были представлены всего лишь 5 родами ящериц и амфисбен (87 парных сравнений) с межвидовыми значениями $D = 0,013$ – $1,704$. Согласно новым данным по змеям (528 парных сравнений 33 видов), генетические расстояния между видами в пределах рода в среднем составили от $0,536$ (*Coronella*) до $1,311$ (*Elaphe*) при размахе $D = 0,176$ – $2,944$, что заметно увеличивает показатели для рептилий в целом (Боркин, 2003).

Таким образом, очевидно, что, с одной стороны, выводы о заметных различиях в межвидовых генетических расстояниях между разными классами позвоночных нуждаются в перепроверке на большем материале, чем это было ранее. С другой стороны, нет сомнений в том, что птицы на фоне других позвоночных, действительно, демонстрируют исключительно низкую генетическую дифференциацию на уровне видов. В пользу некоторой (цитогенетической) особенности амфибий может служить тот факт, что иммунологически на видовом уровне они различаются значительно сильнее, чем млекопитающие. Кроме того, амфибии обладают необычайно широким размахом размера генома и известной консервативностью кариотипов. Можно предполагать, что скорость видообразования у амфибий заметно ниже, чем у млекопитающих, с чем, возможно, и связаны различия в генетических расстояниях между видами.

Кладогенез и филетическая эволюция

Возникает вопрос, в какой мере *кладогенез* (процесс ветвления, или распада на виды) в процессе эволюции какой-либо филогенетической линии влияет на генетическую трансформацию? Иначе говоря, может ли число видообразований (специаций) в данной группе животных влиять на генетическое расстояние между видами? В общей форме это проблема соотношения филетической эволюции (накопления генетических различий в прямой линии «предок–потомок») и кладогенеза. В «Происхождении видов» Чарльз Дарвин допускал возможность эволюции

без видообразования, отразив такие случаи прямыми вертикальными линиями на своей схеме дивергенции видов.

К сожалению, количественно измерить непосредственно сам процесс филетической эволюции практически невозможно по двум причинам. Во-первых, для перехода одного вида в другой обычно требуется огромный период времени в сотни тысяч или миллионы лет (например, большинство современных видов амфибий Европы возникло в плиоцене). Именно поэтому мы не можем наблюдать такие случаи в природе, и это часто используют для нападок на эволюционную теорию ее противники. Во-вторых, такой процесс возможен лишь в особых, к тому же долго сохраняющихся условиях, например на небольших островах, в изолированных горах, долинах или оазисах, т. е. когда отсутствует пространственное расселение с возможной последующей географической изоляцией и дивергенцией, что, как известно, и приводит к видообразованию. Фактически в опытных условиях можно измерить генетическое расстояние лишь для начальных процессов микроэволюции, например при сопоставлении популяции быстро размножающихся животных (таких как дрозофилы) в череде многих поколений.

Более того, различают два варианта эволюции видов без распада на боковые ветви (Воронцов, 1999). Это — *анагенез*, или прогрессивное, поступательное развитие в каком-либо направлении, связанное с действием движущей или ведущей формы естественного отбора, и *стасигенез*, или процесс длительного сохранения вида или группы видов без поступательного развития и ветвления. Стасигенез характерен для реликтовых групп и возможен при действии стабилизирующего отбора. Можно предполагать, что скорость эволюции в обоих вариантах будет различаться. Однако, на наш взгляд, на практике идентифицировать указанные варианты филетической эволюции не так уж и просто. Действительно, даже в достоверных случаях существования эволюционных реликтов, т. е. нынешних единичных представителей далеких предковых групп (например, мечехвост, латимерия или гаттерия) мы не можем исключать вероятности того, что они не являются результатом кладогенеза в предыдущие эпохи.

Для оценки возможного эффекта кладогенеза было предложено (Avice, Ayala, 1976) сопоставлять уровни генетической дифференциации между видами в разных филогенетических линиях одного возраста, но отличающихся по числу видов, т. е. богатых и бедных видами. В случае филетической эволюции D должно быть функцией времени, а в случае влияния кладогенеза генетические расстояния должны быть больше в линиях, богатых видами. Сравнение родов пресноводных рыб Северной Америки из семейства Cyprinidae, различающихся по числу видов, не выявил различий в межвидовых значениях D (Avice, Ayala, 1976).

Более широкий анализ был проведен на 111 родах наземных позвоночных (в сумме 511 видов). Было обнаружено (рис. 4), что во всех классах от амфибий до млекопитающих средние межвидовые значения D статистически достоверно выше в группах (родах) с большим числом видов по сравнению с малочисленными родами, особенно среди амфибий ($D = 1,149$ против $0,730$) и рептилий ($D = 0,637$ против $0,343$). Хотя не все использованные роды животных были одного и того же эволюционного возраста, всё же, по мнению авторов (Mindell et al., 1990), полученные различия явно указывают на влияния процессов кладогенеза на генетические расстояния между видами. Любопытно, что как в случае богатых видами линий, так

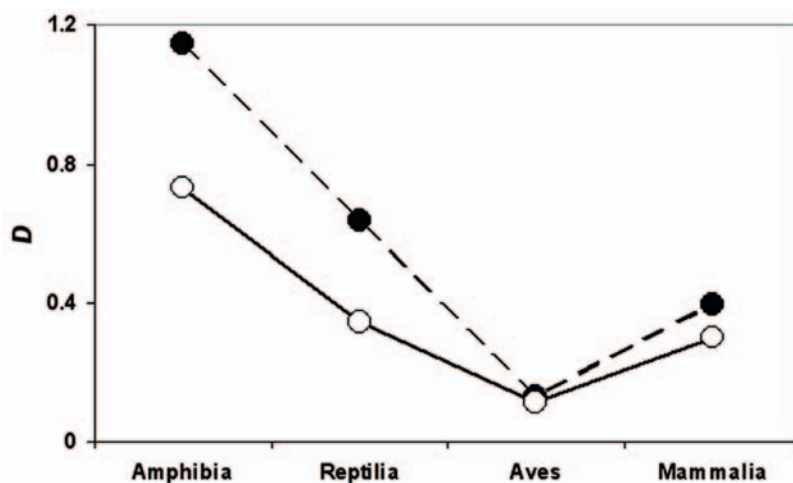


Рис. 4. Средние значения генетического расстояния (D) между видами в богатых (прерывистая линия) и бедных (сплошная линия) видах родов наземных позвоночных (по данным из: Mindell et al. 1990)

и бедных, различия между классами позвоночных в уровне усредненной межвидовой генетической дифференциации сохраняются.

При сравнительном анализе 5 родов североамериканских ящериц была обнаружена положительная корреляция между средним межвидовым генетическим расстоянием и видовым разнообразием рода. Предполагается, что доля кладогенеза в полную генетическую дивергенцию составила от 15–25 % у бедных видами родов до 80 % у богатого видами рода *Sceloporus* (Mindell et al., 1990).

Надо заметить, что указанные результаты вступают в некоторое противоречие с широко принятой концепцией молекулярных часов, согласно которой эволюция молекул имеет преимущественно нейтральный характер и является функцией времени, а скорость изменений практически постоянна (Кимура, 1985). Анализ большого массива данных по многим группам животных (более 1500 видов) выявил положительную корреляцию между гетерозиготностью и генетическим расстоянием, или в более общей форме между внутривидовой изменчивостью и скоростью эволюции (Skibinski et al., 1993). По мнению данных авторов, изменчивость белков определяется как преимущественно нейтральными мутациями (80 %), так и сильным отбором, но в меньшей степени. Компьютерные симуляции подтвердили определяющую роль мутационного давления в эволюции белков (Skibinski, Ward, 1998).

Модусы видообразования и генетические расстояния

Особый интерес представляет сравнительный анализ разных модусов видообразования. В настоящее время общепринято, что *аллопатрическое* (или географическое) видообразование наиболее широко распространено среди животных (Майр, 1968). В 1975 г. Ф. Айала, по-видимому, одним из первых применил молекулярно-генетические данные для обстоятельного анализа этого модуса видообразования, выделив в нем две стадии (Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1985). На первой из них

обмен генами между популяциями в пределах вида по каким-либо причинам прерывается. В ходе дивергенции изолированных популяций происходит их генетическая дифференциация как следствие адаптации к местным различающимся условиям, а также дрейфа генов. По мере накопления генетических различий в качестве побочного результата дивергенции возникают механизмы репродуктивной изоляции. На второй стадии ранее географически разобщенные (аллопатрические) популяции приходят в соприкосновение. В зоне их контакта естественный отбор работает на усиление репродуктивной изоляции между ними, большей частью вплоть до ее полного завершения, что означает появление новых видов и тем самым завершение видового цикла. Ареалы репродуктивно изолированных видов могут уже перекрываться в значительной мере. Если на первой стадии описанного видового цикла репродуктивная изоляция развивается в форме так называемых постзиготических механизмов, то на второй преимущественно в форме презиготических, которые, добавим, контролируются чаще всего значительно меньшим количеством генов.

В качестве примера была приведена генетическая дифференциация на разных стадиях эволюционной дивергенции в группе *Drosophila willistoni*, а также других животных, в том числе американских саламандр (Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1985). Фактически именно географическое видообразование отражает рассмотренная нами выше положительная связь между генетической дифференциацией и уровнем дивергенции популяций (рис. 1 и 5). В ряде работ было показано, что по мере пространственной удаленности популяций генетическое расстояние между ними увеличивается. Однако чем больше географическое расстояние, тем в большей степени исторические факторы могут влиять на значения D (Veith, 1994). Сопоставление близких видов, ареалы которых географически изолированы (аллопатрия), соприкасаются (парапатрия) или перекрываются (симпатрия), не выявляет соответствующего нарастания межвидовых дистанций.

На рис. 5 показаны генетические дистанции на разных уровнях аллопатрического видообразования у амфибий. Можно заметить, что хотя виды и отличаются от внутривидовых группировок (популяции и подвиды), однако их разные категории — аллопатрические, парапатрические и симпатрические виды — не расположены линейно по мере нарастания дистанций. Более того, симпатрические виды, которые по своей сути должны были бы быть наиболее дивергентными, в среднем различаются даже немного меньше, чем парапатрические и аллопатрические. Возможно, это связано с неоднородностью темпов дивергенции в разных эволюционных линиях амфибий.

Обычно в ходе географического видообразования дивергенция популяций затрагивает самые разные признаки, в первую очередь внешнеморфологические. Однако нередко встречаются виды, которые внешне весьма похожи друг на друга в такой степени, что их нельзя надежно идентифицировать. Они получили название *видов-двойников* или *криптических видов*. Благодаря использованию биохимических признаков число таких видов заметно выросло, и сейчас они обнаружены практически во всех группах животных (Thorpe, Solé-Cava, 1994). Наш анализ криптических видов у разных амфибий показал, что в целом имеется положительная корреляция уровня дивергенции с генетическим расстоянием и их видообразование происходит по аллопатрическому модусу (Халтурин и др., 2003; Боркин, Литвинчук, 2008; Литвинчук и др., 2008). Так, среди чесночниц, ведущих ночной роющий образ жизни, криптические формы у *Pelobates fuscus* генетически различаются сильнее ($D = 0,36$),

чем локальные популяции и даже чем два подвида *Pelobates syriacus* (0,14), но все же явно меньше, чем эти два морфологически различимых вида (0,69). В целом среди амфибий обычные виды различаются сильнее ($D = 0,02-4,50$), чем криптические (0,08–1,17). В группе *Drosophila willistoni* виды-двойники характеризуются также меньшими, почти вдвое, значениями D по сравнению с морфологически различимыми видами (Айала, 1984; Айала, Крайгер, 1988).

Более сложной оказалась ситуация в группе зеленых лягушек (*Pelophylax*, или *Rana esculenta* complex), обитающих на западе Палеарктики (Боркин, Литвинчук, 2008; Литвинчук и др., 2008). Генетические расстояния между криптическими видами, особенно в случае их аллопатрии, оказались выше, чем между морфологически выраженными парапатрическими видами. Криптические аллопатрические виды дивергировали по аллозимам примерно в такой же степени, что и обычные симпатрические, но в явно меньшей степени, чем морфологические аллопатрические виды. Это не совсем укладывается в известную схему генетической дифференциации в процессе видообразования (Айала, 1984; Айала, Крайгер, 1988).

Интересным модусом является *полиплоидное видообразование*, реальность которого среди обычных (неоднополых) животных относительно недавно отрицалась (например, Майр, 1968). В настоящее время во многих группах обнаружены даже ряды четной полиплоидии (например, у африканских шпорцевых лягушек $2n = 20, 36, 40, 72$ и 108), хорошо известные у цветковых растений. Полагают, что в большинстве случаев такие полиплоиды имеют гибридное происхождение. К сожалению, генетических данных по таким комплексам немного. Среди амфибий (зеленые жабы Средней Азии, квакши Северной Америки) генетические расстояния между диплоидными и тетраплоидными видами оказались невысокими и примерно равны различиям, характерным для обычных подвидов (рис. 5). Возможно, это связано с их относительно молодым возрастом или с тем, что геномы этих ди- и тетраплоидных

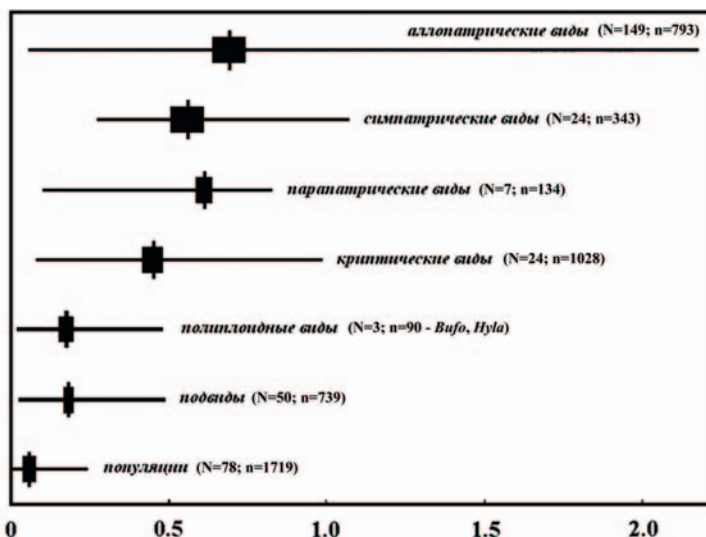


Рис. 5. Генетические расстояния между различными категориями видов (на примере амфибий)

видов близки и соотносятся непосредственно как предок — потомок. Полиплоидное видообразование часто рассматривают как вариант *квантового*, или *мгновенного*, видообразования (термины, на наш взгляд, сомнительные).

Генетические расстояния и механизмы репродуктивной изоляции

Как известно, биологическая концепция вида, как, впрочем, и другие, большое внимание уделяет репродуктивной изоляции между видами, поскольку та определяет их генетическую (и эволюционную) обособленность (Майр, 1968). Обычно изолирующие механизмы подразделяются на две группы — действующие: *а)* до спаривания или, точнее, до образования зиготы и *б)* после. К последним относятся гибридная нежизнеспособность и стерильность гибридов. У хорошо изученных безлегочных саламандр рода *Batrachoseps* генетический обмен между популяциями (видами) отсутствует, если различия между ними составляют $D \approx 0,4$ (Jockusch, Wake, 2002). Среди видов бесхвостых амфибий при D более 0,25, как правило, уже наблюдается частичная постзиготическая изоляция (Sasa et al., 1998). Однако презиготическая (большей частью поведенческая) изоляция может возникать и при меньших генетических дистанциях. Так, в комплексе *Plethodon glutinosus* из семейства безлегочных саламандр Plethodontidae нижний предел межвидовых различий обычно не превышал 0,15 (Highton, 1990).

Более детально этот вопрос был изучен на дрозофиле с использованием опытов по гибридизации (Coyne, Orr, 1997). Анализ 171 видовой пары выявил положительную корреляцию с генетическим расстоянием как пре-, так и постзиготической изоляции, т. е. чем больше значение D , тем сильнее репродуктивная изоляция и в целом, и в каждой из ее форм. Однако имеется серьезное различие между алло- и симпатрическими видами. И если среди первых уровни пре- и постзиготической изоляции не различаются, тогда среди вторых доминируют презиготическая форма изоляции. Так, у молодых симпатрических видов она примерно в 3 раза сильнее ($D = 0,833 \pm 0,049$), чем у аллопатрических форм того же возраста ($0,291 \pm 0,059$), если проводить сопоставление по генетическому расстоянию. Уровень же постзиготической изоляции не зависит от алло- и симпатрии среди молодых видов ($D \leq 0,5$), поскольку влияния перекрывания ареалов на нее обнаружить не удалось. Если принимать, что изменение D во времени линейно и что значение $D = 1$ соответствует примерно 5 млн лет дивергенции, тогда для достижения видового статуса в условиях симпатрии популяциям дрозофил потребуется около 200 тысяч лет, а в условиях аллопатрии — 2,7 млн лет (Coyne, Orr, 1997).

Таким образом, в условиях симпатрии (вторичного контакта) ранее разобщенных популяций происходит резкое (быстрое) усиление презиготической формы репродуктивной изоляции, по грубым оценкам (Coyne & Orr, 1997), примерно в 10 раз. Следовательно, чем *быстрее* аллопатрические популяции окажутся в условиях симпатрии, тем *меньше* будет генетическая дистанция между ними. Возможно, именно этим объясняется тот факт, что в целом среди амфибий алло-, пара- и симпатрические виды не сильно различаются по генетическим расстояниям (рис. 5). Действительно, в разных филогенетических линиях пространственное расхождение, а затем схождение аллопатрических форм до их вторичного контакта и перекрывания могло происходить с разной скоростью и занимать разное время. Соответственно этому, уровень накопления генетических различий на стадии аллопатрии может заметно

различаться. Кроме того, более точные количественные оценки можно дать, лишь анализируя близкие виды, родственные отношения между которыми хорошо изучены. Так, важно сопоставлять сестринские (непосредственные результаты одного ветвления) и более далекие виды в пределах одной эволюционной линии.

Вопрос о связи между репродуктивной изоляцией и генетическим расстоянием был также изучен на примере широко распространенного вида безлегочных саламандр *Desmognathus ochrophaeus*, популяции которого демонстрируют разную степень презиготической (этологической) изоляции (Tilley et al., 1990). Хотя авторам удалось обнаружить общую положительную корреляцию между этологической изоляцией, географическим расстоянием и генетическими различиями (D), всё же парциальная зависимость первого и последнего параметров оказалась более слабой и статистически недостоверной. В результате они пришли к выводу, что этологическая изоляция может возрастать по мере увеличения географической обособленности популяций, поскольку пространственно далекие популяции подвержены более длительной дивергенции, а географическое обособление прерывает поток генов между популяциями. По мнению указанных авторов, высокий уровень презиготической изоляции может развиваться и в аллопатрических условиях. Это подтверждается и тем, что этологическая изоляция между некоторыми популяциями *Desmognathus ochrophaeus* даже превышала уровень, наблюдаемый между симпатрическими видами этого же рода (Tilley et al., 1990).

Таким образом, ясно, что генетика репродуктивной изоляции представляет собой важную, но до сих пор еще недостаточно изученную область общей генетики видообразования у животных, особенно в сравнительном аспекте. Ранее предполагалось, что в создании репродуктивной изоляции участвует значительное число генов (Майр, 1968). Однако позже было высказано мнение, что развитие изолирующих механизмов *само по себе* не влечет изменений по существенной доле структурных генов (Avise, Ayala, 1976). Действительно, у дрозофил оно может вовлекать от 1–15 генов и более (Coyne, Orr, 1998). Такое же небольшое число генов можно ожидать в ряде случаев и для амфибий. Интересно, что и для дрозофил, и для амфибий выявлена так называемая *асимметричная гибридизация*, когда спаривание особей двух видов может быть успешным в одном направлении (самец — самка), но не в обратном (самка — самец).

Литература

- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М. : Мир, 1984. 230 с.
- Айала Ф., Кайзер Д. Современная генетика : в трех томах. Т. 3. М. : Мир, 1988. 335 с.
- Аронштам А. А., Боркин Л. Я., Пудовкин А. М. Изоферменты в популяционной и эволюционной генетике // Генетика изоферментов. М. : Наука, 1977. С. 199–249.
- Боркин Л. Я. Что такое типология: видовой уровень проблемы // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 11–13.
- Боркин Л. Я. О таксономической ревизии Ноткера Хельфенбергера (2001), посвященной группе лазающих полозов Старого Света // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 160–173.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. Генетические дистанции и видообразование у амфибий // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб., 2008. С. 41–52.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс-Традиция; АБФ, 1999. 640 с.

- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб. : Наука, 1991. 539 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир, 1985. 398 с.
- Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Европейский дом, 2009. 590 с.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб., 2008. С. 247–257.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.
- Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Мильто К. Д. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Цитология. 2003. Т. 45, № 3. С. 308–323.
- Avise J. C. Systematic values of electrophoretic data // Systematic Zoology. 1975 («1974»). Vol. 23, № 4. P. 465–481.
- Avise J. C., Aquadro C. F. A comparative summary of genetic distances in the Vertebrates // eds. M. K. Hecht, B. Wallace, G. T. Prance G. T. Evolutionary Biology. N. Y. ; L., 1982. Vol. 15. P. 151–185.
- Avise J. C., Ayala F. J. Genetic differentiation in speciose versus depauperate phylads: evidence from the California minnows // Evolution. 1976. Vol. 30. № 1. P. 46–58.
- Ayala F. J. Genetic differentiation during the speciation process // Evolutionary Biology. 1975. Vol. 8. P. 1–78.
- Coyne J. A., Orr H. A. “Patterns of speciation in *Drosophila*” revisited // Evolution. 1997. Vol. 51, № 1. P. 295–303.
- Coyne J. A., Orr H. A. The evolutionary genetics of speciation // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1998. Series B, Biological Sciences. Vol. 353, № 1366. P. 287–305.
- Frost D. R., Hillis D. M. Species in concept and practice: herpetological applications // Herpetologica. 1990. Vol. 46, № 1. P. 87–104.
- Highton R. Taxonomic treatment of genetically differentiated populations // Herpetologica. 1990. Vol. 46, № 1. P. 114–121.
- Hubby J. L., Lewontin R. C. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. 1. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1966. Vol. 54, № 2. P. 577–594.
- Jockusch E. L., Wake D. B. Falling apart and merging: diversification of slender salamanders (Plethodontidae: *Batrachoseps*) in the American West // Biological Journal of the Linnean Society. London. 2002. Vol. 76, № 3. P. 361–391.
- Lewontin R. C., Hubby J. L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. 2. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1966. Vol. 54, № 2. P. 595–609.
- Markert C. L., Moller F. Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic, and species specific patterns // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1959. Vol. 45. № 5. P. 753–763.
- Mindell D. P., Sites J. W., Graur D. Mode of allozyme evolution: increased genetic distance associated with speciation events // Journal of Evolutionary Biology. 1990. Vol. 3, № 1. P. 125–131.
- Nei M. Genetic distance between populations // The American Naturalist. 1972. Vol. 106, № 949. P. 283–292.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89, № 3. P. 583–590.
- Nishioka M., Sumida M., Borkin L. J., Wu Z. Genetic differentiation of 30 populations of 12 brown frog species distributed in the Palearctic region elucidated by the electrophoretic method //

- Scientific Report of the Laboratory for Amphibian Biology, Hiroshima University. 1992. Vol. 11. Part. 3. P. 109–160.
- Sasa M. M., Chippindale P. T., Johnson N. A. Patterns of postzygotic isolation in frogs // *Evolution*. 1999 («1998»). Vol. 52, № 6. P. 1811–1820.
- Skibinski D. O. F., Ward R. D. Are polymorphism and evolutionary rate of allozyme proteins limited by mutation or selection? // *Heredity*. 1998. Vol. 81. P. 692–702.
- Skibinski D. O. F., Woodward M., Ward R. D. A quantitative test of the neutral theory using pooled allozyme data // *Genetics*. 1993. Vol. 135, № 1. P. 233–248.
- Thorpe J. P. The molecular clock hypothesis: biochemical evolution, genetic differentiation and systematics // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1982. Vol. 13. P. 139–168.
- Thorpe J. P., Solé-Cava A. M. The use of allozyme electrophoresis in invertebrate systematics // *Zoologica Scripta*. 1994. Vol. 23, № 1. P. 3–18.
- Tilley S. G., Verrell P. A., Arnold S. J. Correspondence between sexual isolation and allozyme differentiation: a test in the salamander *Desmognathus ochrophaeus* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1990. Vol. 87, № 7. P. 2715–2719.
- Veith M. Morphological, molecular and life history variation in *Salamandra salamandra* (L.) // *Mertensiella*. Bonn. 1994. № 4. P. 355–397.
- Veith M. Molecular markers and species delimitation: examples from the European batrachofauna // *Amphibia-Reptilia*. 1996. Vol. 17, № 4. P. 303–314.

Species and Speciation in Animals: Molecular Genetic Evaluation (Genetic Distance)

L. J. Borkin*, S. N. Litvinchuk**

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
St. Petersburg, Russia: lacerta@zin.ru;

**Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences
St. Petersburg, Russia: slitvinchuk@yahoo.com

Perspectives of quantitative evaluation of divergence and speciation in animals by means of genetic distance (D_{Nei}) are analysed on the basis of authors' and literature allozyme data. Historically, Charles Darwin mentioned the possibility of various rates of evolution. The level of protein divergence between populations is positively correlated with genetic distance. However, the existence of any criterion for species ($D \geq 0,15$) or genus ($D \geq 0,35$) is not supported by theory and taxonomic practice. Average genetic distance between congeneric species is different in the classes of vertebrates. Possible influence of the cladogenesis (branching) on rate of evolution is discussed. Genetic differences in allopatric, cryptic and polyploid speciation, as well as the relationship between genetic distance and reproductive isolation are analysed.

Keywords: allozymes, genetic distance, speciation, cryptic and polyploid species, reproductive isolation.

ROLE OF NATURAL SELECTION IN SPECIATION: REINFORCEMENT OF PRE-ZYGOTIC REPRODUCTIVE ISOLATION IN *AGRODIAETUS* BLUE BUTTERFLIES

V. A. Lukhtanov

Zoological Institute, RAS; St. Petersburg State University
Petersburg, Russia: lukhtanov@mail.ru

The reinforcement model of speciation argues that natural selection enhances pre-zygotic isolation between divergent populations by selecting against unfit hybrids. Reinforcement is distinguished from other models that consider the formation of reproductive isolation to be a by-product of divergent evolution. Although theory has shown that reinforcement is a possible mechanism that can lead to speciation, empirical evidence has been sufficiently scarce to raise doubts about the importance of reinforcement in nature. Using comparative phylogenetic methods, we show in our works that the sympatric distribution of relatively young sister taxa of *Agrodiaetus* strongly correlates with differences in male wing colour, and that this pattern is most likely the result of reinforcement.

Keywords: chromosome, Dobzhansky, molecular phylogenetic methods, reinforcement of pre-zygotic isolation, reproductive isolation, natural selection, speciation, species.

Introduction

Speciation means the evolution of reproductive isolation between two populations. Two main processes have been suggested by which reproductive isolation can evolve. First, it may evolve as a by-product of evolutionary divergence between populations (Coyne, Orr, 2004). The reason that reproductive isolation is usually not directly favoured by selection is obvious: traits such as sterility that reduce the fitness of hybrid individuals, will always be costly and must therefore be a by-product of evolution in the parental populations (Jiggins, 2006). It can be easily seen this model is significantly different from the speciation model proposed by Ch. Darwin (1998) who believed that natural selection directly drove the formation of new species.

Second, the reproductive isolation may be directly favoured by natural selection, in a process called reinforcement (Butlin, 1987). If divergent populations hybridize while in contact and hybrid matings are less productive than within-species matings, then selection may favour traits that reduce the probability of hybridization (Dobzhansky, 1937, 1940). Reinforcement is appealing because it provides a direct role for natural selection in the formation of pre-zygotic isolation and eventually in speciation, processes that are otherwise incidental. Despite its plausibility and increasing attention from evolutionary biologists, only a few well-documented cases of reinforcement have been published (Noor, 1999; Kirkpatrick, Ravigne, 2002; Servedio, Noor, 2003; Ortiz-Barrientos et al., 2009).

The reinforcement model predicts a pattern of increased pre-zygotic isolation in sympatric species pairs compared to allopatric species of a similar age. This is a signature of the reinforcement (Ortiz-Barrientos et al., 2009). Unfortunately, there are also other evolutionary processes that can lead to the same pattern. One possibility is that species always diverge in allopatry while only those species pairs that already have a significant degree of pre-zygotic isolation can coexist if they come to secondary contact. This alternative hypothesis was called differential fusion mechanism (Templeton, 1981; Butlin, 1987, 1995).

Then, ecological divergence may cause concomitant changes in mate recognition signals that make sympatric populations of two nascent species less likely to mate with one another (Noor, 1999; Nosil et al. 2003). Finally, enhanced pre-zygotic isolation can evolve after speciation is complete (e. g. if all hybrids are sterile), to reduce costly interspecific courtship and mating. The third process is also interesting from the point of view of evolutionary biology. However, it is fundamentally different from reinforcement since it does not include the gene exchange between the populations in contact (Jiggins, 2006).

It is generally appreciated that one of the most important and influential empirical study of reinforcement is J. Coyne and H. Orr's (1989, 1997) comparative analysis of reproductive isolation in *Drosophila*. This showed a clear pattern of increased pre-zygotic isolation in sympatric species pairs compared to allopatric species of a similar age, so, the pattern that was very consistent with reinforcement. However, M. Noor (1999) pointed out that alternative explanations for this pattern were not excluded. Thus, the question about plausibility of reinforcement has remained to be open.

In our research we used a combination of molecular phylogeographical and comparative approaches (Луктанов, 2007) for studying the speciation by reinforcement. We used a molecular phylogeny of *Agrodiaetus*, a group of small blue butterflies, to show that closely related sympatric species are more likely to differ in male colour pattern than allopatric species of a similar age and that this pattern is most likely the result of reinforcement (Lukhtanov et al., 2005; Lukhtanov, 2007; Kandul et al., 2007).

***Agrodiaetus* butterflies, the model system for studying evolution**

Agrodiaetus, our model system, is a large and taxonomically diverse genus of blue butterflies (Insecta, Lepidoptera, Lycaenidae) (Forster, 1956–1961; Eckweiler, Häuser, 1997; Wiemers, 2003; Kandul et al., 2004). The monophyly of the genus is strongly supported by molecular data (Kandul et al., 2002, 2004; Wiemers, 2003). The genus is very young from the point of view of its evolutionary history. It was estimated to have originated only about 3 millions years ago (Kandul et al., 2004). However, the diversification processes were extremely intensive in the genus and resulted in at least 120 species distributed throughout the Western Palaearctic and Central Asia. Thus, the rate of diversification of this group has been extremely high. The highest species diversity is found in Caucasus, Iran and Turkey (Hesselbarth et al., 1995; Eckweiler, Häuser, 1997). Numerous populations among these taxa have pure allopatric distribution, i.e. do not share their distribution ranges with their relatives. However, in several localities, especially in Turkey and Iran, up to 15 species can be found together, i. e. sympatrically (Hesselbarth et al., 1995; Eckweiler, Häuser, 1997).

The females are typically brown on the upper surface of their wings, whereas males in the majority of species have blue colouration. The blue colour seems to be plesiomorphic because it was found in basal members of the genus and in outgroups, the closely related genera of the *Polyommatus* section (Kandul et al., 2004). At the same time, some species of the genus develop very unusual male wing colours: violet, greenish, gray, brown and even orange as it was found in *A. peilei*. This is the only orange species in the *Polyommatus* section. It is well known that male wing colouration, both in visible and ultraviolet wavelength ranges, is important mate recognition characteristic in butterflies, involved in the formation of pre-zygotic reproductive isolation. This was a good reason to concentrate on the study of this character (Lukhtanov et al., 2005).

The most remarkable characteristic of the genus *Agrodiaetus* is its unusual diversity of chromosomal complements, or karyotypes. Indeed, *Agrodiaetus* shows one of the highest interspecific chromosome number diversities known in the animal kingdom. The chromosome number is generally stable within species, but differences between closely related species are often high. The haploid chromosome numbers in *Agrodiaetus* range from $n=10$ in *A. caeruleus* to $n=134$ in *A. shahrami* (Lukhtanov, Dantchenko, 2002; Lukhtanov et al., 2006; Kandul et al., 2007).

Phylogeographic analysis of wing colour evolution in sympatric and allopatric taxa of *Agrodiaetus*

In our study we reconstructed the evolutionary history of the genus by using sequencing and phylogenetic analysis of mitochondrial (*COI*, *COII*, *tRNA-leu*) and nuclear (*EF1- α* , *ITS2*) sequences (Kandul et al., 2002; 2004; Fig. 1). We determined the genetic distance on the phylogeny for each pair of sister taxa, and noted each taxon's wing colour and whether the taxa were sympatric or allopatric in their distribution (Lukhtanov et al. 2005). Karyotypes were also analyzed using the squash method. In most cases, the same individual specimen was used for both karyotype and phylogenetic analyses (Lukhtanov, Danchenko, 2002; Kandul et al., 2007).

In our data, the smallest genetic divergences were found to occur between sister taxa with allopatric distributions. This pattern indicates that speciation in *Agrodiaetus* started in allopatry. An additional age–range correlation test (Barracough, Vogler, 2000) also revealed a pattern consistent with allopatric speciation in *Agrodiaetus*. The data analysis showed that this first, allopatric stage is accompanied by rapid chromosomal evolution, but not accompanied by any remarkable changes in butterfly morphology. The plesiomorphic wing colouration remained unchanged even during very long period spent in allopatry. At this first stage, morphologically identical, but chromosomally distinct allopatric taxa arise.

Older taxa can become sympatric. We have discovered that the shift from allopatry to sympatry in species pair with small and medium level of genetic divergence was accompanied by dramatic change of wing coloration. As a result, in *Agrodiaetus* the great majority of allopatric species have similar colouration; whereas most the sympatric taxa demonstrate great differences in male wing colour (Fig. 1). This is exactly the pattern predicted by reinforcement, however, the same pattern is predicted by differential fusion hypothesis (see Introduction). In our study we were able to discriminate between the reinforcement and the differential fusion mechanisms of the wing colour evolution. Reinforcement predicts that primarily young phylogenetic lineages will demonstrate enhanced pre-zygotic isolation because older lineages are less likely to hybridize, having already acquired full reproductive isolation in allopatry. In contrast, according to differential fusion, the appearance of new colouration is independent of interactions between taxa in sympatry. This means that a change in colour is a random event or a by-product of ecological adaptation and can happen in any lineage independently of its age. Therefore, a new colour can appear with equal frequency in sympatric and allopatric lineages (which we do not observe), and no correlation would be expected between the frequency of the appearance of a new colour and lineage age. However, our study demonstrated that there is a correlation between the colours and lineage age, and the more divergent sympatric taxa are actually less likely to differ in colour pattern (Lukhtanov et al, 2005). This finding provides

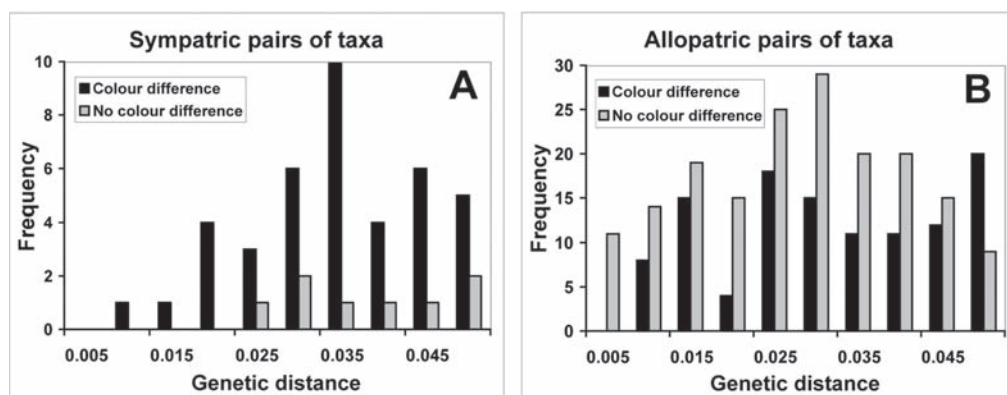


Fig. 1. Relative abundance of *Agrodiaetus* pairs formed by taxa with different male wing colours (black bars) versus those with the same male wing colour (grey bars) as a function of genetic distance (Lukhtanov et al., 2005, with modifications). Sympatric pairs of taxa (A) are presented separately from allopatric pairs of taxa (B). The genetic distance for each pair of taxa was recovered from the ML phylogenetic reconstruction inferred in PHYML under the HKY + I + Γ model of DNA substitution

strong evidence for divergence being directly due to interactions between closely related taxa in sympatry and rejects the differential fusion mechanisms as a possible explanation of colour evolution in *Agrodiaetus*.

Our first findings were published (Lukhtanov et al., 2005) and obtained positive responses from the scientific community (Culotta, Pennisi, 2005). However, they were also criticized by Chris Jiggins (2006) who pointed two fundamental problems that remained to be solved.

First, given the importance of colour patterns in crypsis and thermoregulation, it seems quite plausible that the changes in colour might be largely driven by ecological selection, rather than reinforcement. The ecological character displacement can only occur in sympatry, and might drive sympatric species to diverge along different ecological dimensions as compared to allopatric species.

Second, the patterns observed by us in *Agrodiaetus* could evolve after speciation was completed (e. g. if all hybrids were sterile), to reduce costly interspecific mating. This process is rather difficult to distinguish from ‘true reinforcement’ which requires gene flow between taxa in contact.

Last three years our research group addressed these two problems using new field observations, new samples, new molecular markers and additional analyses.

Rapid colour evolution in *Agrodiaetus*: consequence of reinforcement or ecological character displacement?

Ecological character displacement (i) and reinforcement (ii) predict similar pattern: higher levels of character differences in areas of sympatry than in areas of allopatry. However, if ecology is a primary cause of character evolution, we can expect to find a correlation between ecological and morphological characters. So, the species pairs with

distinct wing colour differences should constitute a subset of the species pairs with clear differences in ecological characters that can affect coloration.

More specifically, for the blues of the family Lycaenidae, three hypotheses have been suggested to explain how the ecological divergence may affect the wing colour.

The first hypothesis deals with the possible role of wing colour in crypsis and mimicry (Jiggins, 2006). This hypothesis seems to be unlikely for two reasons: 1) there is no evidence for mimicry in *Agrodiaetus*; 2) the under surface of wings is cryptic, but it is nearly identical in all species. The upper surface of wings in males may be different, but it is visible to predators during flight only. However, we have never observed predators catching *Agrodiaetus* during flight. We have seen spiders systematically collecting *Agrodiaetus*, but they do this passively, using nets, regardless of wing colouration.

The second hypothesis deals with the larval food plants that can affect shades of wing colour through accumulation of plant pigments in wings. This mechanism is absolutely real (Knuttell, Fiedler, 2000), but the influence of food plants on wing colour is relatively low and cannot change the colour as dramatically as we observe in the majority of sympatric species pairs in *Agrodiaetus*.

The most plausible hypothesis is the third explanation: the importance of wing colour in thermoregulation. Lower reflectance seems to be adaptive for butterflies at high altitudes because it provides more efficient energy absorption from solar radiation (Biro et al., 2003). This hypothesis predicts that the species with lower wing reflectance will be found in cooler biotopes or/and in higher altitudes as compared with the species with higher reflectance.

We have checked these hypothesis by comparing and analyzing the differentiation in ecology (biotope, altitude and food plant) and wing colour in sympatric and allopatric sister species pairs. We discovered no correlation between ecological character displacement and wing colouration (Lukhtanov et al., unpublished). What's more, we found that in *Agrodiaetus* ecological divergence in allopatry is common (Dantchenko, 1997, 2000), however does not lead to a change in colouration. Thus, our data argue that ecological character displacement has not participated in the formation of wing colour differences observed in sympatric species pairs of *Agrodiaetus*. In other words, we can conclude that sexual interaction rather than ecological selection drives wing colour evolution in the genus.

Reinforcement with gene flow in *Agrodiaetus*

We have used a combination of chromosomal, molecular nuclear (*ITS2*), molecular mitochondrial (*COI*) and morphological markers to perform an analysis of recent and ancient gene exchange between sympatric sister taxa in *Agrodiaetus*.

Chromosomal markers seem to be a powerful tool to analyze the ongoing hybridization because they permit us to distinguish easily between parental species, F1 hybrids and backcrosses. This is especially true for *Agrodiaetus*, in which the species exhibit remarkable diversity in their karyotypes (Fig. 2). The detecting hybrids and backcrosses between such divergent karyotypes is relatively easy. If parental races have different chromosome numbers, the meiotic karyotype in hybrids will include not only bivalents, but also multivalents. The conclusion about hybridization may be additionally checked by counting the chromosomes in mitotic cells: their number in hybrids should be intermediate.

Analysis of chromosomal markers showed that ongoing between-species hybridization is extremely rare in *Agrodiaetus* (Lukhtanov et al., 2006; Kandul et al., 2007).

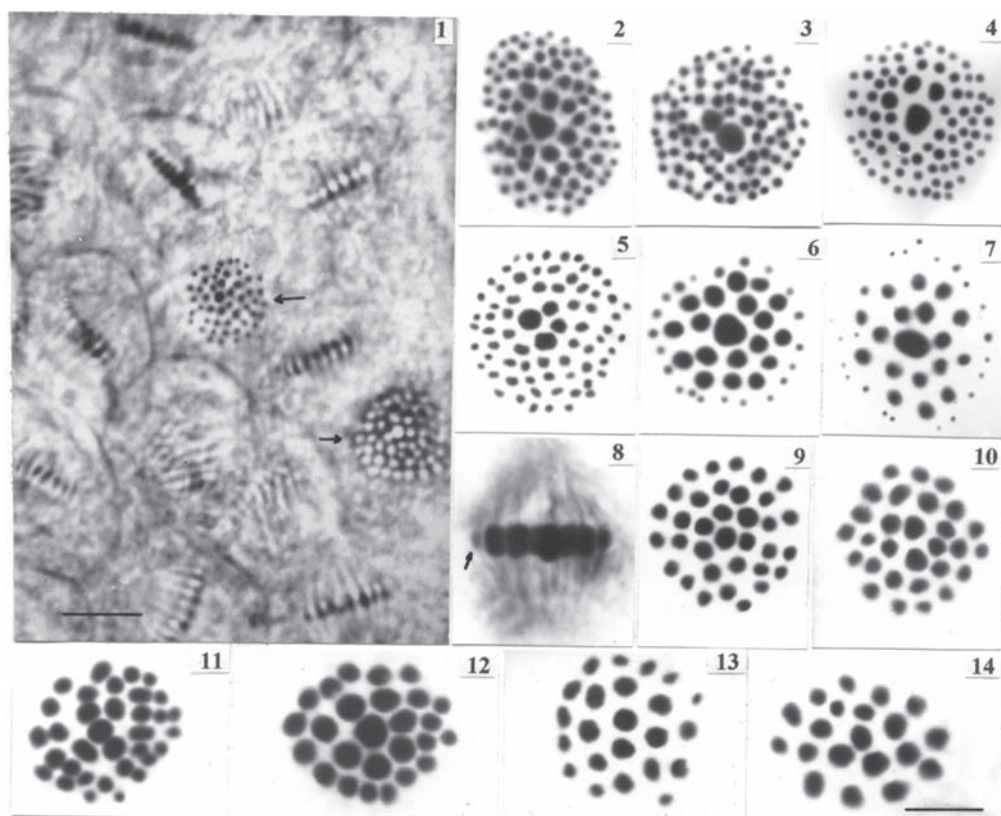


Fig. 2. Karyotypes of *Agrodiaetus* in the metaphase I of male meiosis; *n* is the number of bivalents (Lukhtanov, Dantchenko, 2002, with modifications). **1** *A. surakovi*, a part of an intact spermatocyst with metaphase I plates in pole (arrow) and side view. **2** *A. admetus*, *n*=79. **3** *A. ripartii*, *n*=90. **4** *A. phyllis sheljuzhkoii*, *n*=79. **5** *A. demavendi*, *n*=71. **6–7** *A. dagestanicus*, *n*=40. **8** *A. dagestanicus*, side view of the metaphase plate. The smallest bivalent (arrow) is situated at the periphery of the plate. **9** *A. ninae*, *n*=34. **10** *A. pseudactis*, *n*=29. **11** *A. eriwanensis*, *n*=34. **12** *A. damocles krymaeus*, *n*=26. **13** *A. aserbeidschanus*, *n*=23. **14** *A. altivagans*, *n*=20. Bar represents 12.5 μ m in **1**, and 5 μ m in **2–14**.

At the same time analysis of molecular markers revealed several cases, in which closely related sympatric species had identical mitochondrial sequences, but were deeply divergent in nuclear markers.

The incongruence in nuclear and mitochondrial phylogenetic reconstructions together with between-species identity in mitochondrial genes tell us that in the past there was a hybridization between taxa in contact. During these cases of hybridization mitochondria of one species were replaced with mitochondria of another species (Шаповал, 2008).

Therefore, we conclude that in the past history there were gene exchanges between these taxa in zones of their secondary contacts. Consequently, at that time these taxa were rather conspecific populations of one species than reproductively isolated different species.

Conclusions

1) The sympatric distribution of relatively young sister taxa of *Agrodiaetus* strongly correlates with differences in male wing colour, the character involved in the formation of pre-zygotic reproductive barriers.

2) The pattern of higher wing colour differences observed in *Agrodiaetus* in sympatry has been originated *in situ*, i.e. in places of secondary contacts. It is a consequence of direct interaction between closely related populations in the contact zone.

3) Most likely, ecological selection was not a primary cause of the wing colour differentiation in sympatry.

4) The interactions between populations in contact included hybridization and gene flow, indicating that this process was true speciation by reinforcement rather than postspeciation evolution.

5) The enhanced pre-zygotic reproductive isolation between sympatric species of *Agrodiaetus* was directly favoured by selection.

I thank A. Dantchenko (Moscow State University), N. Kandul (California Institute of Technology), N. Pierce (Harvard University) and N. Shapoval (Zoological Institute RAS) for help and collaboration in this study. Support for the research was provided by the Russian Foundation for Basic Research (grant RFFI 09-04-01234), by grant NSH-963.2008.4 (Leading Scientific Schools) and by the programs of the Presidium of Russian Academy of Science 'Gene Pools and Genetic diversity' and 'Origin of biosphere and evolution of geo-biological systems'.

References

- Лухтанов В. А. Тестирование моделей видообразования с использованием методов молекулярной и сравнительной филогенетики // Вычислительная филогенетика и геносистематика «ВФГС 2007». М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2007. С. 154–157.
- Шаповал Н. А. Митохондриальная интрогрессия у голубянок рода *Agrodiaetus* как подтверждение гипотезы Добржанского об усилении репродуктивной изоляции: магистерская диссертация. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2008. 78 с
- Barracough T. G., Vogler A. P. Detecting the geographic pattern of speciation from species-level phylogeny // American Naturalist. 2000. Vol. 155. P. 419–434.
- Biro L. P., Balint Z., Kertesz K., Vertesy Z., Mark G. I., Horvath Z. E., Balazs J., Mehn D., Kiricsi I., Lousse V., Vignerot J.-P. Role of photonic-crystal-type structures in the thermal regulation of a Lycaenid butterfly sister species pair // Physical Review E. 2003. Vol. 67. № 021907. P. 1–7.
- Butlin R. K. Species, speciation, and reinforcement // American Naturalist. 1987. Vol. 130. P. 461–464.
- Butlin R. K. Reinforcement: an idea evolving // Trends in Ecology and Evolution. 1995. Vol. 10. P. 432–434.
- Coyne J. A., Orr H. A. Patterns of speciation in *Drosophila* // Evolution. 1989. Vol. 43. P. 362–381.
- Coyne J. A., Orr H. A. "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited // Evolution. 1997. Vol. 51. P. 295–303.
- Coyne J. A., Orr H. A. Speciation. Sunderland (Mass.) : Sinauer Associates, 2004. 545 p.
- Culotta E., Pennisi E. Evolution in Action // Science. 2005. Vol. 310. P. 1878–1879.
- Dantchenko A. V. Notes on the biology and distribution of the *damone* and *damocles* species-complex of the subgenus *Polyommatus* (*Agrodiaetus*) (Lepidoptera: Lycaenidae) // Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo. Suppl. 1997. Bd. 16. S. 23–42.

- Dantchenko A. V. *Agrodiaetus* // Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories / ed. by V. K. Tuzov. Sofia ; Moscow : Pensoft, 2000. P. 196–214.
- Darwin Ch. The origin of species. Kent : Wordsworth Classics of World Literature, 1998. 392 p. (Reprint of the first (November 1859) edition, fully entitled “On the Origin of Species by Means of Natural Selection or, The Preservation of favoured Races in the Struggle for Life”).
- Dobzhansky T. Genetics and the origin of species. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Dobzhansky T. Speciation as a stage in evolutionary divergence // American Naturalist. 1940. Vol. 74. P. 312–321.
- Eckweiler W., Häuser C. An illustrated checklist of *Agrodiaetus* Hübner, a subgenus of *Polyommatus* Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) // Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo. Supplement. 1997. Bd. 16. S. 113–168.
- Forster W. Bausteine zur Kenntnis der Gattung *Agrodiaetus* Scudd. (Lep. Lycaen) // Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft. 1956. Bd. 41. S. 42–61, 70–89, 118–127 ; 1960. Bd. 45. S. 105–142 ; 1961. Bd. 46. S. 8–13, 38–47, 74–94, 110–116.
- Hesselbarth G., Oorchot H., Wagener S. Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. Deutschland, Bocholt : Selbstverlag Siegbert Wagener, 1995. Bd. 1–2. S. 1–1354 ; Bd. 3. S. 1–847.
- Jiggins C. Reinforced butterfly speciation // Heredity. 2006. Vol. 96. P. 107–108.
- Kandul N. P., Lukhtanov V. A., Dantchenko A. V., Coleman J., Haig D., Sekercioglu C., Pierce N. The evolution of karyotype diversity: a molecular phylogeny of *Agrodiaetus* Hübner, 1822 (Lepidoptera: Lycaenidae) inferred from mtDNA sequences for *COI* and *COII* // 4th International Conference on the Biology of Butterflies, Leeuwenhorst, the Netherlands. 2002. P. 33–34.
- Kandul N. P., Lukhtanov V. A., Dantchenko A. V., Coleman J. W. S., Sekercioglu C. H., Haig D., Pierce N. E. Phylogeny of *Agrodiaetus* Hübner 1822 (Lepidoptera: Lycaenidae) inferred from mtDNA sequences of *COI* and *COII* and nuclear sequences of *EF1- α* : karyotype diversification and species radiation // Systematic Biology. 2004. Vol. 53. P. 278–298.
- Kandul N. P., Lukhtanov V. A., Pierce N. E. Karyotypic diversity and speciation in *Agrodiaetus* butterflies // Evolution. 2007. Vol. 61. P. 546–559.
- Kirkpatrick M., Ravigne V. Speciation by natural and sexual selection: models and experiments // American Naturalist. 2002. Vol. 159. P. 22–35.
- Knuttel H., Fiedler K. On the use ultraviolet photography and ultraviolet wing patterns in butterfly morphology and taxonomy // Journal of the Lepidopterists' Society. 2000. Vol. 54. P. 137–144.
- Lukhtanov V. A., Dantchenko A. V. Principles of highly ordered metaphase I bivalent arrangement in spermatocytes of *Agrodiaetus* (Lepidoptera) // Chromosome Research. 2002. Vol. 10. P. 5–20.
- Lukhtanov V. A., Kandul N. P., Plotkin J. B., Dantchenko A. V., Haig D., Pierce N. E. Reinforcement of pre-zygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies // Nature. 2005. Vol. 436. P. 385–389.
- Lukhtanov V. A., Vila R., Kandul N. P. Rearrangement of the *Agrodiaetus dolus* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) using a new cytological approach and molecular data // Insect Systematics and Evolution. 2006. Vol. 37. P. 325–334.
- Noor M. A. Reinforcement and other consequences of sympatry // Heredity. 1999. Vol. 83. P. 503–508.
- Nosil P., Crespi B. J., Sandoval C. P. Reproductive isolation driven by combined effects of ecological adaptation and reinforcement // Proceedings of the Royal Society of London B. 2003. Vol. 270. P. 1911–1918.
- Ortiz-Barrientos D., Grealis A., Nosil P. The genetics and ecology of reinforcement: Implications for the evolution of prezygotic isolation in sympatry and beyond // The Year in Evolutionary Biology. N. Y. : New York Academy of Sciences, 2009. P. 156–182.
- Servedio M. R., Noor M. A. F. The role of reinforcement in speciation: theory and data // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2003. Vol. 34. P. 339–364.
- Templeton A. R. Mechanisms of speciation — a population genetic approach // Annual Review of Ecology and Systematics. 1981. Vol. 12. P. 23–48.

Wiemers M. Chromosome differentiation and the radiation of the butterfly subgenus *Agrodiaetus* (Lepidoptera: Lycaenidae: *Polyommatus*) — a molecular phylogenetic approach. PhD thesis. University Bonn, 2003. 143 p. [Электронный ресурс]. Электрон. дан. Режим доступа: http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss_online/math_nat_fak/2003/wiemers_martin/wiemers.htm.

**Роль естественного отбора в видообразовании:
усиление презиготической репродуктивной изоляции
у бабочек-голубянок рода *Agrodiaetus***

В. А. Лухтанов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия: lukhtanov@mail.ru

Согласно модели видообразования, предложенной в 1937 г. Ф. Добржанским, новые виды могут возникать в результате действия естественного отбора на усиление презиготической изоляции между двумя популяциями, которые дивергировали в аллопатрии и вступили во вторичный контакт. Этот гипотетический механизм принципиально отличается от других моделей видообразования, в большинстве которых формирование репродуктивной изоляции рассматривается как побочный продукт генетической дивергенции. Хотя теоретически такой механизм может работать, эмпирические доказательства существования его в природе малочисленны и ненадежны. В нашем исследовании, используя методы молекулярной филогенетики, мы показали, что симпатрическое обитание эволюционно молодых сестринских видов бабочек рода *Agrodiaetus* четко коррелирует с различиями в окраске крыльев и обнаруженная картина является результатом отбора на усиление презиготической изоляции.

Ключевые слова: вид, видообразование, Добржанский, естественный отбор, методы молекулярной филогенетики, репродуктивная изоляция, усиление презиготической изоляции, хромосома.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ У ПТИЦ НА ПРИМЕРЕ ОБЫКНОВЕННОЙ (*EMBERIZA CITRINELLA*) И БЕЛОШАПОЧНОЙ (*E. LEUCOCEPHALOS*) ОВСЯНОК

А. С. Рубцов

Государственный Дарвиновский музей
Москва, Россия: alexrub@darwin.museum.ru

Зона вторичного контакта обыкновенной и белошапочной овсянок занимает обширную территорию от Уральских гор до озера Байкал. Анализ фенотипической изменчивости и структуры песен показал, что уровень гибридной изоляции в разных частях зоны колеблется от репродуктивной изоляции до интрогрессии. Полученные данные позволяют заключить, что уровень гибридной изоляции возрос недавно в результате антропогенной нагрузки. Два вида не отличаются друг от друга по частотам гаплотипов мтДНК, и генетическая дистанция между наиболее дивергировавшими гаплотипами существенно меньше генетических дистанций между другими видами рода *Emberiza*. В то же время, по ядерной ДНК (AFLP-анализ и секвенирование интрона CHD1Z) оба вида надежно различаются, а генетическая дистанция между видоспецифичными гаплотипами соответствует межвидовым различиям. Несоответствие этих данных можно объяснить заимствованием митохондриального генома через гибридную изоляцию. Хотя гибридная изоляция оказывает существенное влияние на геномы изучаемых видов, они сохраняют фенотипические различия. Возможно, взаимоотношения обыкновенной и белошапочной овсянок носили циклический характер, включая стадии географической изоляции, вторичного контакта и поглощающей гибридной изоляции.

Ключевые слова: AFLP, CHD1Z, видообразование, гибридная изоляция, мтДНК, филогеография.

Согласно наиболее популярной среди зоологов биологической концепции вида единственным критерием для присвоения двум сравниваемым таксонам видового статуса является наличие репродуктивной изоляции между ними (Майр, 1968). С этих позиций природная гибридная изоляция представляет интерес для изучения механизмов видообразования (Barton, Hewitt, 1985), но неизбежно воспринимается как некое нарушение естественного хода эволюционного процесса. Среди случаев природной гибридной изоляции у птиц (обзор см. Панов, 1989) преобладают два крайних варианта: случайная гибридная изоляция в широкой зоне симпатрии и скопление гибридов в узкой зоне вторичного контакта. Промежуточные ситуации — более или менее регулярная гибридная изоляция между симпатричными формами — встречаются гораздо реже. Одно из возможных объяснений их редкости заключается в нестабильности подобных систем, поэтому, вероятно, все они являются примерами молодых гибридных зон, ситуация в которых динамично развивается (Price, 2008).

Обыкновенная (*Emberiza citrinella*) и белошапочная (*E. leucocephalos*) овсянки сходны по размерам тела и структуре песен, но резко отличаются по брачной окраске самцов. Зона симпатрии между ними простирается более чем на 2500 км, занимающая обширное пространство от Уральских гор до озера Байкал (Панов и др., 2003; Panov et al., 2003).

Фенотипический состав популяций в зоне контакта и за ее пределами

Разнообразие окраски гибридов описывается тремя признаками, для каждого из которых характерна количественная изменчивость: 1) развитие каштанового цвета на горле и 2) брови, 3) общий тон окраски, варьирующий от белого до желтого. Для каждого из этих признаков мы использовали балльную оценку, но для большинства задач оказалось более удобным разделение всего континуума гибридных и родительских форм на 6 фенотипических классов (Панов и др., 2003): 1) *citrinella* и 6) *leucoscephala* — фенотипически чистые представители родительских видов, 2) *semi-citrinella* и 5) *semi-leucoscephala* — особи с общим фенотипическим обликом родительских видов, но слабо выраженными гибридогенными признаками (незначительное количество каштанового цвета на горле или вокруг глаза у *semi-citrinella* и недоразвитие каштанового поля на голове или наличие желтого оттенка в оперении у *semi-leucoscephala*), 3) желтые гибриды — птицы желтой окраски, как *citrinella*, но со значительным развитием каштанового цвета на голове, 4) белые гибриды — птицы без желтого цвета в оперении, как *leucoscephala*, но с сильно редуцированным каштановым полем на голове вплоть до его полного отсутствия (Панов и др., 2003; Panov et al., 2003).

В зоне симпатрии на основе фенотипического состава популяций можно выделить несколько областей, отличающихся друг от друга по интенсивности гибридизации. Оба вида — типичные лесостепные птицы, и на обширной территории таежной зоны редки и распределены спорадично (Равкин, 1978), что делает эту область практически недоступной для изучения. Далее в статье под зоной вторичного контакта обыкновенной и белошапочной овсянок мы будем подразумевать только южную ее часть, лежащую в природных зонах южной тайги и лесостепи.

В западной части зоны контакта, в междуречье Тобола и Иртыша (Омская область) оба вида обычны и нередко образуют смешанные поселения (Соловьев, 2005; Колпакова, 2005). По данным последнего автора, фенотипические гибриды здесь не обнаружены, а песни самцов разных видов надежно различаются на слух.

Сходная картина наблюдается и на восточной границе, в Прибайкалье (Иркутская область). Оба вида здесь обычны и образуют смешанные поселения, в то время как гибридизация редка либо полностью отсутствует: все обследованные нами экземпляры самцов белошапочной овсянки ($n = 101$) не имели следов гибридизации (наличие желтого оттенка на сгибе крыла и каемках маховых), характерных для центральной части зоны симпатрии (Панов и др., 2003). Обыкновенная овсянка впервые зарегистрирована в Прибайкалье в 1920-х годах и стала обычным гнездящимся видом в 1950-х (там же). Вероятно, первоначально в силу своей редкости она вовлекалась в гибридизацию с белошапочной овсянкой, которая прекратилась с возрастанием численности. О недавней гибридизации свидетельствуют фенотипические гибриды, доля которых достигает 30 %. В отличие от центральной части зоны контакта, где белые и желтые гибриды представлены в примерно равных соотношениях, в Прибайкалье встречаются только желтые гибриды. Очевидно, все эти птицы являются беккроссами с обыкновенной овсянкой.

На южной оконечности зоны контакта, в центральной части Алтая (бассейны рек Чуя и Катунь), локализована узкая гибридная зона, шириной 100–150 км (Панов и др., 2007). В направлении по Чуйскому тракту с северо-запада на юго-восток доля обыкновенной овсянки в популяциях уменьшается, а белошапочной —

увеличивается. В центре гибридной зоны (долина р. Урсул, Онгудайский р-н) фенотипические гибриды (желтые и белые) составляют до 60 % популяции (наши ранее не опубликованные данные).

В центральной части зоны контакта (Новосибирская и Новокузнецкая области, Алтайский край, Хакассия и южная часть Красноярского края) обыкновенная овсянка и фенотипические гибриды обычны (доля последних составляет до 45 %), в то время как белошапочная овсянка встречается крайне редко либо полностью отсутствует (Панов и др., 2003). Исключение составляют окрестности Барнаула, где последний вид встречается регулярно. Но и здесь его доля в смешанной популяции не превышает 15 % (Панов и др., 2007). Логично предположить, что уровень гибридизации в данном регионе повысился недавно, сопровождаясь резким снижением численности белошапочной овсянки. Это предположение подтверждается данными по динамике фенотипического состава популяции на территории Новосибирского академгородка: в 1967 году здесь была смешанная популяция с преобладанием белошапочной овсянки, фенотипические гибриды составляли не более 10 %, а в 1997 году особей с фенотипом белошапочной овсянки встречено не было, в то время как доля гибридов достигла 50 % (Панов и др., 2003).

За пределами зоны контакта влияние интрогрессии по-разному сказывается на фенотипическом облике популяций родительских видов. Все особи белошапочной овсянки, как на восточной оконечности зоны контакта, так и за ее пределами (в Забайкалье), не имели признаков, указывающих на их гибридное происхождение (Панов и др., 2003; Панов, Рубцов, 2008). В то же время для многих европейских обыкновенных овсянок характерно наличие небольших рыжих «усов» по бокам горла. Существует хотя и слабая, но достаточно отчетливая тенденция к уменьшению как размеров самих «усов», так и доли их носителей в популяции с востока на запад, что указывает на гибридогенную природу этого признака (Панов и др., 2003; Panov et al., 2003).

Оценка эффективности механизмов прекопуляционной изоляции в смешанных популяциях

На основе данных о фенотипическом составе популяций можно сделать вывод, что уровень гибридизации в разных частях зоны контакта колеблется в широких пределах. Анализ структуры песен обыкновенной и белошапочной овсянок в смешанных популяциях позволяет косвенно оценить интенсивность гибридизации между ними. В зоне контакта песни обоих видов схожи по своей структурной организации и состоят из начальной серии гомотипических сигналов и двух концевых нот. Разнообразие конфигурации и взаимного расположения нот в серии гомотипических сигналов формирует индивидуальные песенные варианты. В репертуаре самцов есть от 2 до 4 вариантов песни; их разнообразие очень велико, но нередко у разных самцов наблюдаются идентичные варианты. Доля сходных вариантов песни в двух сравниваемых популяциях обратно пропорциональна расстоянию между ними (Рубцов, 2007); таким образом, сходство песенных вариантов, исполняемых разными самцами, нельзя объяснить случайным совпадением. Логично предположить, что они передаются от одного самца другому путем импринтинга. В таком случае, долю повторяющихся вариантов песни у самцов разных видов в смешанной популяции можно использовать как косвенный показатель эффективности барьеров

Таблица 1

Число сходных песенных вариантов, исполняемых разными самцами в смешанных популяциях обыкновенной (С) и белошапочной (L) овсянок

Популяция ¹⁾	Вид	Число записей		Число сходных вариантов у разных самцов ²⁾		Критерий хи-квадрат ³⁾
		песен	самцов	внутри вида	между видами	
окрестности г. Барнаул, пос. Рассказиха (9)	С	34	19	8 (6)	1 (3)	$\chi^2 = 2,0$; $p = 0,16$ n.s.
	L	11	5			
Южный Алтай, С. Хабаровка (13)	С	10	7	2 (3)	5 (4)	$\chi^2 = 0,58$; $p = 0,6$ n.s.
	L	9	4			
Южный Алтай, С. Акташ (14)	С	10	4	3 (2)	1 (2)	$\chi^2 = 1,0$; $p = 0,32$ n.s.
	L	7	4			
Иркутская область пос. Батхай (19)	С	26	10	11 (6)	0 (5)	$\chi^2 = 9,2$; $p = 0,002$ **
	L	18	12			
Иркутская область пос. Сарма (20)	С	16	10	4 (2)	0 (2)	$\chi^2 = 4,0$; $p = 0,05$ *
	L	15	9			

Источник: Рубцов, 2007.

Примечания: 1) В скобках даны номера популяций в соответствии с картой (рис. 1) и таблицей 1. 2) В скобках даны теоретически ожидаемые частоты, рассчитанные из предположения о случайном характере распределения сходных вариантов песни. 3) Оценка статистической достоверности различий: n.s. — различия недостоверны; * — различия достоверны на 5-процентном уровне значимости; ** — различия достоверны на 1-процентном уровне значимости.

этологической изоляции: в той же мере, как молодые самцы могут обучаться стилю пения у гетероспецифического самца, молодые самки могут запечатлевать облик гетероспецифического полового партнера. Полученные данные подтверждают вывод, сделанный на основе анализа фенотипического состава популяций: в Прибайкалье обыкновенная и белошапочная овсянка репродуктивно изолированы, в окрестностях г. Барнаул гибридизация носит ограниченный, а на Алтае — интрогрессивный характер (табл. 1).

К аналогичному выводу можно прийти и на основе анализа структуры песен изучаемых видов. Нами выделены 9 параметров песни, которые были проанализированы с помощью факторного анализа. В объединенной выборке из зоны вторичного контакта песни разных видов не могут быть надежно диагностированы. Но при этом в смешанных популяциях с ограниченной гибридизацией существует признак (в каждой популяции свой), по которому песни родительских видов надежно различаются. В Прибайкалье это продолжительность паузы между последним элементом серии гомотипических сигналов и терминальной нотой, в барнаульской популяции — основная частота терминальной ноты. В центре алтайской гибридной зоны различия в структуре песен обыкновенной и белошапочной овсянок не обнаружены (Рубцов, 2007).

Основным механизмом, препятствующим межвидовому скрещиванию в смешанных популяциях, следует признать этологическую изоляцию, основанную на

резких различиях в брачной окраске самцов. Однако существуют и биотопические предпочтения, которые наиболее отчетливо проявляются в горной местности. Обыкновенная овсянка обычно селится по кустарниковым зарослям речных долин, в то время как белошапочная чаще встречается по разреженным лиственничникам горных склонов со слабым развитием кустарникового яруса. Эти различия наблюдаются как в Прибайкалье, где гибридизация отсутствует (Панов и др., 2003), так и в алтайской гибридной зоне (Панов и др., 2007). На равнине биотопические предпочтения не прослеживаются, оба вида населяют кустарниковые опушки смешанных лесов и небольшие березовые рощицы в лесостепи (там же).

Молекулярно-генетический анализ

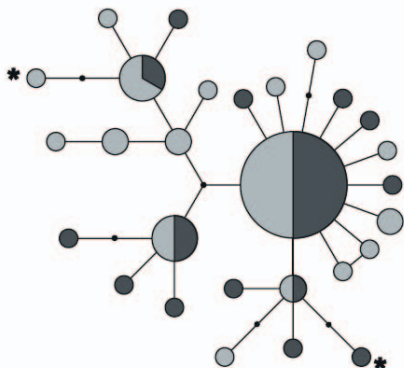
Мы исследовали три типа молекулярных маркеров (Irwin et al., 2009): сиквенирование митохондриального гена (ND2, 1032 пар оснований), сиквенирование интрона ядерного гена (Z хромосома, ген CHD1, 612 пар оснований) и анализ полиморфизма длин амплифицированных фрагментов ДНК (AFLP). Пробы крови и тканей (мышцы и печень) были взяты у пойманных птиц в ходе полевых работ и из музейных коллекций. В общей сложности собрано 156 проб обыкновенной, 87 проб белошапочной овсянок и 20 проб фенотипических гибридов, охватывающих практически весь ареал изучаемых видов. Помимо этого, в анализ включены пробы еще 8 видов рода *Emberiza*.

Для оценки генетической дистанции между изучаемыми видами по митохондриальной ДНК (мтДНК) были взяты пробы из наиболее удаленных друг от друга популяций: обыкновенная овсянка — из района Балтийского моря (Калининградская обл., Швеция, Дания), белошапочная овсянка — из Восточного Забайкалья и Сахалина. Полученная картина напоминает изменчивость в пределах единой панмиксной популяции: большинство гаплотипов представлено у обоих видов в примерно равных соотношениях, число замен между наиболее дивергировавшими гаплотипами равно 8 (рис. 1А), что на порядок меньше генетической дистанции с другим эволюционно наиболее близким видом, овсянкой Стюарта (*Emberiza stewarti*, $D = 0,082$; рис. 2А).

В то же время результаты сиквенирования ядерной ДНК в гораздо большей степени похожи на слияние двух дивергировавших геномов. В выборке преобладают два гаплотипа, отличающихся друг от друга максимальным количеством замен, при этом наблюдаются статистически значимые различия в частотах этих гаплотипов между аллопатрическими популяциями двух видов (хотя популяции, в которых бы присутствовал только один из этих гаплотипов, нами не обнаружены; рис. 1В). Если рассматривать эти гаплотипы как видоспецифические, то генетическая дистанция для изучаемой пары видов совпадает с генетической дистанцией между белошапочной овсянкой и овсянкой Стюарта (рис. 2В). Медианная сеть гаплотипов не образует древовидной структуры, что указывает на наличие рекомбинативной изменчивости (в противном случае мы должны допустить возможность многократного возникновения одних и тех же мутаций замены).

Анализ AFLP проводили в два этапа. На первом этапе с целью оценить генетические различия между видами мы взяли 13 проб обыкновенной и 15 проб белошапочной овсянки из наиболее удаленных друг от друга аллопатрических популяций. С помощью 5 комбинаций праймеров было получено 367 фрагментов, по

(A) ND2



(B) CHD1Z

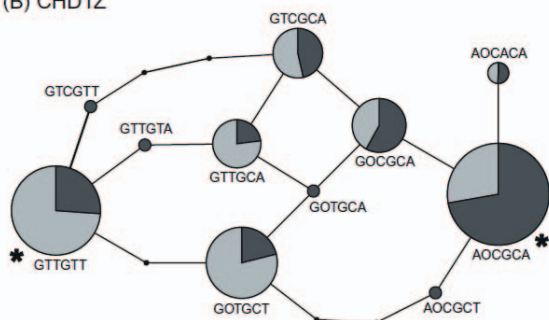


Рис. 1. Медианная сеть гаплотипов митохондриальной (А) и ядерной (В) ДНК между аллопатричными обыкновенными (светло-серые сектора) и белошапочными овсянками (темно-серые сектора) (из Irwin et al, 2009). Размер круговых диаграмм пропорционален частоте встреч данного гаплотипа, минимальный размер соответствует одному гаплотипу, утраченные гаплотипы показаны черными точками. Звездочками отмечены гаплотипы, используемые для филогенетических реконструкций (рис. 2). Буквы в подписях к диаграммам обозначают соответствующие нуклеотиды, О — выпадение нуклеотида

63-м из которых (17 %) наблюдался полиморфизм (AFLP-маркеры). Факторный анализ AFLP-маркеров показал, что пробы двух видов надежно отличаются друг от друга по значениям первой главной компоненты (далее по тексту — индекс AFLP), на долю которой приходится 11,4 % общей изменчивости. Статистика F_{ST} , показывающая долю изменчивости по индексу AFLP, объясняемую различиями между группами, равна 0,14. Это значение сравнимо с данными, полученными для большого (*Aquila clanga*) и малого подорликов (*A. pomarina*), также гибридизирующих в широкой зоне вторичного контакта: $F_{ST} = 0,18$, при этом генетическая дистанция между ними по мтДНК (*cytb*) составляет 1,75 % (Helbig et al., 2005).

На втором этапе анализа AFLP, целью которого было оценить влияние гибридизации на популяции родительских видов, мы с помощью 10 комбинаций пар праймеров отобрали 20 AFLP-маркеров, частоты которых значимо различались между выборками из аллопатрических популяций двух видов (информативные маркеры). Данные по 65 пробам, разбитым на 7 выборок, анализировали с помощью факторного анализа (рис. 3). Фенотипические гибриды из зоны вторичного контакта характеризуются промежуточными значениями индекса AFLP, более близкими к аллопатрическим обыкновенным овсянкам. Действительно, большинство фенотипических гибридов, у которых брали пробы для генетического анализа, происходили из центральной части зоны контакта, где белошапочная овсянка в настоящее время отсутствует. Анализ AFLP подтвердил, что эти особи являются беккроссами с обыкновенной овсянкой.

Рис. 2. Филогенетические деревья представителей рода *Emberiza* по данным секвенирования митохондриальной (А) и ядерной (В) ДНК (из Irwin et al, 2009). Числа в узлах дерева соответствуют бутстреп-индексу (числа больше 90 показывают высокий уровень достоверности), Масштабная линейка показывает ожидаемую скорость накопления мутаций между линиями, использована эволюционная модель НКУ+Г (см. Price, 2008)

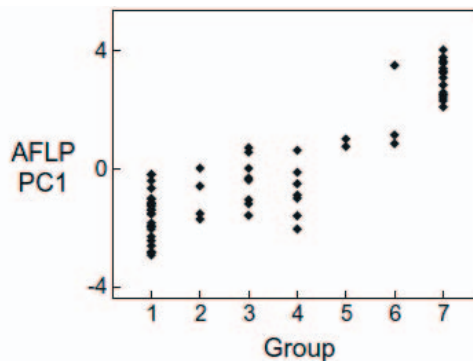
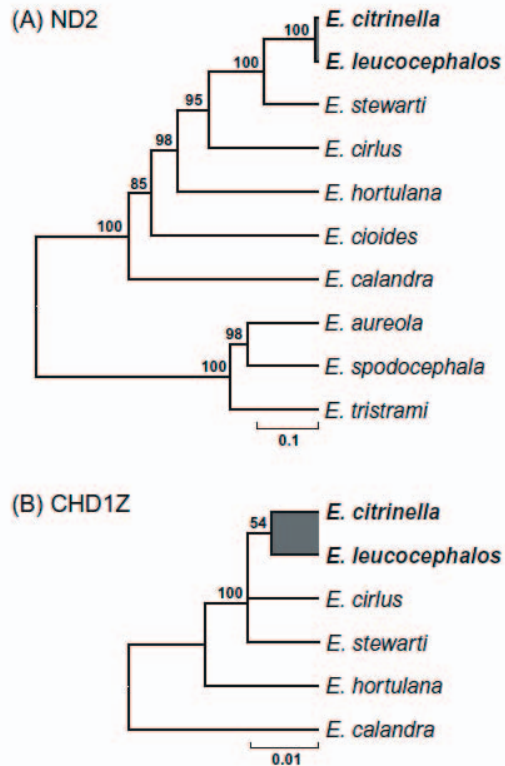


Рис. 3. Генетическая изменчивость по индексу AFLP у обыкновенных и белошапочных овсянок и фенотипических гибридов (из Irwin et al, 2009). Анализ главных компонент по 20 информативным маркерам, PC1 объясняет 20% изменчивости. Номера групп по горизонтальной оси: 1) аллопатричные обыкновенные овсянки, 2) фенотипически чистые обыкновенные овсянки из зоны симпатрии, 3) желтые гибриды, 4) белые гибриды, 5) белошапочные овсянки из зоны симпатрии со слабыми гибридогенными признаками, 6) белошапочные овсянки из зоны контакта, 7) аллопатричные белошапочные овсянки. Различия между видами статистически достоверны. ANOVA для всей выборки: $P < 10^{-15}$, t-тест для групп 1 и 7: $P < 10^{-15}$.

На графике видно, что выборки гибридов из зоны контакта и обыкновенной овсянки из аллопатрической части ареала широко перекрываются, из чего можно заключить, что довольно значительная часть обыкновенных овсянок в аллопатрических популяциях также являются беккроссами. Таким образом, на популяции обыкновенной овсянки, находящиеся за пределами зоны контакта, влияние интрогрессии сказывается сильнее, чем на популяции белошапочной овсянки, что согласуется с данными по фенотипическому составу популяций (см. выше).

Обсуждение

Основываясь на ярких фенотипических различиях, географическом распространении и характере взаимоотношений обыкновенной и белошапочной овсянок в зоне контакта, логично предположить, что гибридизации между ними предшествовал длительный период пространственной изоляции. В этой связи может показаться странным, что молекулярно-генетический анализ не выявил различий по мтДНК. В то же время маркеры ядерной ДНК, как сиквенирование интрона CHD1Z, так и AFLP, действительно показывают достаточно высокий уровень дивергенции родительских форм. Это противоречие может быть объяснено двумя способами (Irwin et al., 2009).

Если предположить, что сиквенирование мтДНК отражает реальную картину дивергенции видов, то один из них, вероятно, произошел из небольшой краевой популяции предкового вида в результате быстрого расселения, сопровождающегося сильным давлением полового отбора, обусловившего наличие резких различий в брачной окраске. Поскольку генетическая дистанция между обыкновенной и белошапочной овсянками по мтДНК равна нулю, произошло это, очевидно, в период постгляциальной экспансии, т. е. в течение последних 10 000 лет (Mila et al., 2007). В этом случае для объяснения различий по ядерной ДНК мы должны предположить, что как видоспецифические гаплотипы интрона CHD1Z, так и информативные AFLP маркеры должны были оказаться случайно сцепленными с генами видоспецифичной окраски.

Более вероятной представляется другая гипотеза: изучаемые виды произошли в результате длительного периода географической изоляции, а митохондриальный геном одного из них был полностью заимствован другим в результате гибридизации. Надо сказать, что частичное заимствование мтДНК не является редкостью: у 17 % видов птиц из 331 изученных отдельные особи несут мтДНК другого вида (Funk, Omland, 2003). Краевые популяции, вступавшие в географический контакт с близкородственным видом, могут полностью заимствовать чужеродный митохондриальный геном, сохраняя при этом свой видоспецифический фенотип (Babik et al., 2005; Deffontaine et al., 2005; Good et al., 2008; Rohwer et al., 2001; Weckstein et al., 2001).

Можно предположить, по крайней мере, два механизма такого заимствования. 1. *Митохондриальное (селективное) подметание*. Если определенный митохондриальный гаплотип обладает селективным преимуществом, то он быстро распространится по всему ареалу вида (Grant et al., 2006), включая и все близкородственные виды, вступающие с ним в гибридизацию. Гибридная зона не является препятствием для нейтральных или обладающих селективным преимуществом митохондриальных гаплотипов даже в случае отбора против гетерозигот по ядерным генам (Takahata, Slatkin, 1984). 2. *Экспансия передового края*. Быстрое расширение ареала

вида должно сопровождаться гомозиготизацией и снижением генетического разнообразия популяций вследствие многократного прохождения через «бутылочное горлышко» (Hewitt, 2000): периферические популяции образованы небольшим числом основателей, потомки которых, расселяясь, образуют новые локальные группировки. В силу редкости конспецифических половых партнеров и частого нарушения соотношения полов особи в краевых популяциях часто вовлекаются в гибридизацию с близкородственными видами (Формозов, 2007). Поскольку мтДНК гаплоидна и наследуется только по материнской линии, с большей вероятностью происходит заимствование и фиксация именно митохондриальных, а не ядерных гаплотипов (Funk, Omland, 2003).

В случае полного заимствования мтДНК оценку времени дивергенции между гибридизирующими видами, очевидно, следует производить по результатам секвенирования ядерных генов. Поскольку видоспецифичные гаплотипы интрона CHD1Z не фиксированы в аллопатрических популяциях родительских видов, мы не можем с полной уверенностью утверждать, что наблюдаемое разнообразие не является проявлением анцестрального полиморфизма, хотя такое объяснение и представляется нам маловероятным. Если же полученные данные действительно отражают историю взаимоотношений изучаемых видов, то их можно использовать как для оценки времени дивергенции, так и времени начала гибридизации. Принимая скорость фиксации мутаций в мтДНК как 2 % за 1 млн лет (Weir, Schluter, 2008), получим оценку времени дивергенции между белошапочной овсянкой и овсянкой Стюарта в 4 млн лет. Примерно этим же сроком можно оценить и время дивергенции интересующих нас видов, поскольку генетические дистанции по ядерной ДНК между двумя этими парами видов совпадают. Длина крупных хромосом (таких как Z-хромосома) в среднем оценивается как 10^8 пар нуклеотидов (Smith, Burt, 1998), поэтому частота рекомбинаций в ядерном геноме должна быть сравнима с частотой мутирования мтДНК. Исходя из этого, продолжительность гибридизации между обыкновенной и белошапочной овсянками можно оценить в несколько десятков или даже сотен тысяч лет.

Из сравнения данных молекулярно-генетического анализа и фенотипического состава популяций следует вывод, что видоспецифические признаки окраски стабильнее нейтральных мутаций в геноме. Такая стабильность предполагает наличие отбора против гибридов, который может обеспечиваться несколькими причинами: 1) пониженная жизнеспособность и плодовитость гибридов, связанная с разрушением у них коадаптированных генных комплексов родительских форм (Майр, 1968); 2) конкуренция за местообитания — гибриды могут обладать преимуществом в экотоне, где локализована гибридная зона, но быть менее конкурентоспособными в местообитаниях, типичных для родительских видов (Moore, 1977); 3) ассортативность спаривания (половой отбор против гибридов) — гибриды могут достаточно легко находить полового партнера в центре гибридной зоны, но испытывать сложности при формировании брачных пар за ее пределами в силу редкости и необычности своего фенотипического облика (Moore, 1987; Блинов, Крюков, 1992). Не имея возможности в рамках краткого сообщения подробно останавливаться на обзоре каждого из этих факторов, хотим подчеркнуть, что последний представляется нам наиболее приемлемым в данном случае.

Но какова бы ни была причина стабильности видоспецифического фенотипа, она делает систему двух таксонов, периодически вступающих друг с другом

в интрогрессивную гибридизацию, эволюционно устойчивой. Вполне вероятно, что в истории взаимоотношений обыкновенной и белошапочной овсянок было несколько циклов, каждый из которых включает следующие стадии: 1) длительный период аллопатрии или парапатрии, 2) установление широкой зоны симпатрии с ограниченной гибридизацией и 3) поглотительная гибридизация, приводящая к формированию узкой гибридной зоны (переход к 1-й стадии следующего цикла). Если первая и вторая стадии могут быть относительно стабильными, то третья проистекает за очень короткий в эволюционном масштабе времени период: динамичный характер взаимоотношений между изучаемыми видами в современной зоне контакта позволяет предположить, что усиление гибридизации связано с антропогенным влиянием на их природные местообитания, резко усилившимся в Сибири 200–300 лет назад (Панов и др., 2003). С этих позиций гибридизация воспринимается уже не как нарушение естественного процесса дивергенции, а как его органическая составная часть: она является мощным источником генотипической изменчивости, и поэтому может существенно ускорять процессы как адаптогенеза, так и формообразования (Arnold, 1997).

Вполне возможно, что описанный в данной статье случай не является исключительным. Можно привести несколько примеров, где родительские формы, несмотря на значительные морфологические различия, демонстрируют нулевую генетическую дистанцию по мтДНК (обзор см.: Price, 2008): красногрудый и красношапочный дятлы-сосуны (*Sphyrapicus ruber* / *nuchalis*), желто- и краснохвостый шилоклювые дятлы (*Colaptes auratus* / *cafer*), черная и серая вороны (*Corvus corone* / *cornix*), черная и белоспинная ворона-свистун (*Gymnorhina tibicen* / *hypoleuca*), чернохохлая и американская хохлатая синицы (*Parus atricristatus* / *bicolor*), славка Одюбона и миртовый певун (*Dendroica auduboni* / *coronata*). Логично допустить, что некоторые (если не все) из приведенных пар видов в прошлом прошли через поглотительную гибридизацию в широкой зоне симпатрии.

Литература

- Блинов В. Н., Крюков А. П. Эволюционная стабильность гибридных зон: ассортативность вместо элиминации гибридов серой и черной ворон // Доклады АН СССР. 1992. Т. 325, № 5. С. 1085–1087.
- Колпакова Т. Ю. Характер межвидовых взаимоотношений белошапочной (*Emberiza leucocephala* S.G. Gmelin, 1771) и обыкновенной (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758) овсянок в условиях совместного обитания (по материалам Омской области) : дис. ... канд. биол. наук / Омский гос. пед. ун-т. Омск, 2005. 161 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.
- Панов Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М. : Наука, 1989. 512 с.
- Панов Е. Н., Рубцов А. С., Монзиков Д. Г. Взаимоотношения двух видов овсянок (обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов // Зоологический журнал. 2003. Т. 82, № 4. С. 470–484.
- Панов Е. Н., Рубцов А. С., Мордкович М. В. Новые данные о взаимоотношении двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов // Зоологический журнал. 2007. Т. 86, № 11. С. 1362–1378.
- Панов Е. Н., Рубцов А. С. Причины и эволюционные последствия межвидовой гибридизации у птиц на примере взаимоотношений обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной овсянок (*E. leucocephala*) // Современные проблемы биологической эволюции: труды

- конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007 г., Москва. М. : Изд-во ГДМ, 2008. С. 208–230.
- Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. 288 с.
- Рубцов А. С. Изменчивость песни обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephala*) овсянок как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов // Зоологический журнал. 2007. Т. 86, №7. С. 863–876.
- Соловьев С. А. Птицы Омска и его окрестностей. Новосибирск : Наука, 2005. 382 с.
- Формозов Н. А. Интрогрессия чужеродных митотипов как следствие гипотезы «передового края» Годфрея Хьюитта: влияние гетерогаметности самцов или самок и соотношения полов в расселяющихся популяциях // Современные проблемы биологической эволюции : материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007 г., Москва. М. : Изд-во ГДМ, 2007. С. 155–157.
- Arnold M. L. Natural hybridization and evolution. Oxford : Oxford Univ. Press, 1997. 215 p.
- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailovic J., Cogalniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov N. A., Garcia-Paris M., Amstzen J. W. Phylogeography of two European new species — discordance between mtDNA and morphology // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 2475–2491.
- Barton N. H., Hewitt G. M. Analysis of hybrid zones // Annual Reviews of Ecology and Systematics. 1985. Vol. 16. P. 113–148.
- Deffontaine V., Libois R., Kotlik P., Sommer R., Nieberding C., Paradis E., Searle J. B., Michaux J. R. Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 1727–1739.
- Funk D. J., Omland K. E. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2003. Vol. 34. P. 397–423.
- Good J. M., Hird S., Reid N., Demboski J. R., Steppan S. J., Martin-Nims T. R., Sullivan J. Ancient hybridization and mitochondrial capture between two species of chipmunks // Molecular Ecology 2008. Vol. 17. P. 1313–1327.
- Grant W. S., Spies I. B., Canino M. F. Biogeographic evidence for selection on mitochondrial DNA in North Pacific walleye pollock *Theragra chalcogramma* // Journal of Heredity. 2006. Vol. 97. P. 571–580.
- Helbig A. J., Seibold I., Kocum A., Liebers D., Irwin J., Bergmanis U., Meyburg B. U., Scheller W., Stubbe M., Bensch S. Genetic differentiation and hybridization between greater and lesser spotted eagles (Accipitriformes: *Aquila clanga*, *A. pomarina*) // Journal of Ornithology. 2005. Vol. 146. P. 226–234.
- Hewitt G. M. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // Nature. 2000. Vol. 405. P. 907–913.
- Irwin D. E., Rubtsov A. S., Panov E. N. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes) // Biological Journal of the Linnean Society. 2009. Vol. 98. P. 422–438.
- Mila B., McCormack J. E., Castaneda G., Wayne R. K., Smith T. B. Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco* // Proceedings of the Royal Society. B. Biological Sciences. 2007. Vol. 274. P. 2653–2660.
- Moore W. S. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates // Quarterly Review of Biology. 1977. Vol. 52. P. 263–277.
- Moore W. S. Random mating in the northern flicker hybrid zone: implication for the evolution of bright and contrasting plumage patterns in birds // Evolution. 1987. Vol. 41. P. 539–546.
- Panov E. N., Rubtsov A. S., Monzikov D. G. Hybridization between yellowhammer and pine bunting in Russia // Dutch Birding. 2003. Vol. 25. P. 17–31.
- Price T. Speciation in birds. Greenwood Village, CO : Roberts and Company, 2008. 470 p.
- Rohwer S., Bermingham E., Wood C. Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone // Evolution. 2001. Vol. 55. P. 405–422.

- Smith J., Burt D. W. Parameters of the chicken genome (*Gallus gallus*) // Animal Genetic. 1998. Vol. 29. P. 290-294.
- Takahata N., Slatkin M. Mitochondrial gene flow // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1984. Vol. 81. P. 1764-1767.
- Weckstein J. D., Zink R. M., Blackwell-Rago R. C., Nelson D. A. Anomalous variation in mitochondrial genomes of White-crowned (*Zonotrichia leucophrys*) and Golden-crowned (*Z. atricapilla*) Sparrows: pseudogenes, hybridization, or incomplete lineage sorting? // Auk. 2001. Vol. 118. P. 231-236.
- Weir J. T., Schluter D. Calibrating the avian molecular clock // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17. P. 2321-2328.

The Evolutionary Role of Natural Hybridization in Birds: the Case of Interrelationship of Yellowhammer (*Emberiza citrinella*) and Pine Bunting (*E. leucocephalos*)

A. S. Rubtsov

State Darwin museum

Moscow, Russia: alexrub@darwin.museum.ru

The zone of sympatry and hybridization between the yellowhammer and the pine bunting spreads more than 2500 km from the Ural Mountains to Baikal Lake. Analyses of phenotype composition and song structure indicate that at different localities the amount of hybridization ranges from reproductive isolation to introgression. Hybridization territory seems to have intensified recently due to human impact to the buntings' habitats. The two taxa do not differ significantly in frequencies of mtDNA haplotypes, and the genetic distance between the most divergent haplotypes is remarkably low compared to other *Emberiza* species pairs. In contrast, nuclear DNA (as sampled using AFLP markers and sequencing of the nuclear gene CHD1Z) differs clearly between the two species; the genetic distance between species-specific haplotypes is comparable to that within other species pairs. The apparently contradictory patterns in mitochondrial and nuclear DNA can be explained by mtDNA introgression. Hybridization has had considerable impact on the species genomes, the two taxa still maintain their phenotypic differences. During their history of divergence the two species may have experienced multiple cycles of geographic isolation, secondary contact, and introgressive hybridization.

Keywords: AFLP, CHD1Z, hybridization, mtDNA, phylogeography, speciation.

СОВРЕМЕННАЯ ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ: ДОСТИЖЕНИЯ, ПРОБЛЕМЫ

В. Н. Стегний

Томский государственный университет
Томск, Россия: stegniy@res.tsu.ru

Фундаментальное значение идеологии Ч. Дарвина — первое естественно-научное объяснение эволюционного процесса. Современные разработки теории видообразования показывают несостоятельность «синтетической теории эволюции» (неодарвинизма) в плане обоснования парадигмы градуального видообразования на основе генетического полиморфизма. Во второй половине XX в. на основе получения новых знаний о молекулярно-генетической организации видов, успешно развивалась теория сальтационного видообразования. Концепция молекулярной нейтральной эволюции, концепция взаимодействия облигатного, факультативного компонентов генома и среды, открытие роли генетического мономорфизма в видообразовании, открытие системных мутаций, принципиально доказали реальность скачкообразного преобразования видового генома в плане видообразования. Явления гибридного дисгенеза и диминуции хроматина подтверждают теорию сальтационного видообразования.

Ключевые слова: макроэволюция, системные мутации, сальтационное видообразование, гибридный дисгенез, диминуция.

Дарвин был первым, кто дал естественно-научное объяснение эволюционному процессу. В отличие от Ламарка, который рассматривал причины прогрессивной эволюции (градуационного процесса) помимо влияния внешней среды, Чарльз Дарвин ушел от телеологии и связывал эволюционное развитие с контролем естественного отбора (т. е. «не отрывал организм от среды»). Величие Ч. Дарвина именно в этом — «никакого творца, кроме самой природы», а не в том, что его учение абсолютно верно во всех отношениях. Революционным событием как в биологии, так и в мировоззрении человечества в целом стало обоснование Ч. Дарвином естественного происхождения человека от обезьяноподобных предков и преодоление религиозных догм (особенно христианской) об особом положении человека, «созданного богом по своему образу и подобию».

Триумфальное шествие синтетической теории эволюции (неодарвинизма, СТЭ), видимо, завершилось уже к 1980-м гг., когда для ряда выдающихся эволюционистов и популяционных генетиков (С. Райт, Р. Левонтин, Х. Карсон, Р. Рэфф, Т. Кофмен, Ю. П. Алтухов, Н. Н. Воронцов, М. Д. Голубовский, Л. И. Корочкин, Ю. Г. Рычков, А. Л. Тахтаджян, М. А. Шишкин) стало очевидным, что градуальная перестройка видового генетического полиморфизма не связана с процессом видообразования. Необходимо было привлекать другую идеологию, в частности парадигму скачкообразного (сальтационного) происхождения видов. Концепция молекулярной нейтральной эволюции была первой «брешью» в непоколебимости постулата об адаптивности генетического полиморфизма.

Фундаментальная работа Ю. П. Алтухова и Ю. Г. Рычкова (1972), в которой были сформулированы принципы преобразования видов, основанные на реорганизации инвариантной (мономорфной) части видового генома, существенно ре-

формировала взгляды на видообразование. Идеология этого подхода базируется на возрождении типологической концепции вида и макромутационистском толковании проблемы видообразования. Убедительный аргумент в пользу этого — геномные мутации (робертсоновские перестройки, полиплоидия). Около 70 % видов покрытосеменных растений возникло путем полиплоидии — резкого скачкообразного преобразования видового генома. Кроме растений подобное видообразование отмечено у рыб, амфибий, рептилий и других животных. Хорошо увязываются с сальтационным видообразованием и скачкообразные перестройки гетерохроматиновых компонентов генома. В филогенезе близкородственных видовых комплексов закономерной является локализация гетерохроматина в прицентромерных блоках и в половых хромосомах у «стволовых» видов и «диспергирование» гетерохроматина по хромосомным плечам у видов, занимающих терминальные позиции в филогенетических ветвях (Стегний, 1982). Однако наибольшее значение для обоснования сальтационного видообразования у животных имело открытие нового типа мутаций — системных, связанных с реорганизацией архитектуры хромосом за счет изменения взаимоотношений хромосом с ядерной оболочкой, обнаруженных в генеративной клеточной системе у малярийных комаров (Стегний, 1979), а затем и у дрозофил (Стегний, 1993).

Системные мутации (СМ) как основной механизм видовой реорганизации генома возникают в результате пространственной перестройки интерфазных хромосом в ядре за счет изменения хромосомно-мембранных взаимоотношений. СМ в своем происхождении связаны с реорганизацией хромоцентрального аппарата. Особенно СМ является то, что они: 1) четко выявляются только в клетках генеративной ткани; 2) являются видоспецифичными и не обнаруживают внутривидового полиморфизма; 3) проявляют «гетерозиготность» только у межвидовых гибридов, геномы которых демонстрируют различия в архитектуре хромосом (гомеологов) «материнского» и «отцовского» видов. Механизмы возникновения СМ пока недостаточно ясны. Есть основания считать, что инбридинг является сильнейшим фактором структурно-функциональной дестабилизации генома и может стимулировать возникновение СМ. Явление гибридного дисгенеза и ряд других аномальных событий на геномном уровне происходят на фоне инбредного воспроизведения и воздействия экстремальных средовых факторов (прежде всего температуры).

Видообразование на основе СМ, по-видимому, осуществляется в условиях экологической периферии вида. Формирование условий экологической периферии происходит при усилении воздействия экстремальных абиотических и биотических факторов за счет резких климатических изменений в пределах видового ареала, либо при миграции вида в экологически напряженные для него зоны. При этом происходит резкое снижение численности и плотности популяций, частичное или полное прекращение межпопуляционных миграций и переход к инбредному воспроизведению.

Вследствие этих процессов через 5–7 поколений жесткого инбридинга или 20–30 поколений умеренного — могут происходить следующие геномные реорганизации: 1) структурная и функциональная дестабилизация генома генеративной системы; модификации гетерохроматина по локализации и количеству; нарушение хромосомно-мембранных связей и др.; 2) активация мобильных генетических элементов и «лавинообразная» генерация мутаций различных типов (генных, хромосомных, геномных,

системных); 3) появление системных мутаций с адаптивным синдромом и быстрый (1–2 поколения) их переход в гомозиготное состояние.

Важное методологическое значение для развития эволюционной биологии имеет концепция М. Д. Голубовского (1985) о взаимодействии среды, факультативного (ФК) и облигатного (ОК) компонентов генома.

Облигатный компонент (ОК) включает в себя структурные гены, локализованные в хромосомах, и органелл цитоплазмы (прежде всего — митохондрии).

Факультативный компонент (ФК) включает в себя последовательности ДНК и РНК, количество и топография которых могут свободно варьировать в разных клетках и у разных организмов. Сюда входят: 1) фракции повторенной ДНК (высокие повторы 10^5 – 10^7 раз, умеренные повторы 10 – 10^5 раз); 2) мобильные гены; 3) плазмиды; 4) псевдогены; 5) встроенные вирусы; 6) амплифицированные сегменты; 7) кольцевые ДНК и РНК; 8) В-хромосомы; 9) ДНК и РНК-цитобионты.

Между ОК и ФК осуществляется взаимодействие:

1) переход ОК → ФК в процессе амплификации;

2) переход ФК → ОК инсерционные вставки мобильных генов и вирусные внедрения.

Различные факторы среды (прежде всего абиотические) оказывают влияние и на ОК и на ФК. Но среда действует значительно эффективнее на ФК, где возможны массовые, упорядоченные наследственные изменения. Воздействие среды на ОК значительно меньше (классические мутации возникают с частотой 1×10^{-6} на ген за поколение). Компоненты ФК после воздействия среды оказывают сильное воздействие на ОК, вызывая там мутации разных типов в высоких концентрациях.

Таким образом вышеприведенная концепция взаимодействия среды — ФК–ОК объясняет быстрые (и в определенной степени направленные) изменения в наследственной системе эукариот, имеющие важное эволюционное значение.

В 1970-х гг. был открыт синдром гибридного дисгенеза (Kidwell et al., 1977). При скрещивании самок *Drosophila melanogaster* лабораторных линий с самцами из природных популяций возникает комплекс генетических аномалий:

1. Повышенная частота хромосомных и генных мутаций.

2. Недоразвитие гонад у самок и самцов, приводящая к снижению количества функционирующих яиц, сперматозоидов (гонадный дисгенез) и к стерильности потомства. Интересно, что стерильность, физиологически проявляющаяся в нарушении формирования яичников и семенников (вплоть до их полной редукции), зависит от температуры развития потомства F_1 . При 25°C она составляет 50–60 %, увеличиваясь при 27 – 29°C до 100 %, при температуре 24°C и ниже стерильность полностью исчезает. Оказалось, что температурно-чувствительный период приходится на ранние стадии развития (позднюю эмбриональную и раннюю личиночную).

3. Повышенная гибель эмбрионов на ранних стадиях развития (стерильность самок).

4. Появление рекомбинантов в потомстве гетерозиготных самцов (в норме кроссинговер у самцов отсутствует).

5. Повышенная частота нерасхождения хромосом.

Общей чертой дисгенеза является нереципрокность: дисгенетические признаки проявляются в F_1 только в случаях скрещивания в одном направлении, когда самки взяты от лабораторной линии (М, R), а самцы — от дикой (Р, I). Наиболее распространенным объяснением гибридного дисгенеза, в особенности эффекта ге-

нетической нестабильности отдельных локусов, является транспозиция мобильных элементов (Р, MR-факторов) существующих в отцовских линиях, в генотип материнских линий. Феномен гибридного дисгенеза в определенной мере отражает видообразовательные события, возникающие в результате «взрывной» активизации мобильных генов, которая в свою очередь могла произойти в результате пространственной реорганизации хромосом в генеративной системе (Sved, 1976).

У эукариот отмечено еще одно феноменальное явление — диминуция хроматина: у некоторых организмов в раннем онтогенезе при формировании соматических клеточных исчезает свыше 90 % ДНК, которая сохраняется только в линии генеративной клеточной системы. Т. Бовери обнаружил это явление у аскариды в самом начале XX в. Сейчас известно, что этот хроматин состоит из сателлитов (т. е. простых повторов, как и при С-парадоксе). Интересно, что у одного из близких видов циклопов диминуция хроматина составляет до 99 % ДНК, а у другого — диминуции не происходит вообще. Предполагается, что процесс диминуции хроматина появился как механизм генетической изоляции между видами-двойниками (Акифьев, Гришанин, 1993).

В заключение можно отметить, что несколько макроэволюционных проблем в последние 20 лет успешно решаются: проблема гомологий (Гилберт и др., 1997), проблема разрывов в палеонтологической летописи (Стегний, 2005), проблема эпигенетического контроля развития (Корочкин, 2005).

Литература

- Акифьев А. П., Гришанин А. К. Некоторые биологические аспекты диминуции хроматина // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. №. 1. С. 5–16.
- Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Фенетика популяций. М. : Наука, 1982. С. 112–118.
- Гилберт С. Ф., Опиц Д. М., Рэф Р. А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28. №. 5. С. 325–343.
- Голубовский М. Д. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости эукариот // Успехи современной биологии. 1985. Т. 100, вып. 3 (6). С. 323–339.
- Корочкин Л. И. Об эпигенетике // Эволюционная биология : мат-лы III Междунар. науч. конф. «Проблемы вида и видообразования» / под ред. В. Н. Стегния. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2005. Т. 3. С. 76–85.
- Стегний В. Н. Реорганизация структуры интерфазных ядер в онто- и филогенезе малярийных комаров // Доклады Академии наук СССР. 1979. Т. 249. №. 5. С. 1231–1234.
- Стегний В. Н. Эволюционные потенции хромосомно мономорфных и полиморфных видов // Журнал общей биологии. 1972. Т. 33. №. 3. С. 281–294.
- Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск : Новосиб. гос. ун-т, 1993. 110 с.
- Стегний В. Н. Сальтационное видообразование посредством системных, хромосомных и геномных мутаций объясняет парадокс разрывов в палеонтологической летописи // Эволюционная биология : мат-лы III Междунар. науч. конф. «Проблемы вида и видообразования» / под ред. В. Н. Стегния. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2005. Т. 3. С. 86–91.
- Kidwell M. G., Kidwell J. F., Sved J. A. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: a syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination // Genetics. 1977. Vol. 86. P. 813–822.
- Sved I. A. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: a possible explanation in terms of spatial organization of chromosomes // Australian Journal of Biology Science. 1976. Vol. 29. P. 375–388.

Modern Evolutionary Biology: Achievements and Problems

V. N. Stegnyy

Tomsk State University
Tomsk, Russia: stegnyy@res.tsu.ru

Fundamental significance of ideology of Ch. Darwin is the first natural-science explanation of evolutionary process. Modern elaborations of the theory of speciation show an inconsistency to “the synthetic theory of evolution” (neo-darwinian synthesis) in respect of a paradigm justification of gradual speciations on the basis of genetic polymorphism. In second half of XXth century on the basis of reception of new knowledge about the molecular genetic organization of species, the saltation theory of speciation successfully developed. The concept of molecular neutral evolution, the concept of interaction of obligatory and facultative components of genome and environments, discovery of a role of genetic monomorphism in speciation and discovery of system mutations are evidences of a reality of saltatory transformation of specific genome during speciation. The phenomena of hybrid dysgenesis and diminution of chromatin well confirm the saltation theory of speciation.

Keywords: macroevolution, system mutation, saltation speciation, hybrid dysgenesis, diminution.

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ ПОЛИТИПИЧЕСКОГО ВИДА КАК ФОРПОСТЫ МИКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Э. В. Ивантер

Петрозаводский государственный университет
Петрозаводск, Россия: ivanter@petrsu.ru

Анализируются микроэволюционные явления, протекающие в периферических популяциях политипических видов животных. Характерные для периферии ареала структурно-популяционные перестройки видового населения и резкие и неритмичные флуктуации численности способствуют усилению генетического оборота и повышению наследственной изменчивости. Наряду с ужесточением отбора, учащением хромосомных рекомбинаций и оживлением мутационных и генетико-автоматических процессов это активизирует эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. Периферические популяции — важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида.

Ключевые слова: микроэволюция, периферические популяции, политипический вид, колебания численности, генетический оборот, отбор, хромосомные рекомбинации, генетико-автоматические процессы, эволюционные изменения.

Проблема органической эволюции чрезвычайно широка, сложна и многогранна. Она включает в себя множество аспектов, в том числе и кардинальный вопрос о направлениях эволюционного процесса. При этом основное внимание традиционно, еще со времен Ж.-Б. Ламарка и Ч. Дарвина, уделялось и уделяется прогрессивной морфофизиологической эволюции организмов, усложнению их организации от простого к сложному, тому, что позднее получило название ароморфозов, или морфофизиологического прогресса (Северцов, 1925). Что же касается так называемого системного прогресса, проявляющегося в прогрессивном усложнении системной организации природы — появлении и усложнении надорганизменных биосистем — от популяций и биоценозов до биосферы в целом, то внимание к этой не менее важной составляющей единого эволюционного процесса остается совершенно недостаточным. Между тем сам эволюционный процесс, исходя и из концепции Ч. Дарвина, и в еще большей мере — из самых современных научных представлений, целиком и полностью протекает не на уровне организма, а в недрах видовых населений (популяций), которые, как известно, и являются элементарными единицами эволюции.

Настоящее сообщение посвящено именно таким микроэволюционным явлениям, протекающим в популяциях мегаареальных политипических видов организмов и одновременно являющимся прямым следствием их сложной пространственной структуры. При этом сама усложненная популяционная организация политипических видов, являясь результатом прогрессивной эволюции, с одной стороны, придает виду требуемую адаптивную устойчивость и функциональную лабильность, а с другой — обеспечивает необходимую микроэволюционную активность, способность к адаптивному преобразованию и широкой экспансии за границы ареала.

Согласно современным представлениям (Haldane, 1955; Мауг, 1963, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973), размеры, форма и географическое положение ареала отражают обычно не только биологические свойства вида, но и направления и характер его исторического расселения. Этим, а также экологическими особенностями популяции, обусловленными ее местонахождением в структуре ареала, определяются величина, конфигурация, плотность и динамика популяционного населения, а также масштаб и характер генетико-автоматических процессов (дрейф, межпопуляционный обмен генами и т. п.).

В географическом центре видового ареала чаще всего располагаются комплексы оптимальных физико-географических и биоценотических условий для особей данного вида. Поэтому именно здесь наблюдается наибольшая средняя плотность населения и максимальные размеры популяционных ареалов и численностей особей в популяциях, а также наибольшая насыщенность различными, в основном доминантными мутациями.

Проведенный нами анализ популяционной организации большого ряда политипических видов млекопитающих и птиц и прежде всего детальное изучение их северных приграничных популяций показало, что на периферии ареала условия для жизни вида обычно резко ухудшаются, в связи с чем наблюдается проявление мозаичного распределения как самих популяций внутри вида, так и их собственного населения, формирование популяций с относительно небольшими по размерам ареалами и малой численностью особей, а также гораздо чаще происходит характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. Все это существенно стимулирует протекающие на периферии ареала активные микроэволюционные процессы. У видов, продолжающих активно расселяться в определенном направлении, популяции близ той границы видового ареала, которая расположена в направлении расселения, могут быть достаточно большими как по ареалу, так и по численности особей. Отсюда и особый характер наследственной изменчивости периферических популяций, на что обращал внимание еще Н. И. Вавилов (1935). На периферии видовых ареалов повышается вероятность существования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает и вероятность выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций.

Периферия видового ареала характеризуется, таким образом, двумя основными особенностями. С одной стороны, уменьшение размеров популяции и увеличение давления изоляции между ними повышает вероятность случайного выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций и полиплоидов и тем самым появляются условия для оживления явлений первичного формообразования. С другой стороны, по периферии видовых ареалов обычно наблюдаются экстремальные для данного вида абиотические и биотические условия среды обитания, что в свою очередь может способствовать возникновению географической изменчивости, характеризующей внутривидовые таксоны, — путем изменения векторов отбора (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Из работ Дж. Б. С. Холдейна (Haldane, 1955) и Э. Майра (Maug, 1963, 1970) известно, а теперь подтверждено более поздними, в том числе и нашими, исследованиями, что давление отбора на периферии не только сильнее, но и отличается по характеру отбора от его давления в центре ареала. Центральные популяции, находясь в наиболее благоприятных для вида экологических условиях, обычно достигают большей численности, регулируемой главным образом зависящими от плотности факторами. В популяциях же с низкой численностью, обитающих в экстремальных

условиях периферии ареала, действует главным образом отбор на приспособленность к факторам, не зависящим от плотности. Большую роль в обновлении генофонда периферических популяций играют и характерные для них популяционные волны — резкие и неритмичные перепады численности.

Следует иметь в виду и то обстоятельство, что относительная структурная гомозиготность на периферии ареала создает, согласно работам Г. Карсона (Carson, 1958, 1965), возможность для повышения числа хромосомных рекомбинаций. При этом предполагается, что краевые популяции, обитающие не только в более суровых для вида, но и более колеблющихся условиях, способны, благодаря большему числу хромосом, участвующих в свободной рекомбинации, к лучшей генетической адаптации к новым условиям. Наконец, как отмечал М. Уайт (White, 1959), уменьшение полиморфизма и сбалансированности гетерозигот, которые мы находим в периферических (а особенно в изолированных) популяциях снижает генетический гомеостаз и уменьшает эволюционную инертность этих популяций. Они гораздо более способны ответить на новое и усиленное давление отбора и, следовательно, воспользоваться новыми эволюционными возможностями, чем популяции из «самого сердца» вида. Таким образом, периферия ареала предоставляет видовому населению все три необходимых эволюционных фактора: во-первых, более широкую наследственную изменчивость в виде учащенных мутационных и хромосомных вариаций; во-вторых, усиленный благодаря экстремальной и изменчивой среде пресс естественного отбора; в-третьих, более выраженные и многообразные по форме процессы изоляции. К этому следует добавить и характерные для периферии ареалов популяционные волны, ведущие к значительному оживлению генетико-автоматических процессов.

Нами проведен анализ географических особенностей популяционной организации и многолетней динамики численности ряда широко распространенных, политипических видов мелких млекопитающих Палеарктики. В основном это виды, относящиеся к так называемым г-стратегам, т. е. организмам с низкой индивидуальной стойкостью, компенсируемой приобретенной в процессе эволюции высокой популяционной стойкостью — сложной популяционной организацией, ведущей к появлению эффективных компенсаторных (авторегуляторных) механизмов популяционной адаптации. Среди них рыжая, красная и темная полевки, лесная мышовка, лесной лемминг, водяная полевка, обыкновенная, малая и средняя бурозубки. Кроме них в анализ включен и ряд охотничье-промысловых видов, таких как белка, ондатра, летяга, заяц-беляк, крот, куница, лось и глухарь, многие из которых представляют К-стратегов, т. е. виды с высокой индивидуальной стойкостью и, соответственно, с низкими темпами популяционной динамики и слабой выраженностью компенсаторных популяционных механизмов. Эти исследования подтвердили известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видового ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой). Для центра ареала характерны относительно регулярные, ритмичные, небольшой амплитуды (не более 15–20 крат) колебания, расположенные в более высоком диапазоне численности, а для периферии — резкие (амплитуда до 100 и более крат) и расположенные в низком диапазоне колебания с нерегулярным рваным ритмом, связанные в основном с соответствующими изменениями экзогенных внешних факторов.

Итак, в условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном

внешними факторами, отличающимися крайним непостоянством и аритмией. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности населения и совершенстве внутренней организации популяция более устойчива и ритмична. Она находится в стабильно благоприятных условиях и вооружена более эффективными механизмами компенсаторной регуляции, приводящей плотность популяции в соответствие с ресурсами биоценоза.

Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и наряду с ужесточением отбора, специфической перестройкой пространственной, возрастной и генетической структуры, возникновением временных изолятов, сокращением обмена генами, усилением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда, обеспечивает эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. О генетических предпосылках этих явлений мы уже говорили. Остается пояснить экологические факторы дополнительной эволюционной активности периферических популяций, связанные с упомянутой выше перестройкой их пространственной и возрастной структуры.

В первом случае речь идет о закономерной смене характера территориального размещения населения с равномерного при высокой численности на неравномерный, мозаичный, формирующий постоянные резерваты и их изоляцию, при снижении численности, а во втором — о компенсаторной перестройке возрастной структуры популяции мелких грызунов, служащей эффективным механизмом авторегуляции численности.

К периферии видového ареала «рассыпается» оптимальный комплекс абиотических и биотических условий существования данного вида, и в связи с этим проявляется мозаичность распределения популяций, формирование небольших по размерам и численности микропопуляций и характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. На периферии видových ареалов, как уже говорилось, повышается возможность формирования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает вероятность выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций. Этим самым периферия видového ареала может поставлять «кандидатов» для процессов первичного формообразования. Более выражены и гораздо четче и рельефнее проявляются в периферийных зонах видového ареала и такие специфические структурно-популяционные адаптации, как эффект А. Деннеля, упомянутый выше процесс закономерной смены сезонно-возрастных генераций, компенсаторная нейрогуморальная (через стресс) авторегуляция численности и ряд других (Ивантер, 1975, 1985, 2001).

Рассмотренные особенности пространственной дифференциации вида определяют их значение в качестве важных эколого-генетических механизмов микроэволюционного процесса, протекающего по-разному в центре и на периферии видového ареала. Отсюда неоднозначность выполняемых центральными и периферическими популяциями эволюционно-экологических функций. Первые обеспечивают поддержание фенотипической специфичности вида, его места и биоценологических функций в экосистеме, сохранение его экологической и генетической нормы (посредством стабилизирующего отбора, усиления обмена генами, унификации генофонда и т. д.), вторые же составляют эволюционный потенциал и резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу. Периферические популяции — важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному

формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций постоянно находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к микроэволюционным перестройкам в ответ на изменения среды.

Литература

- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. М. : Сельхозгиз, 1935. 410 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л. : Наука, 1975. 247 с.
- Ивантер Э. В. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л. : Наука, 1985. 318 с.
- Ивантер Э. В. Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2001. 273 с.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М. : Изд-во Думнова, 1925. 139 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М. : Наука, 1973. 277 с.
- Carson H. L. The population genetics of *Drosophila robusta* // Advanced Genetetics. 1958. Vol. 9. 1958. P. 1–40.
- Carson H. L. Chromosomal morphism in geographically widespread species of *Drosophila* // The Genetics of Colonizing Species. N. Y. : Academic Press, 1965. P. 87–105.
- Haldane J. B. S. Populations genetics // New Biology. 1955. Vol. 18. P. 34–51.
- Mayr E. Animal Species and Evolution. Cambridge : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. 870 p.
- Mayr E. Populations, species and evolution. Cambridge : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. 457 p.
- White M. J. D. Speciation in animals // Australian Journal of Sciences. 1959. Vol. 22. P. 32–39.

Peripheral Populations of Polytypic Species as Outposts of the Microevolutionary Process

E. V. Ivanter

Petrozavodsk State University
Petrozavodsk, Russia: ivanter@petrsu.ru

Microevolutional phenomena occurring in the peripheral populations of polytypic species were analyzed. The structural and population adjustment and the sharp and irregular number fluctuations typical for the periphery of the natural habitat are contributing genetic turnover. Along with more stringent selection, amplification of chromosomal recombination, recovery of the mutation and genetic-automatic processes it provides increased evolutionary change leading to the conquest of new territories by the species, change of environmental niche and formation of new populations and even species. Peripheral populations are the most important outposts of the species evolution. It is here that the major evolutionary events unfold, leading to adaptive shaping and paving the way for further resettlement of the species.

Keywords: microevolution, peripheral populations, polytypic species, number fluctuations, genetic turnover, selection, chromosomal recombination, genetic-automatic process, evolutionary change.

ДАРВИНОВСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ БОЛЬШИХ РОДОВ И СООТНОШЕНИЕ ГРАДУАЛЬНОЙ И САЛЬТАЦИОННОЙ ЭВОЛЮЦИИ В РОДЕ *ASTRAGALUS* L. (FABACEAE)

А. К. Сытин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург, Россия: astragalus@mail.ru

Чарльз Дарвин в поддержку идеи о градуальности и медленных темпах эволюции обратился к систематике крупных родов. Почти одновременно его старший современник, профессор Дерптского университета Александр фон Бунге (1803–1890) в монографии “Species astragali generis gerontogae” (1868–1869) создал систему рода *Astragalus* L. — самого большого рода среди сосудистых растений. Сосредоточив внимание на объеме секции, Бунге создал естественную и прогностичную систему, сохранившую структуру, несмотря на увеличение числа новых видов до 2500–3000. Устойчивость естественных надвидовых таксонов отчасти стабилизируется сложностью параметров экологической ниши. Следовательно, значимость экологического критерия весьма существенна для видообразования больших родов. Темпы видообразования определяют *ценофильный* и *ценофобный* модусы эволюции, при этом первый, эволюционно консервативный и градуальный, обеспечивает преемственность развития филетической линии и сопровождается увеличением сложности биотических взаимодействий в пределах сообществ (трагакантоидные группы), второй — квантированный и дискретный — обеспечивает быстрое развитие, эксплозивный процесс, который сопровождается появлением экстраординарных морфологических aberrаций (однолетние астрагалы).

Ключевые слова: ботаническая систематика, астрагалы, темпы и формы эволюции.

В поисках доказательств «медленности и градуальности эволюции», Чарльз Дарвин обратился к многообразию рецентных родов и на основании знакомства с их систематикой пришел к важному выводу, что «виды, относящиеся к значительным родам, более сходны между собой и представляют большее число разновидностей, чем виды меньших родов. Виды первой категории собраны также в небольшие группы, подобно тому, как разновидности группируются вокруг видов» (Дарвин, 1991, с. 206).

Резонанс, вызванный публикацией “The Origin of Species” (1859), как известно, стимулировал развитие эволюционной систематики растений, дотоле считавшейся рутинной сферой описательной ботаники. Опыт изучения крупных родов растений, в частности рода *Astragalus* (Fabaceae), сохранял ряд приемов, разработанных естествоиспытателями XVIII в.: П. С. Паллас наблюдал изменчивость видов в культуре, выращивая их в песке; Ж.-Б. Ламарк, исследуя морфологию цветка астрагалов, распаривал венчики и наклеивал их на бумагу. Этим методом «анализа цветка» воспользовался профессор Дерптского университета А. А. Бунге (1803–1890) для изучения сравнительной морфологии астрагалов (Сытин, 2004). Он группировал препараты в ряды, сближая их по сходству размера и конфигурации частей венчика, но учитывая при этом признаки строения завязи и плода, особенности жизненных форм и географического распространения видов. Распределив таким образом 971 вид астрагалов Старого Света в 105 секций и 8 подродов (Bunge, 1868, 1969), он

создал вполне естественную систему рода. Чрезвычайно известный ботаник, член Линнеевского общества в Лондоне, Бунге, в силу возраста и положения едва ли принадлежавший к числу дарвинистов, решил проблему соотношения градуализма и сальтационных преобразований строго таксономическим методом, при этом очерченные им секции в большинстве своем являются филогенетически целостными группами. Структура системы рода *Astragalus*, созданная Бунге, оказалась настолько естественной и органичной, что существенные признаки возрастающих в объеме секций становились лишь более различимыми благодаря включению в них новых, ранее неизвестных науке видов (число которых ныне приближается к 3 тыс.). Следовательно, его таксономическая модель обладала прогностическими свойствами. В целом система астрагалов и в настоящее время сохраняет секционное деление Бунге, но 8 его подродов сводятся ныне к двум основным филогенетическим ветвям, представляемым под родами *Astragalus* и *Ceridothrix* Bunge (Podlech, 1988), развивавшимся независимо и параллельно. Подобным же образом, теоретические размышления Дарвина в викторианской Англии, не вступая в противоречие с таксономической практикой систематики Бунге в России в царствование Александра II, приближались к познанию природного феномена — проблеме целостности надвидовых таксонов, и шире — познанию законов макроэволюции.

Закономерности изменчивости привели Дарвина к следующим эмпирическим заключениям: 1) виды больших родов в каждой стране изменяются чаще, чем виды малых родов; 2) в больших родах различия между видами нередко крайне малы. Оба эти положения включены в систему аргументов концепции целостности надвидовых таксонов, сформулированной В. В. Черныхом. В предложенной им модели ансамблевой макроэволюции интегрирующие взаимодействия определяют критерии пространственной близости и специфичности связей (Черных, 1986). Целостность надвидовых таксонов согласно модели, предлагаемой А. В. Марковым и Е. Б. Наймарк (1998), определяется тем, что процессы появления новых видов, их специализации и деспециализации непосредственно связаны с объемом свободного экологического пространства в адаптивной зоне надвидового таксона и регулируется компенсаторным механизмом, аналогичным плотностным механизмам регуляции численности популяций (Марков, Наймарк, 1998, с. 276).

Следовательно, сохранение системной целостности надвидовых таксонов находит одно из объяснений в интегрирующих взаимодействиях в пространстве дифференциации экологической ниши. Такая экологическая диверсификация нередко наблюдается и у астрагалов. Экологический оптимум астрагалов как рода в целом демонстрирует приверженность к умеренным характеристикам абиотической среды. Освоение маргинальных (экстремальных по условиям) областей вне интегральной эколого-ценотической ниши рода становится зоной дифференциации родственных, но экологически специализированных таксонов, иногда высокого ранга: так, род *Oxytropis* DC. в целом преобладает в высокогорных областях Внутренней Азии и в Арктике; эдафически экстремальные по засолению субстраты освоил узкоспециализированный галофильный монотипный род *Sphaerophysa* DC.; псаммофитный род *Ammodendron* Fisch. объединяет кустарники и невысокие деревца, приспособленные к условиям бугристых песков пустынь с сообществами саксаула. Таким образом, экстремальные условия внешней среды провоцирует сальтационное событие — образование самостоятельного, при этом весьма стенотопного и олиготипного рода. Обращаем внимание, что этот эволюционный скачок, как правило, наблюдается

в условиях, где конкурентные взаимодействия ослаблены, что позволяет обозначить этот процесс как аценотический модус эволюции.

Быстрые темпы квантированного аценотического видообразования приходится на фазы резкого изменения условий среды. В палеоклиматической реконструкции позднего миоцена одним из крупных катастрофических событий стал *мессинский кризис солености* (мессиний; 7–5 млн лет), когда Средиземное море вследствие поднятия Пиренеев став замкнутым водоемом, превратилось в гигантский испаритель. Днище огромного котлована аккумулировало мощные слои осадочных пород (эвапоритов) — толщи гипса, галлита, и других солей (Монин, Шишков, 1979, с. 260–261). Этот процесс приобрел глобальные масштабы: снижение уровня океана сопровождалось иссушением климата в низких широтах. В Северной Африке усиливалась аридизация экосистем: саванна постепенно сменяла влажные тропические леса. Катастрофическое осушение Средиземного моря обрекало на вымирание мезофильные виды и сообщества, но стимулировало формирование групп, способных преодолевать аридный стресс за счет усиления черт ксероморфогенеза, склерофилизации или, наоборот, деспециализации — неотении. Возникновение однолетних растений одно из проявлений неотении — возврат к ювенильному состоянию вегетативного тела растения за счет сокращения онтогенетического цикла от «семени до семени», протекающего в минимальные сроки, становится важным адаптивным преимуществом в условиях чрезмерной сухости. В отличие от гиперксерофитной пустынной Сахаро-Аравийской области, два дождливых сезона (весенний и осенний), определяющие феноритмы средиземноморской биоты, позволяли адаптироваться однолетникам-мезофилам несколько более плавными темпами, а преобладание наследственных черт придавало им своеобразный чекан «медитеранизации». При этом пространственное разобщение «древнесредиземноморских» и западнесредиземноморских астрагалов указывает на разные сроки их дивергенции. В обоих случаях их обособление совпадало с катастрофическими изменениями экосистемы — сильным падением уровня океана в конце палеогена, когда обнажившиеся шельфы реликтовых бассейнов Тетиса стали ареной видообразования и более позднего — неогенового Мессинского кризиса (поздний миоцен), когда происходило осушение Средиземного моря. Таким образом, дифференциация астрагалов включала модусы дискретной и градуальной эволюции. В экотонной полосе, где действие факторов отбора экстремально, дифференциация морфофизиологических адаптивных свойств, определяющих габитус растения, достигает качественных различий (гиатус). Эти изменения носят дискретный характер, затрагивают репродуктивную сферу и становятся необратимыми — либо происходит элиминация, либо возникает новый вид. При благоприятном исходе, популяция, мигрируя, осваивает новое пространство адаптивной зоны, характеризующее совокупный нишевой потенциал надвидового таксона.

Но и в гемиксерофитной флоре Средиземноморья, и в пустынях и подгорных равнинах Сахаро-Синдской подобласти однолетники независимо возникали в нескольких кладах астрагалов. В острые фазы кризиса видообразование протекает интенсивно, в соответствии с одним из филогенетических правил Э. Д. Копа, «перед моментом вымирания группа повышает свое таксономическое разнообразие» (Раутиан, 1988, с. 91). Эмпирическое обобщение Копа в последние десятилетия XX в. встроено в систему концепции филогенеза, разработанную в рациональных понятиях и терминах московской палеонтологической школы, в том числе отраженной в гипотезе

инадаптивной специализации А. П. Расницына (1987). Терминальную фазу кладогенеза в условиях кризисной ситуации демонстрирует своеобразие морфологического разнообразия средиземноморских однолетников с плодами причудливой формы, хорошо известных Линнею, рода *Biserrula pelecinus* L. Интересно, что по данным молекулярной систематики, род *Biserrula pelecinus* на кладограмме неотделим от видов однолетних астрагалов. Это факт позволяет допускать, что даже резкое aberrантное своеобразие фенотипа достигается за счет очень слабых генотипических изменений.

Дарвин видел определяющее значение эволюции в преобладании развития, наследуемой от общего предка, и находил отражение его (пусть бессознательное) в опыте создания естественных систем: «всякая правильная классификация есть классификация генеалогическая», — утверждает он в главе XIV, посвященной взаимному родству организмов, обнаруживающему скрытую связь общности происхождения (Дарвин, 1991, с. 364).

Монофилетичность рода *Astragalus* подтверждена данными молекулярной систематики. Модусы эволюционной стратегии, филогении и видообразования позволяют видеть разновозрастность филумов, своеобразие морфофизиологической дифференциации астрагалов. Наиболее дискуссионно таксономическое положение крайне специализированных групп — однолетних астрагалов (подрод *Trime-niaeus* Bunge) и тракантоидных (многолетних кустарниковых колючеподушечных) астрагалов (подрод *Tragacantha* Bunge). Если А. Г. Борисова (1948) связывала вариабельность трагакантовых астрагалов с филогенетической молодостью группы, то М. Г. Попов (1927) полагал, что становление этих астрагалов (как и других трагакантоидных групп в других семействах) происходило в период образования флоры Древнего Средиземья (конец миоцена — начало плиоцена). С миоценовым орогенезом связывает образование колючеподушечниковых формаций Хельмут Гамс (Gams, 1956); А. Л. Тахтаджян (1946), подчеркивая общую специализированность этих ксерофитов, видел в них «группу дериватную, возникшую из более мезофильных и менее специализированных аркто-третичных астрагалов».

Трагакантоидные астрагалы являются эдификаторами нагорно-ксерофитных колючеподушечных формаций, наряду с видами *Acantholimon* и *Onobrychis cornuta*, образуют флороценотип, слагаемый группировками колючих олиготермных и эвритермных подушковидных кустарников и полукустарников, располагающихся в высокогорьях, выше границы лесного пояса, на высоте около 2000 м над уровнем моря. Комплексное изучение формаций этих нагорных ксерофитов в Средней Азии и на Кавказе (Григорьев, 1951), выявило сложную структуру сообществ, определяющую своеобразие их положение в экосистемах Передней Азии. При этом индивидуальный организм трагакантоидного астрагала, являясь элементом формации трагакантников, сам по себе представляет сообщество, так как наличие полостей в рыхлой пахикаульной древесине его приземистого, коренастого стволика дает убежище насекомым-комменсалам, нередко проходящим здесь цикл развития от личинки до имаго, и число их составляет несколько десятков видов (Надежина, 1963). Еще более интересный случай ансамблевого взаимодействия демонстрирует паразитическое растение *Pilostyles haussknechtii* (*Rafflesiaceae*), обитающее на трагакантоидных астрагалах в области Иранского нагорья. Синхронизация ритмов жизненных циклов *Pilostyles* с растением-хозяином являет сбалансированный механизм высокоспециализированного изофазного паразитизма. Известны и другие примеры многокомпонентных биотических связей разного уровня между населением трагакантников.

Факты иерархии сбалансированных биотических взаимодействий свидетельствует о длительности процесса коэволюции организмов, и соответственно — о древности этого типа нагорно-ксерофитной растительности.

Общая коадаптивность, возникшая в ходе филоценогенеза, повышает устойчивость системы и способствует конкурентоспособности сообществ. Так, трагакантники весьма активно замещают нарушенные выпасом горные степи и сведенные выпасом редколесья, заметно расширяя область обитания, — по мнению И. И. Тумаджанова (1969), расселение их в высокогорьях Северного Кавказа произошло лишь в голоцене.

Сочетание узости адаптивной зоны и пространства экологической ниши трагакантоидных астрагалов, доля которых составляет 3 % в Средней Азии и 14 % на Кавказе, равно как и однолетних астрагалов (приблизительно в объеме подрода *Trimeniaeus* Bunge), составляющих 4 % в Средней Азии и 8 % на Кавказе, побуждает оценивать их скорее как искусственную биоморфологическую, а не таксономическую группу.

Ценотический и аценотический модусы эволюции позволяют различать качественные особенности природы видов, называемых ценофильными и ценофобными. Термины эти имеют определяющее значение в концепции онтогенеза растительных сообществ С. М. Разумовского (1969, 1981), который руководствовался ими, определяя роль растений-индикаторов в динамике сукцессионных систем и климакса. В отечественной литературе ценотический и аценотический модусы корреспондируют с понятием о «когерентном» (т. е. согласованном) и «некогерентном» типах эволюции В. А. Красилова (1969). В последние годы динамические модели биоценотической регуляции филогенеза и эволюции разработаны в трудах палеонтологов А. П. Расницына (1987), Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутиана (1992), В. В. Жерихина (2003). В общем виде, смысл обсуждаемых понятий восходит к дарвиновским представлениям о градуальной и катастрофической эволюции, где ценотический модус эволюции, протекающей постепенно, сохраняя преемственность филогенетического развития, соответствует первой, тогда как вторая, сопровождающаяся утратой наследственной преемственности, метафорически уподобляемая лавине и взрыву (эксплозивный процесс), порождает множество aberrантных морфологических форм. Яркий пример такого разнообразия представляют плоды однолетних астрагалов, где степень уникальности признаков, определяемых формой боба, характером выростов и структурой мезо- и эндокарпия, создает морфологическую дисперсию такой амплитуды, что обособление ряда видов в особые монотипные секции кажется не вполне адекватной таксономической мерой и провоцирует описание моно- и олиготипных родов. Противоположную тенденцию в ее крайнем выражении представляют сообщества трагакантоидных астрагалов, где ценотические связи, включая комменсалов и паразитов, представляются сбалансированным механизмом, а внутривидовая изменчивость наиболее высока по сравнению с другими группами астрагалов.

Составляя лишь периферию Атропатенской подпровинции, южная часть Малого Кавказа наиболее богата астрагалами. Собственно эндемичных видов здесь немного, но велико число субэндемиков. Среди них, например: *A. latifolius* Lam. — представитель весьма специализированной группы *Heterophylli* секции *Incani* — эфемероид с редуцированной до конечного терминального сегмента пластинкой листа, приуроченный к серо-коричневым почвам развивающихся на подстилающем слое гипса и соленосных пород подгорных равнин в долине Аракса и аридных котловинах Армянского нагорья и Анатолии. В Юго-Восточной части Араратской

котловины до склонов Урцского хребта находится один из наиболее значительных очагов разнообразия астрагалов, где обитают эндемики Приараксинской котловины *A. paradoxus* Bunge (*Macrosemium*), *A. holophyllus* Boriss. (*Holophyllus*) — оба составляют олиго- и монотипные секции, а также редкие растения — субэндемики *A. shelkovnikovii* Grossh. (*Ormithopodium*) и *A. massalskyi* Grossh. ex Fed. (*Cystium*), а также эндемичный *A. szovitsii* Fisch. et C. A. Mey. (*Megalocystis* Bunge). Таким образом, таксономическое своеобразие локальных очагов Закавказья на периферии Атропатенской фитоохрии весьма оригинально — термический стресс приводит к упрощению формы листовой пластинки, сочетающей этот «ювенильный» признак с чрезвычайно специализированной структурой эпидермы и мезофилла.

Подводя итог длительного опыта изучения систематики крупнейшего из цветковых растений рода *Astragalus*, можно утверждать, что специфика его эволюции, при всей сложности ее механизмов, в большой степени определяется принципами дарвиновского селекционизма.

Литература

- Борисова А. Г. Географический анализ астрагалов Кавказа и их генетические связи // Ботанический журнал. 1948. Т. 33. № 3. С. 326–332.
- Григорьев Ю. С. Материалы к истории трагакантовой флоры Памиро-Алая // Труды Таджикского филиала АН СССР. 1951. Т. 18. С. 129–139.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб.: Наука, 1991. 539 с.
- Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2003. 546 с.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С. Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 65–80.
- Красилов В. А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12–30.
- Марков А. В., Наймарк Е. Б. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М.: Геос, 1998, 318 с.
- Монин А. С., Шишков Ю. А. История климата. Л.: Гидрометеониздат, 1979. 407 с.
- Надежина Т. П. Материалы к биоценотической характеристике трагакантовых астрагалов // Растительное сырье. Камеденосные растения (Трагакантовые астрагалы). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 11. С. 186–221.
- Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюллетень Среднеазиатского гос. ун-та. 1927. Вып. 15. С. 239–292.
- Разумовский С. М. О границах ареалов и флористических линиях // Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР. 1969. Вып. 72. С. 20–28.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46–64.
- Раутиан А. С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 76–118.
- Сытин А. К. Александр Андреевич Бунге. (К 200-летию со дня рождения) // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 9. С. 1514–1527.
- Тахтаджян А. Л. К истории развития растительности Армении // Труды Ботанического института АН АрмССР. 1946. Т. 4. С. 51–107.

- Тумаджанов И. И. Принципиальные вопросы ботанико-географического районирования горных стран // Проблемы ботаники. 1969. Т. 11. С. 27–46.
- Черных В. В. Проблема целостности высших таксонов. М. : Наука, 1986. 143 с.
- Bunge A. A. Generis Astragali species gerontogaeae. Pars prior // Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. Ser. 7 (Sci. Phys. Math.). 1868. T. 11. № 16. P. 1–160.
- Bunge A. A. Generis Astragali species gerontogaeae. Pars altera. 1869 // Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de Saint.-Petersbourg. Ser. 7 (Sci. Phys. Math.), 1869. T. 15. № 1. 1–242 p.
- Gams H. Die Tragacantha — Igelheiden der Gebirge um das Kaspische, Schwarze und Mittelländische Meer // Veröffentlichungen des geobotanischen Institutes Rübel in Zürich. H. 31, Bern ; Stuttgart. 1956. S. 217–243.
- Podlech D. Revision von *Astragalus* L. sect. *Caprini* DC. (Leguminosae) // Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung und des Instituts für Systematische Botanik der Universität München. Bd. 25. Teil 1 : Allgemeiner Teil, Subsect. *Caprini*. P. 1–513 ; Teil 2 : Subsect. *Gontscharioviella*, *Erionotus*, *Purpurascences*, 1988. P. 515–524.

Darwinian Thesis of a Peculiarity of a Larger Genera and Correlation with Gradual and Saltatory Models of Speciation in Genus *Astragalus* L. (Fabaceae)

A. K. Sytin

Komarov Botanical Institute, RAS
St. Petersburg, Russia: astragalus@mail.ru

Abstract: In support of his ideas on species affinity and gradually evolution Darwin had received attention to a larger genera. At the same time his eldest contemporary, professor of the Derpt university (now Tartu, Estonia), Alexander von Bunge (1803–1890) in his monographic works “Generis Astragali species gerontogaeae” (1868–1869) originated the natural system of *Astragalus* L., the greatest genus among vascular plants. Bunge focused his attention on a section as a natural unit and accepted limits for species groups. The structure and hierarchy of Bunge’s system of genus *Astragalus* has progressed to the stage where relationships among the taxa are reflected according to evolutionary order and consequently are phylogenetic. The study of taxonomy of enormous (2500–3000 species) genus *Astragalus* is fundamental to the phenomenon of biological diversity. The stability of this species-system increases as the intra-specific structure becomes more complicated. The well balanced state of a species within an ecosystem depends on a variety of biotic and abiotic stress agents. Consequently, the ecological criteria are significant in the study of evolution of a large genera, in particular *Astragalus*. Two patterns of evolutionary strategy in *Astragalus* are designated as the coenophilous and the coenophobus. The pattern of speciation (coenophilous mode) is moderately evolutionarily conservative. The prolongation of phyletic line is sustained by the co-evolution of species within the community (*Tragacathoid*-groups of Astragali). This process of speciation is well-balanced. The rate of speciation may increase at the boundary of an adaptive zone of the species where the effect of environmental factors becomes more pronounced as largely the product of transient environmental influences. The coenophobus rapid evolution is an explosive process which is accompanied by an extraordinary aberrant morphology of legumes of annual Astragali forms.

Keywords: Darwin, gradual and saltatory models of speciation, larger Genera, Genus *Astragalus* L., evolution.

«НЕДАРВИНОВСКОЕ» ВИДООБРАЗОВАНИЕ В СВЕТЕ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИИ ГЕНЕТИКИ И ГЕНОМИКИ

С. Д. Гребельный

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: actinia@zin.ru

Медленное, постепенное (градуальное) видообразование по-прежнему признается сторонниками синтетической теории эволюции главным, если не единственным источником новых репродуктивно изолированных форм, выделяемых систематиками в качестве видов. В его основе по справедливому убеждению большинства генетиков лежат популяционные изменения: появление новых мутаций, изменение частот аллелей, создание в результате половой рекомбинации новых, благоприятных, поддерживаемых отбором, сочетаний генов. Однако накопившиеся к настоящему времени сведения о разнообразии генетических систем (т. е. о способах размножения и поддержания полиморфизма), полученные при изучении многочисленных видов рыб, рептилий и беспозвоночных животных, как и высших, цветковых растений, позволяют утверждать, что многие репродуктивно изолированные популяции, расы, виды, а иногда и более крупные таксоны, несомненно, изолировались от своих предков внезапно, в результате скачка — сальтации, сопровождавшейся остановкой рекомбинации.

Многие подробно изученные (с применением современных методов кариологии и молекулярной генетики) клональные и полуклональные виды возникли путем гибридизации, которая часто сопровождалась полиплоидизацией. Изолированность таких форм от предковых видов определяется гибридным состоянием их хромосомного набора и более высокой плоидностью. Гибридизация и скачок плоидности исключают постепенное накопление мелких отличий. При клонировании ему также нет места. Поэтому, учитывая новые данные о разнообразии генетических систем животных и разнообразии способов клонального размножения, приводящего к совсем иным популяционно-генетическим последствиям, чем «обычное», знакомое половое размножение, в настоящее время нет смысла противопоставлять эволюционные дарвинистические представления сальтационизму и отвергать возможность сальтационного видообразования.

Ключевые слова: видообразование, сальтационное, градуальное, гибридизация, рекомбинация, клонирование, репродуктивная изоляция, полиплоидия.

Усвоенное первыми последователями Дарвина представление о медленном, постепенном (градуальном) видообразовании в наши дни по-прежнему принимается большинством натуралистов, зоологов-систематиков и специалистов, работающих в самых разных областях экспериментальной биологии. Отошли от него в основном только ботаники, описавшие огромное число хромосомных наборов цветковых растений и убедившиеся на основании изучения очень богатого материала в том, что весьма важным источником новых репродуктивно изолированных форм служат гибридизация и полиплоидия (Löve et al., 1977; Болховских et al., 1969; Грант, 1984; Soltis, Soltis, 1993; Камелин, 2009).

Согласно устоявшимся, преобладающим среди генетиков и зоологов взглядам в основе преобразований, ведущих к дивергенции и обособлению видов, лежат изменения популяционные. После того, как работами С. С. Четверикова и его многочисленных

учеников был доказан широкий полиморфизм природных популяций (Четвериков, 1926), главным содержанием микроэволюции, т. е. генетической дифференциации на внутривидовом и видовом уровне, стали считать протекающие под давлением отбора изменения частот генов. Элементарной эволюционной структурой была названа локальная популяция. Главным фактором, вызывающим изменения, признан отбор, а материалом — аллели полиморфных локусов (Timoféeff-Ressovsky, 1939; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Dobzhansky, 1937, 1941, 1951; Майр, 1947, 1968).

Создателями синтетической теории эволюции, прежде всего Ф. Г. Добржанским, Дж. Симпсоном, Н. В. Тимофеевым-Ресовским, Э. Майром, видообразование понималось как процесс появления и закрепления новых сочетаний признаков (Dobzhansky, 1951, р. 260; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, с. 66). Дивергенцию непременно связывали с преемственностью, постепенным накоплением отличий. В середине XX века принятие «биологической» концепции вида примирило традиционный дарвинизм с развивающейся генетикой. Но сама эта концепция, как и предложенные ее критиками «изоляционная» (isolation species concept) и «распознавательная» (recognition species concept) концепции, были основаны на представлении о двуполой, условно панмиктической популяции (см. обзор: Боркин и др., 2004). Эти концепции не могли быть приложены к партеногенетическим, гиногенетическим, андрогенетическим и другим видам, отказавшимся от обычно сопровождающей половое размножение полноценной генетической рекомбинации.

Вместе с тем, уже в 1930-е годы некоторым исследователям было ясно, что в небольших популяциях обычных двуполовых видов заметную, а иногда и главенствующую, роль в изменении генотипического состава играют неселективные, генетико-автоматические процессы (Ромашов, 1931; Дубинин, 1931; Дубинин и Ромашов, 1932). Даже при «свободном и случайном» скрещивании особей, в малочисленной популяции не все аллели полиморфного локуса передаются последующим поколениям. Редкие аллели неизбежно теряются по случайным или, если так можно выразиться, статистическим причинам. Обсуждая популяции двуполовых видов, Райт назвал это явление *случайным генетическим дрейфом* генов (Wright, 1931). Позднее Ф. Г. Добржанский определил дрейф как «случайные колебания частот генов в малых популяциях» (Dobzhansky, 1951). Чем меньше популяция, тем значительнее колебания частот, тем вероятнее элиминация аллелей в полиморфных локусах и сохранение у всех особей только одной, наиболее обычной, численно преобладавшей аллели (*фиксация признака*)¹. Оно может происходить без всякого участия отбора. Дрейф, несомненно, имеет место и в агамных, нерекombинирующих популяциях, причем в них его скорость должна быть намного больше (Гребельный, 2008).

Отказ от генетической рекомбинации может приносить популяции и виду «быстро реализуемые преимущества» (Maynard-Smith, 1971a, b, 1978; Мейнард-Смит, 1981). При размножении без рекомбинации, например, путем перехода к партено-

¹ Майеру очень не нравилось употребление слова «дрейф» при обсуждении случайных явлений в жизни популяций. В тексте своих книг он всякий раз подчеркивал, что значение, которое вкладывают в этот термин популяционные генетики, не совпадает со значением слова в разговорном языке, где дрейфом называют пассивное смещение, более или менее направленное в одну сторону, «например, дрейф айсбергов или движение облаков по небу». Майр находил более удобным и строгим использованное Райтом словосочетание «случайное закрепление» (random fixation).

генезу, полиморфная популяция в результате конкуренции между потомками отдельных особей обращается в смесь немногих клонов, которые целиком состоят из «элитных» животных и растений, наиболее приспособленных к современным условиям. На территориях, подвергавшихся четвертичным оледенениям и отступлению ледников, примером таких перешедших к клонированию форм могут служить некоторые ящерицы (*Lacerta*, Lacertidae), жуки-долгоносики (*Otiorhynchus*, Curculionidae), одуванчики (*Taraxacum*, Asteraceae) и подорожники (*Plantago*, Plantaginaceae), среди которых встречаются виды, на огромных пространствах представленные единственным клоном (Van Dijk et al., 1992; Wittzell, 1999). Обычно превращение полиморфной популяции в клон объясняют действием отбора, но оно в равной мере может происходить при резком снижении численности, расселении и преодолении популяционного «бутылочного горлышка».

Накопившиеся к настоящему времени сведения позволяют утверждать, что разнообразие генетических систем животных (т. е. разнообразие способов размножения и поддержания высокого уровня генетического полиморфизма, либо большой однородности и высокой гетерозиготности особей в популяциях) весьма велико. Данные, полученные при изучении многочисленных видов рыб, рептилий и беспозвоночных животных, как и высших, цветковых растений, показывают, что многие репродуктивно изолированные популяции, расы, виды, а иногда и более крупные таксоны, несомненно, изолировались от своих предков внезапно — скачком, путем *сальтации*.

Многие подробно изученные с применением современных методов кариологии и молекулярной генетики клональные виды возникли путем гибридизации, которая часто сопровождалась полиплоидизацией. Изолированность таких форм от предковых видов определяется гибридным состоянием их хромосомного набора и более высокой плоидностью. Хорошими примерами образовавшейся скачком (без накопления мелких изменений) репродуктивной изоляции новой формы от предков может служить переход вида к *партеногенетическому*, *гиногенетическому* или *андрогенетическому* размножению, менее известному, редкому и потому достойному более подробного рассмотрения (см. ниже). Примеры партеногенетических рас и самостоятельных видов есть среди актиний — *Aiptasia pulchella* и *Anemonia alicemartinar* (Aiptasiidae и Actiniidae, Actiniaria, Anthozoa); жуков — *Otiorhynchus*, Curculionidae, и *Ptinus*, Ptinidae; бабочек — *Solenobia*, Psychidae; мокриц — *Trichoniscus*, Trichoniscidae, Isopoda, Crustacea; ящериц — *Cnemidophorus*, Teiidae; *Leiolepis*, Uromastycinae; *Lacerta*, *Darevskia*, Lacertidae; *Heteronotia*, Gekkonidae. Гиногенетические формы изучены среди рыб — это некоторые виды *Poecilia* и *Poeciliopsis*, Poeciliidae; серебряный карась, *Carassius auratus gibelio*, Cyprinidae; щиповка, *Cobitis*, Cobitidae.

Первый хорошо изученный случай андрогенеза зарегистрирован у двустворчатых моллюсков рода *Corbicula*, Corbiculidae, Bivalvia, Mollusca (Komaru, Konishi, 1999). Для некоторых видов *Corbicula* это единственный, используемый в природе, способ воспроизводства. *Corbicula sandai* — диплоидный двуполой вид, обитающий в озере Бива (Lake Biwa) в Японии. Предполагается, что он плодится обычным половым путем, поскольку имеет нормальные гаплоидные сперматозоиды. Два других, близких к нему вида, *Corbicula leana* и *C. fluminea*, — гермафродиты (Miyazaki, 1936; Kraemer, Galloway, 1986). Было показано, что при изолированном содержании в лаборатории эти моллюски, рассаживаемые поодиночке, могут приносить потомство, что было прослежено в течение двух поколений (Ikematsu, Yamane, 1977). Затем обнаружилось, что одна из японских популяций *Corbicula leana* состоит из триплоидных особей.

На Тайване (Taiwan) особи *C. fluminea*, собранные в одном и том же месте, могут быть диплоидными и триплоидными (Komaru, Konishi, 1999). Кроме того — и это следует подчеркнуть — триплоидные и диплоидные моллюски рода *Corbicula* нескольких локальных популяций из восточной Азии производят сперматозоиды с нередуцированным набором хромосом. Содержание ДНК в них такое же, как в соматических клетках (Okamoto, Arimoto, 1986; Komaru et al., 1997; Komaru, Konishi, 1999). Наконец, подробными цитологическими наблюдениями удалось показать, что у *Corbicula leana* развивающийся эмбрион содержит только хромосомы, внесенные сперматозоидом, в то время как продукты мейотических делений ядра яйцеклетки смещаются к ее поверхности и, в конце концов, выталкиваются наружу (Komaru et al., 1998).

Среди млекопитающих до сих пор не обнаружены виды с однополым, партеногенетическим размножением. Эмбриологи и молекулярные генетики объясняют это тем, что развитию неоплодотворенного яйца у зверей препятствует так называемый *геномный импринтинг* (Beçak, Kobashi, 2004; Kono, 2006). Другим объяснением могло бы быть то, что генетическая система зверей в целом, несомненно, ориентирована на эволюционные изменения путем переработки полиморфных популяций, а не на использование кратковременных преимуществ клонирования, приводящего к утере полиморфизма. Поиски полиплоидов среди млекопитающих также долгое время были безуспешны, хотя широко варьирующие хромосомные числа иногда приводили к ошибкам. Среди хомяков (Rodentia; Cricetinae) был найден вид, *Mesocricetus auratus* ($2n = 44$), который сочли за *аллотетраплоидный* (Sachs, 1952; Darlington, 1953). Предполагалось, что он появился в результате скрещивания двух диплоидных видов, *Cricetus cricetus* и *Cricetus griseus* ($2n = 22$). Но анализ и сравнение содержания ДНК у нескольких видов хомяков опровергли это поспешное суждение (Moses, Yerganian, 1952). Настоящей причиной двукратных различий в числе хромосом оказались робертсоновские перестройки, то есть разделение больших метацентрических хромосом с центромерой в средней части на два отдельные плеча, на акроцентрические хромосомы, снабженные терминально расположенной центромерой (Matthey, 1952, 1953).

Лишь гораздо позже были найдены два во многих отношениях aberrантных вида грызунов, *Tympanoctomys barrerae* и *Pipanaoctomys aureus* (Rodentia, Hystricognathi, Octodontidae), которые, по-видимому, действительно могут быть названы полиплоидами (Gallardo et al., 1999, 2004b). Все, что известно к настоящему времени об этих животных, по-видимому, доказывает, что гибридное, сопровождающееся полиплоидизацией, видообразование у млекопитающих действительно может наблюдаться.

Семейство октодонтид представляет собой необычную группу южноамериканских грызунов, населяющих засушливые равнины и предгорья Анд. Из 13 видов семейства большая часть имеет в соматических клетках от 54 до 58 хромосом, один вид 78 хромосом и, наконец, два вида резко выделяются по этому признаку. Красная вискашевая крыса *Tympanoctomys barrerae* имеет самое большое среди млекопитающих число хромосом в соматическом наборе — 102 хромосомы, а золотая вискашевая крыса *Pipanaoctomys aureus* — 92 хромосомы. По содержанию ДНК животные также примерно вдвое отличаются от близких видов. Средний размер генома, вычисленный для 31 вида подотряда хистрикогнатных грызунов (Hystricognathi, order Rodentia) составляет $7,9 \pm 1,9$ пг на ядро; для *Tympanoctomys barrerae* этот показатель составляет 16,8 пг, а для *Pipanaoctomys aureus* — 15,34 пг (Gallardo et al., 2003, 2004a, b).

Самым полезным для понимания происхождения вискашевых крыс было, конечно, изучение мейоза. Мужской мейоз *Tympanoctomys barrerae* характеризуется строгим образованием 51 бивалента, и в этом отношении совершенно соответствует картине, наблюдаемой у диплоидных видов. Кроме того, во всех клетках наблюдалось типичное соединение конец в конец двух половых хромосом XY. Мужской мейоз у *Pipanaoctomys aureus* также подобен диплоидному, он показывает 46 бивалентов и соединение конец в конец половых хромосом.

Метафаза митотических делений, описанная по препаратам костного мозга *Pipanaoctomys aureus* показывает в соматических клетках 92 двуплечие хромосомы, которые включают 25 пар метацентриков и субметацентриков и 19 пар субтелоцентрических хромосом. Большинство из них, как сообщают авторы, удается сгруппировать по четыре по сходству размеров и формы (Gallardo et al., 2004b, fig. 3A). Некоторые «четверки» (образованные парами 4–5, 12–13, 18–19) состоят из очень сходных хромосом. Другие (22–23, 37–38, 43–44) «имеют парное сходство», то есть распадаются на пары гомологов. Субметацентрическая пара 1 и субтелоцентрическая пара 28 не могут быть выстроены как остальные хромосомы (они, по-видимому, затронуты процессом «диплоидизации»). Пара, имеющая вторичную перетяжку, маркирует у Octodontidae хромосому, несущую ядрышковый организатор. Как и у *Tympanoctomys barrerae*, у *Pipanaoctomys aureus* вторичная перетяжка присутствует только на двух хромосомах.

X-хромосомами Галлардо называет самые крупные в кариотипе субметацентрики (Gallardo et al., 1999). Как и у других октодонтид (включая *Tympanoctomys barrerae*), Y-хромосомой у *Pipanaoctomys aureus* является единственный в кариотипе акроцентрик (Gallardo et al., 1999). Дополнительным, может быть, менее надежным указанием на тетраплоидность *Tympanoctomys barrerae* и *Pipanaoctomys aureus* Галлардо считает увеличенные размеры клеток и головки спермиев (Gallardo et al., 2002, 2003)².

Таким образом, собранные Галлардо и его соавторами факты делают мнение о тетраплоидности двух необычных видов грызунов весьма вероятным. Нужно признать, что в некоторых группах животного царства — у рыб, земноводных, ящериц, насекомых — гибридизация действительно распространена довольно широко. Но важно принять во внимание, что по большей части она создает клональные формы — диплоидные, триплоидные, тетраплоидные, иногда достигающие и более высоких степеней полиплоидии, из-за нарушения мейоза неспособные размножаться половым путем. Поэтому так интересны и трудны для интерпретации случаи, когда гибридизация сочетается с сохранением двуполого размножения, как это имеет место у южноамериканских грызунов семейства Octodontidae. Оценка эволюционных способностей тетраплоидных видов октодонтид может быть двоякой. С одной стороны, можно думать, что их двуполое размножение действительно служит эффективной рекомбинации, обеспечивающей виду полиморфизм и богатое разнообразие свойств каждой особи индивидуальных сочетаний генов. С другой стороны, можно допустить, что октодонтиды только имитируют полноценное половое размножение, оставаясь по существу клональными видами.

² Стремясь собрать как можно более убедительный набор аргументов в пользу тетраплоидности двух обсуждаемых видов Octodontidae, исследователи подтвердили наличие в кариотипе самки четырех X-хромосом, а в кариотипе самца трех X-хромосом и одной Y-хромосомы, и провели еще несколько специальных тестов, включающих гибридизацию тотальной ДНК и пр.

Кариотип октодонтид скорее свидетельствует в пользу второй возможности. Большая часть хромосом представлена четырьмя гомологами, но в мейозе не образуется квадριвалентов, а они подразделены на две гемеиологичные пары. Во время кроссинговера только хромосомы, полученные от одного из предковых видов, обмениваются между собой участками. Таким образом, в мейозе тетраплоидного вида происходит независимая рекомбинация двух диплоидных предковых хромосомных наборов, которые никогда не смешиваются и не обмениваются аллелями. Гибридное состояние, возникшее при скрещивании предковых видов, сохраняется, несмотря на постоянное двуполое размножение.

Итак, основные достижения популяционной генетики, по существу, относятся только к двуполом, полиморфным, нормально рекомбинирующим видам. В рамках устоявшихся представлений развитие полиморфных популяций рассматривается как результат изменения частот генов, как **преобразование единого генофонда популяции**, слагающегося из индивидуальных, постоянно меняющихся генотипов особей (Timoféeff-Ressovsky, 1939; Dobzhansky, 1941, 1955; Майр, 1947, 1968; Симпсон, 1948; Тимофеев Ресовский и др., 1969, 1973; Воронцов, 1980, 2004). Развитие клональных популяций идет иначе — путем вытеснения одних клонирующихся генотипов другими; меняются не частоты **отдельных генов**, а частоты целых неизменных **неделимых генотипов** (Гребельный, 2008).

При клонировании нет места постепенному накоплению мелких изменений. Поэтому, учитывая новые данные о разнообразии генетических систем животных и разнообразии способов клонального размножения, приводящего к совсем иным популяционно-генетическим последствиям, чем «обычное», знакомое половое размножение, в настоящее время нет смысла противопоставлять эволюционные дарвинистические представления сальтационизму и отвергать возможность сальтационного видообразования.

Литература

- Болховских З. В., Гриф В. Г., Захарьева О. И., Матвеева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 927 с.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, № 8. С. 936–960.
- Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журнал Всесоюзного химического общества. 1980. Т. 25, № 3. С. 295–314.
- Воронцов Н. Н. Эволюция, видообразование, система органического мира. М.: Наука, 2004. 365 с.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Гребельный С. Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. СПб.: ЗИН РАН, 2008. 287 с.
- Дубинин Н. П., Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журнал экспериментальной биологии. 1931. Т. 7, вып. 5–6. С. 463–479.
- Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция. I. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Биологический журнал. 1932. Т. 1, № 5–6. С. 52–95.
- Камелин Р. В. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического ин-та РАН. Прил. 1. 2009. С. 141–149.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд. иностр. лит., 1947. 504 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1979. 597 с.

- Мэйнард-Смит Дж. Эволюция полового размножения. М. : Мир, 1981. 271 с.
- Ромашов Д. Д. Об условиях «равновесия» в популяции // Журнал экспериментальной биологии. Сер. А. 1931. Т. 7, вып. 4. С. 442–454.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М. : Гос. изд. иностр. лит., 1948. 358 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1969. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М. : Наука, 1973. 277 с.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журнал экспериментальной биологии. 1926. Сер. А. Т. 2, вып. 1. С. 3–54.
- Beçak M., Kobashi L. S. Evolution by polyploidy and gene regulation in Anura // Genetics and Molecular Research. 2004. Vol. 3. №. 2. P. 195–212.
- Darlington C. D. Polyploidy in animals // Nature (London). 1953. Vol. 171. P. 191–194.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1937 (1st ed.) 364 p., 1941 (2nd ed.) 446 p., 1951 (3^d ed.).
- Dobzhansky Th., A review of some fundamental concepts and problems of population genetics // Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology. 1955. Vol. 20. P. 1–15.
- Gallardo M. H., Bickham J. W., Honeycutt R. L., Ojeda R. A., Köhler N. Discovery of tetraploidy in a mammal // Nature. 1999. Vol. 401. P. 341–341.
- Gallardo M. H., Bickham J. W., Kausel G., Köhler N., Honeycutt R. L., Gradual and quantum genome size shifts in the hystricognath rodents // Journal of Evolutionary Biology. 2003. Vol. 16. P. 163–169.
- Gallardo M. H., Mondaca F. C., Ojeda R. A., Köhler N., Garrido R. L. Morphological diversity in the sperms of caviomorph rodents // Mastozoología Neotropical. 2002. Vol. 9. P. 159–170.
- Gallardo M. H., Garrido O., Bahamonde R. and González M. Gametogenesis and nucleotypic effects in the tetraploid red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae) // Biological Research. 2004a. Vol. 37. P. 767–775.
- Gallardo M. H., Kausel G., Jiménez A., Bacquet C., Ganzález C., Figueroa J., Köhler N., Ojeda R. Whole-genome duplications in South American desert rodents (Octodontidae) // Biological Journal of the Linnean Society. 2004b. Vol. 82. P. 443–451.
- Ikematsu W., Yamane S. Ecological studies of *Corbicula leana* Prime. III // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. 1977. Vol. 43. P. 1139–1146.
- Komaru A., Konishi K. Non-reductional spermatozoa in three shell color types of the freshwater clam *Corbicula fluminea* // Zoological Science (Japan). 1999. Vol. 16. № 1. P. 105–108.
- Komaru A., Konishi K., Nakayama I., Kobayashi T., Sakai H., Kawamura K. Hermaphroditic freshwater clams in the Genus *Corbicula* produce non-reductional spermatozoa with somatic DNA content // Biological Bulletin, 1997. Vol. 193. P. 320–323.
- Komaru A., Kawagishi T., Konishi K. Cytological evidence of spontaneous androgenesis in the freshwater clam *Corbicula leana* Prime // Development Genes and Evolution. 1998. Vol. 208. P. 46–50.
- Kono T. Genomic imprinting is a barrier to parthenogenesis in mammals // Cytogenetic and Genome Research. 2006. Vol. 113. P. 31–35.
- Kraemer L. R., Galloway M. L. Larval development of *Corbicula fluminea* (Müller): An appraisal of its heterochrony // American Malacological Bulletin, 1986. Vol. 4. P. 61–79.
- Löve Á., Löve D., Pichi-Sermolli R. E. G. Cytotaxonomical atlas of the Pteridophyta. Vaduz : Cramer, 1977. 398 p.
- Matthey R. Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae) // Chromosoma. 1952. Vol. 5. P. 113–138.
- Matthey R. À propos de la polyploidie animale; réponse à un article de C. D. Darlington // Revue suisse de zoologie. 1953. Vol. 60. № 3. P. 466–471.
- Maynard-Smith J. What use is sex // Journal of Theoretical Biology. 1971a. Vol. 30. P. 319–335.

- Maynard-Smith J. The origin and maintenance of sex // Group Selection / ed. by C. Williams. Chicago : Aldine-Atherton, 1971b. P. 163–175.
- Maynard-Smith J. The evolution of sex. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1978.
- Miyazaki I. On the development of bivalves belonging to the genus *Corbicula* // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. 1936. Vol. 5. P. 249–254. (In Japanese with English abstract.)
- Moses M. J., Yerganian G. Desoxypentose nucleic acid (DNA) content and cytotaxonomy of several Cricetinae (hamster) // Genetics. 1952. Vol. 37. P. 607–608.
- Okamoto A., Arimoto B. Chromosomes of *Corbicula japonica*, *C. sandai* and *C. leana* (Bivalvia: Corbiculidae) // Venus. 1986. Vol. 45. P. 194–202.
- Sachs L. Polyploid evolution and mammalian chromosomes // Heredity. 1952. Vol. 6. P. 357–364.
- Soltis D. E., Soltis P. S. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy // Critical Reviews in Plant Sciences. 1993. Vol. 12. P. 243–273.
- Timoféeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1939. Bd. 76. S. 158–218.
- Van Dijk P., Hartog M., Van Delden W., 1992. Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media* L. // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 46. P. 315–331.
- Wittzell, H., 1999. Chloroplast DNA variation and reticulate evolution in sexual and apomictic sections of dandelion // Molecular Ecology. Vol. 8. P. 2023–2035.
- Wright S. Evolution of mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. № 1. P. 97–159.

Non-Darwinian Speciation by Means of Saltation in the Light of Modern Knowledge of Genetics and Genomics

S. D. Grebelnyi

Zoological Institute RAS
St. Petersburg, Russia: actinia@zin.ru

The followers of the synthetic theory of evolution consider the gradual coming into being as the main or even the only possible mode of speciation based on new mutations, allele shifts and creation of new gene sets, which are supported by natural selection, in the results of the sexual recombination. However, the data on diversity of genetic systems of species (i.e. modes of reproduction and allelic polymorphism maintenance) in different fishes, reptiles, invertebrates and higher flowering plants, which have been obtained by now, show that many isolated populations, races, species, or even some taxa of a larger rank were undoubtedly isolated from their ancestors by a sudden change — saltation, accompanied with recombination stoppage. Many clonal and hemi-clonal species, which have been studied by use of modern methods of karyology and molecular genetics, occurred to have originated by means of hybridization often followed by polyploidization. The reproductive isolation of such forms from their ancestors is caused by a hybrid state of their chromosome sets and higher ploidy, which can not be the results of gradual accumulation of small differences. So, getting into account all the recent data on diversity of animalian genetic systems and mechanisms of clonal reproduction, which lead to quite different consequences than «familiar» sexual reproduction, one does not need in opposing Darwinian evolutionary concept to saltationism in order to reject the probability of speciation via saltation.

Keywords: speciation, saltation, gradualism, hybridization, recombination, cloning, reproductive isolation, polyploidy.

ЗАБОТА О ПОТОМСТВЕ, ТАКТИЛЬНАЯ СТИМУЛЯЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ СОЦИАЛЬНОСТИ У ГРЫЗУНОВ

В. С. Громов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Москва, Россия: vsгромов@mail.ru

Под эволюцией социальности у грызунов подразумевается переход от одиночного образа жизни к семейно-групповому. Этот переход сопровождается снижением частоты агрессивных актов во взаимодействиях между членами группы (в особенности между половыми партнерами) и проявлением активной заботы о потомстве у самцов. Прямая забота о потомстве, связанная с тактильной стимуляцией детенышей, имеет исключительное значение для укрепления социальных связей. Высокий уровень тактильной стимуляции детенышей способствует повышению родительской заботы по достижении ими половой зрелости, а также укреплению парных связей; напротив, недостаток тактильной стимуляции отрицательно сказывается на формировании родительского поведения и отношениях между партнерами. Основным фактором, способствующим укреплению социальных связей, следует признать высокий родительский вклад самцов, а тактильную стимуляцию можно рассматривать в качестве одного из проксимальных механизмов эволюции социальности у грызунов.

Ключевые слова: грызуны, родительское поведение, эволюция, социальность.

В основе теоретических построений, объясняющих эволюцию сложных форм социальной организации, т. е. эволюцию социальности, лежит анализ факторов и механизмов естественного отбора, способствующих становлению группового образа жизни (Crook, 1970; Alexander, 1974; Crook et al., 1976). При сравнительном анализе социальности грызунов невозможно обойтись без классификации элементарных внутривидовых группировок, и такая классификация разработана в приложении к пространственно-этологической структуре популяций грызунов с выделением четырех основных типов (I–IV), которые можно рассматривать как грады социальности — от простых (примитивных) форм социальной организации до наиболее сложных (Громов, 2008).

Для условно одиночных видов (тип I) характерно использование взрослыми особями относительно обособленных индивидуальных участков благодаря охране их границ или, по крайней мере, внутреннего «ядра» участка. Взаимоотношения между взрослыми особями основаны на территориальном доминировании, характерном преимущественно для самок, и иерархии доминирования во временных агрегациях самцов. Система спаривания — промискуитет или полигиния. Самцы образуют временные альянсы с самками на очень короткий срок — от нескольких часов до нескольких суток. Самки выращивают потомство без участия самцов.

У видов с постоянными агрегациями взрослых особей (тип II) степень обособленности участков обитания самок высока, но участки обитания самцов значительно перекрываются. У самцов, конкурирующих за самок в период размножения, формируется иерархия доминирования. Система спаривания — промискуитет или полигиния. Самцы объединяются с самками лишь на относительно короткий

период (максимум — две недели). Самки выращивают потомство без заметного участия самцов.

Дальнейшее усложнение социальной организации происходит за счет образования семейных пар и семейных групп. У видов со слабо консолидированными семейными группами (тип III) самец с самкой, образующие пару, занимают перекрывающиеся участки обитания. Взаимоотношения между половыми партнерами и другими членами семейной группы, к которым относится исключительно потомство семейной пары, характеризуются толерантностью. Иерархия выражена слабо и проявляется в доминировании взрослых особей над молодыми членами группы. Молодняк, достигший половой зрелости, расселяется. Иногда образуются моногамные пары, но половые партнеры (особенно самцы) в сезон размножения спариваются с особями из соседних семей, поэтому наряду с моногамией отмечается полигиния и полиандрия. У ряда видов самцы принимают участие в воспитании потомства.

Тип IV объединяет виды с семейными группами, отличающимися сложной социальной организацией и кооперацией в различных формах деятельности. В составе семейной группы выделяется репродуктивное «ядро» (семейная пара или самец с двумя-тремя самками, реже самка с двумя-тремя самцами), а также от одного до нескольких выводков молодых зверьков. Внутригрупповые отношения характеризуются высокой степенью толерантности; агрессивные взаимодействия крайне редки. Хорошо выражена возрастная иерархия, проявляющаяся в доминировании взрослых особей над молодыми, а среди молодняка — доминирование особей старшего возраста над младшими. Нередко образуются моногамные пары, но половые партнеры в сезон размножения могут спариваться с особями из соседних семейных групп, поэтому, наряду с моногамией, отмечается полигамия, факультативная полигиния и полиандрия. Взрослые самцы и полувзрослые члены группы проявляют активную заботу о детенышах. Прочность парных связей у этой категории видов наиболее высока.

К. Лоренц, изучавший, в основном, поведение рыб и птиц, установил, что формирование сложных группировок в сообществах животных начинается с укрепления парных связей, которое происходит за счет ритуализации агрессивных взаимодействий (Lorenz, 1966). Это правило прослеживается и у грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры (Громов, 1997). В частности, у тамарисковой песчанки *Meriones tamariscinus*, относящейся к условно одиночным видам (тип I), а также у полуденной песчанки *M. meridianus*, в популяциях которой образуются агрегации взрослых особей с перекрывающимися участками обитания (тип II), доля агрессивных контактов во взаимодействиях между половыми партнерами очень высока. Напротив, у видов с семейными группами, например *M. libycus* (тип III) и *M. unguiculatus* (тип IV), агрессивные взаимодействия между половыми партнерами редки, а ритуализованные и миролюбивые контакты преобладают над всеми другими. Снижение частоты агрессивных взаимодействий при переходе от типа I к типу IV отражает тенденцию укрепления парных связей и смену репродуктивной стратегии от промискуитета к поведенческой моногамии.

Сравнительный анализ взаимодействий между половыми партнерами и родительского поведения у четырех других видов грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры (серый хомячок *Cricetulus migratorius* (тип I), красная полевка *Clethrionomys rutilus* (тип II), обыкновенная полевка *Microtus arvalis* (тип III) и полевка Брандта *Lasiopodomys brandti* (тип IV)) показал, что переход от одиночного

к семейно-групповому образу жизни сопровождается не только снижением частоты агрессивных актов и ритуализацией поведения, но и проявлением активной заботы о потомстве у самцов (Gromov, 2005; Gromov et al., 2006; Громов, 2008, 2009а). Забота о потомстве у грызунов проявляется в двух формах — прямой (кормление, обогревание и вылизывание детенышей) и косвенной (устройство гнезда и доставка корма в гнездо) (Kleiman, 1977). Для успешного выживания и нормального развития выводков наиболее важна прямая родительская забота, выражающаяся не только в кормлении детенышей, но и в постоянных тактильных контактах с ними, среди которых особо следует выделить скучивание родителей с детенышами для их обогрева и регулярное вылизывание (груминг), обеспечивающие необходимую тактильную (соматосенсорную) стимуляцию детенышей.

У серого хомячка *C. migratorius* заботу о потомстве проявляют только самки, агрессивно реагирующие на самцов, приближающихся к гнезду. В связи с этим парные связи у этого вида следует признать самыми слабыми, что свойственно всем грызунам с примитивной социальной организацией (тип I). У трех указанных выше видов полевок парные связи более прочные, самцы и самки могут одновременно находиться в гнезде, а самцы, к тому же, проявляют в той или иной степени выраженную заботу о потомстве. Вместе с тем обнаруживаются существенные межвидовые различия, связанные с типом пространственно-этологической структуры. У красной полевки *C. rutilus* (тип II) самцы в пяти парах из десяти избегали находиться в одном гнезде с самкой и детенышами. В остальных парах они периодически обогревали детенышей в гнезде и изредка вылизывали. В среднем, самцы и самки *C. rutilus* совместно проводили в гнезде с детенышами значительно меньше времени, чем родительские пары *M. arvalis* и *L. brandti*. В свою очередь, у *M. arvalis* (тип III) этот показатель был достоверно ниже, чем у *L. brandti* (тип IV). Длительность чисток партнера в семейных парах *L. brandti* была достоверно более высокой, чем у *C. rutilus* и *M. arvalis*. Что касается продолжительности вылизывания детенышей, то у самок сравниваемых видов достоверных различий не обнаружено. Напротив, самцы полевок, ведущих семейно-групповой образ жизни (*M. arvalis*, *L. brandti*) вылизывали детенышей достоверно дольше, чем самцы *C. rutilus*. Более подробные количественные данные приведены в ранее опубликованных работах (Gromov, 2005; Gromov et al., 2006; Громов, 2008, 2009а).

Результаты этих исследований позволяют сделать следующие выводы. Во-первых, в рассматриваемом ряду видов при переходе от типа I к типу IV обнаруживается отчетливая тенденция укрепления парных связей, проявляющаяся в увеличении времени совместного пребывания взрослых особей в гнезде, а также продолжительности чисток партнера. Во-вторых, возрастает забота о потомстве, причем, главным образом, за счет увеличения родительского вклада самцов, который практически отсутствует у *C. migratorius* (тип I), минимален у *C. rutilus* (тип II) и максимален у *L. brandti* (тип IV). Таким образом, совокупный родительский вклад, оцениваемый по продолжительности нахождения взрослых особей в гнезде и вылизывания (груминга) детенышей, можно признать минимальным у видов с примитивной социальной организацией (тип I), у которых о потомстве заботятся только самки, и наиболее высоким у видов с семейно-групповым образом жизни (тип IV), поскольку заботу о детенышах проявляют оба родителя, а также полувзрослые члены группы. Важно отметить, что прямая родительская забота связана с различными формами тактильной

стимуляции детенышей (скупивание с ними и груминг), и уровень этой стимуляции также растет в ряду сравниваемых видов.

Высокий уровень родительской заботы у видов с семейно-групповым образом жизни обеспечивается, прежде всего, дополнительным участием самцов. Они, естественно, не кормят детенышей молоком и значительно уступают самкам по такому показателю, как продолжительность вылизывания детенышей. Однако прямая забота, проявляющаяся в обогревании и тактильной стимуляции детенышей, имеет исключительно важное значение для укрепления социальных связей и, по-видимому, способствует филопатрии молодняка, в особенности молодых самок, которые у не-семейных (слабосоциальных) видов покидают выводковые норы по окончании молочного вскармливания и расселяются. У видов с семейно-групповой организацией благодаря филопатрии молодняка нередко формируются сложные семьи, в состав которых входит несколько самок, а в некоторых случаях — и несколько самцов, заботящихся о потомстве, как, например, у *Heterocephalus glaber* (Jarvis, 1981).

Эксперименты с перекрестным выкармливанием детенышей у полевок *Microtus pennsylvanicus* и *M. ochrogaster* (McGuire, 1988), а также у особей из разных популяций *M. ochrogaster* (Roberts et al., 1998), показывают, что молодые самцы «наследуют» стереотип родительского поведения отца, и если последний проявляет повышенную заботу о потомстве, то у молодых особей того же пола закрепляется стереотип поведения «заботливого отца», и наоборот. В наших экспериментах с монгольскими песчанками *Meriones unguiculatus*, выращенными в неполных семейных группах (без взрослого самца), обнаружен противоположный эффект: молодые самцы, не имевшие контактов с взрослым самцом, по достижении половой зрелости заботились о собственных детенышах в меньшей степени, чем самцы, выросшие в семьях с двумя родителями (Громов, 2009б). Подобные трансформации родительского поведения, происходящие не только у самцов, но и у самок, могут закрепляться в чреде поколений, и этот феномен, несомненно, имеет эпигенетическую природу (Шишкин, 1988).

Следует отметить, что роль тактильной стимуляции в формировании сложных форм социальной организации грызунов практически не изучена. Однако исследования, проведенные преимущественно на лабораторных крысах, показывают, что тактильная стимуляция детенышей на ранних стадиях постнатального онтогенеза (в период молочного вскармливания) является важным фактором, влияющим на развитие центральной нервной системы и формирование социального, в том числе родительского, поведения (Hofer, 1978). В частности, установлено, что у искусственно выкормленных самок крыс значительно сокращается время, затрачиваемое на «насиживание» и вылизывание детенышей. Однако если выкормышей регулярно поглаживать мягкой кисточкой в области живота и гениталий, имитируя материнскую заботу и обеспечивая необходимый уровень тактильной стимуляции, то материнское поведение у них впоследствии нормализуется (Gonzalez et al., 2001).

Тактильная стимуляция вызывает изменения в лобных отделах коры головного мозга, гиппокампе и других центрах лимбической системы и существенно влияет на развитие функциональных связей в гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системе (Pascual, Figueroa, 1996; Rosenzweig, Bennet, 1996). Недостаток тактильной стимуляции приводит к заметным трансформациям в развитии средней преоптической области гипоталамуса (medial preoptic area) и связанных с ней центров головного мозга (Numan, 1994). Определенные изменения происходят также в развитии рецепторных систем и секреции ряда медиаторов и гормонов, в частности оксито-

цина и вазопрессина (Insel, 1997; Nelson, Panksepp, 1998). В целом это отражается на структуре социального, и в особенности родительского, поведения, поскольку именно средняя преоптическая область ответственна за его активацию (Hutchison, Steimer, 1984), а окситоцин и вазопрессин относятся к гормональным регуляторам родительского поведения (Reburn, Winne-Edwards, 1989; Insel, 1990, 1997; Winne-Edwards, 2001). Кратко можно резюмировать: высокий уровень тактильной стимуляции детенышей способствует повышению родительской заботы по достижении ими половой зрелости, а также укреплению парных связей; напротив, недостаток тактильной стимуляции отрицательно сказывается на формировании родительского поведения и отношениях между партнерами.

Исследования, проведенные на видах с семейно-групповым образом жизни, свидетельствуют, что детеныши, воспитываемые двумя родителями, получают дополнительную тактильную стимуляцию со стороны самцов, тогда как потомство, за которым ухаживает только самка (у слабосоциальных видов), лишено этого. Опираясь на результаты экспериментов с выращиванием детенышей в разных условиях (McGuire, 1988; Roberts et al., 1998; Gonzalez et al., 2001; Громов, 2009б), можно сделать вывод: именно участие самцов в воспитании потомства является решающим фактором формирования в будущем у особей этого пола стереотипа поведения «заботливых отцов», столь характерного для грызунов с семейно-групповым образом жизни. Более того, дополнительная тактильная стимуляция со стороны самцов в отношении и половых партнеров, и детенышей способствует укреплению парных и семейных связей. Следовательно, тактильную стимуляцию можно рассматривать в качестве одного из проксимальных механизмов социализации, играющих, несомненно, важную роль в эволюции социальности, т. е. перехода к семейно-групповому образу жизни, у грызунов.

На основе проведенных исследований разрабатывается концепция, предусматривающая обратимые эволюционные трансформации пространственно-этологической структуры популяций грызунов, обеспечивающие переход от одиночного к семейно-групповому образу жизни. В этой концепции основным фактором, способствующим укреплению социальных связей, признается дополнительный родительский вклад самцов. Уровень этого вклада широко варьирует у каждого вида. Так, у грызунов, ведущих семейно-групповой образ жизни, например *M. arvalis*, обнаруживаются самцы, демонстрирующие слабую заботу о потомстве. Напротив, у слабосоциальных видов встречаются отдельные самцы, проявляющую активную заботу о детенышах. Следовательно, любой вид имеет потенциальную возможность к трансформации социальной структуры. В условиях, благоприятствующих формированию семейных групп (например, если особи-одиночки не способны успешно конкурировать с семейными группировками, в которых для выполнения трудоемких процессов, связанных с рытьем нор, сооружением убежищ или добычей корма, объединяются усилия многих особей), возрастает доля семейных пар, в которых о потомстве заботятся оба родителя. В других условиях более конкурентоспособными оказываются самцы, не заботящиеся о потомстве, но стремящиеся повысить свой репродуктивный успех путем спаривания с наибольшим (по возможности) числом самок. Таким образом, эволюционная трансформация социальной структуры с одинаковым успехом может идти в любом направлении — от простого к сложному, и наоборот.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 07-04-00142).

Литература

- Громов В. С. Пространственные отношения и социальная структура у песчанок рода *Meriones* (Gerbillinae, Rodentia) // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58. № 2. С. 35–54.
- Громов В. С., Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М. : Тов-во научных изданий КМК, 2008. 582 с.
- Громов В. С. Забота о потомстве у красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в лабораторных условиях // Сибирский экологический журнал. 2009а. Т. 16. № 3. С. 467–473.
- Громов В. С. Взаимодействия партнеров в семейных парах, забота о потомстве и роль тактильной стимуляции в формировании родительского поведения монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) в лабораторных условиях // Известия РАН. Сер. биол. 2009б. № 5. С. 569–579.
- Пишукин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М. : Недра, 1988. С. 142–168.
- Alexander R. D. The evolution of social behavior // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. Vol. 5. P. 325–383.
- Crook J. H. Social organization and the environment: Aspects of contemporary social ethology // Animal Behaviour. 1970. Vol. 18. P. 197–209.
- Crook J. H., Ellis J. E., Goss-Custard J. D. Mammalian social systems: Structure and function // Animal Behaviour. 1976. Vol. 24. P. 261–274.
- Gonzalez A., Lovic V., Ward G. R., Wainwright P. E., Fleming A. S. Intergenerational effects of complete maternal deprivation and replacement stimulation on maternal behaviour and emotionality in female rats // Developmental Psychobiology. 2001. Vol. 38. P. 11–32.
- Gromov V. S. Parental care in captive Brandt vole (*Lasiopodomys brandti*) // Russian Journal of Theriology. 2005. Vol. 4 (2). P. 137–145.
- Gromov V. S., Surov A. V., Ryurikov G. B. Maternal care in captive grey hamster *Cricetulus migratorius* (Rodentia, Cricetidae) // Russian Journal of Theriology. 2006. Vol. 5 (2). P. 73–77.
- Hofer M. A. Hidden regulatory processes in early social relationships // Perspectives in Ethology / eds. P. P. G. Bateson, P. H. Klopfer. N. Y. : Plenum Press, 1978. P. 135–166.
- Hutchison J. B., Steimer T. Androgen metabolism in the brain: Behavioral correlates // Progress in Brain Research. 1984. Vol. 61. P. 23–51.
- Insel T.R. Oxytocin and maternal behaviour // Mammalian Parenting / eds. N.A. Drasnegor, R.S. Bridges. N. Y. : Oxford Univ. Press, 1990. P. 260–280.
- Insel T. A neurobiological basis of social attachment // American Journal of Psychiatry. 1997. Vol. 154. P. 726–735.
- Jarvis J. U. M. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies // Science. 1981. Vol. 212. P. 571–573.
- Kleiman D. G. Monogamy in mammals // Quarter Reviews in Biology. 1977. Vol. 52. P. 39–69.
- Lorenz K. On Aggression. N. Y. : Harcourt Brace & World, 1966. 269 p.
- McGuire B. Effects of cross-fostering on parental behavior of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // Journal of Mammalogy. 1988. Vol. 69. P. 332–341.
- Nelson E., Panksepp J. Brain substrates of infant-mother attachment: contributions of opioids, oxytocin and norepinephrin // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. 1998. Vol. 22. P. 437–452.
- Numan M. Maternal Behavior // The Physiology of Reproduction / eds E. Knobil, J. D. Neill. N. Y. : Raven Press, 1994. P. 221–302.
- Pascual R., Figueroa H. Effects of preweaning sensorimotor stimulation on behavioral and neuronal development in motor and visual cortex of the rat // Biology of Neonate. 1996. Vol. 69. P. 399–404.
- Reburn C. J., Winne-Edwards K. E. Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal // Hormones and Behaviour. 1989. Vol. 35. P. 163–176.

- Roberts R. L., Williams J. R., Wang A. K., Carter C. S.* Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: Influence of the sire and geographic variation // *Animal Behaviour*. 1998. Vol. 55. P. 1131–1140.
- Rosenzweig M. R., Bennet E. L.*, Psychobiology of plasticity: Effects of training and experience on brain and behavior // *Behavioural Brain Research*. 1996. Vol. 78. P. 57–65.
- Winne-Edwards K. E.* Hormonal changes in mammalian fathers // *Hormones and Behaviour*. 2001. Vol. 40. P. 139–145.

Parental Care, Tactile Stimulation and Evolution of Sociality in Rodents

V. S. Gromov

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
Moscow, Russia: vs_gromov@mail.ru

Sociality in rodents means a family-group mode of life. Factors promoting pair-bonding appears to be of crucial importance for evolution towards sociality. Social species differ from solitary ones because of a higher rate and lasting duration of tactile contacts between mates (brooding and grooming) and biparental care of young (especially brooding and grooming pups). The results of our studies support the hypothesis that additional tactile stimulation of pups by parents, as well as limitation of such stimulation, leads to substantial alteration of their behavior (especially parental one) after maturation. Behavioral alteration caused by limitation of tactile stimulation was found to be expressed by weakening of pair bonds and reduced paternal care. Tactile stimulation is considered a proximate mechanism that promotes pair-bonding and higher rate of paternal care. Paternal investment expressed by direct care of young seems to be an essential factor responsible for the evolution towards sociality in rodents.

Keywords: rodents, care of young, evolution, sociality.

СЦЕНАРИЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ МИКРОБА ЧУМЫ *YERSINIA PESTIS* КАК ЭНЦИКЛОПЕДИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ «ДАРВИНСКОЙ» ЭВОЛЮЦИИ

В. В. Сунцов*, Н. И. Сунцова**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН;

**Экологический центр Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова

Москва, Россия: vvsuntsov@rambler.ru

Возбудитель чумы — облигатный паразит диких норových грызунов и зайцеобразных. Молекулярно-генетическими методами показано, что он дивергировал от мало-вирулентного сапрозоонозного возбудителя псевдотуберкулеза *Y. pseudotuberculosis* O:1b — кишечного паразита широкого круга самых разнообразных животных — не более 20 тыс. лет назад. Превалирует мнение, что свойства высокой вирулентности и патогенности у чумного микроба возникли путем горизонтального переноса генов (ГПГ). Согласно положениям современного дарвинизма, в противоположность концепции ГПГ, формирование чумного микроба должно проходить относительно медленно, постепенно, градуально, в промежуточной среде через переходные формы. Такой сценарий мы воссоздали на основе экологического (адапционистского) подхода. Промежуточной средой стала паразитарная система «сурок *Marmota sibirica* — блоха *Oropsylla silantiewi*», а основным принципом видообразования микроба чумы был градуализм — относительно быстрая, но постепенная (не одноактная) гостальная специализация. Предложенный сценарий может быть использован как энциклопедическая биологическая модель для иллюстрации многих положений синтетической теории эволюции.

Ключевые слова: *Yersinia pestis*, эволюция, градуализм, промежуточная среда, переходные формы.

После выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение видов» прошло полтора столетия. Но горячие споры и острые дискуссии в отношении главных факторов, принципов и механизмов эволюционных процессов продолжают и поныне. Для оценки уже существующих и развития новых эволюционных доктрин, парадигм, теорий, концепций и положений теории эволюции остаются перманентно востребованными простые наглядные понятные широкому кругу исследователей разных специализаций репрезентативные биологические модели. Одной из таких моделей, «работающей» на доктрину современного дарвинизма, или синтетическую теорию эволюции (СТЭ), может стать сценарий происхождения и эволюции микроба чумы. Помимо теоретической ценности, этот сценарий имеет и прямое прикладное значение в медицинской практике и для совершенствования системы биобезопасности общества.

Чума — особо опасная болезнь животных и человека. Ее возбудителя — микроба *Yersinia pestis* — относят к облигатным паразитам крови диких норových грызунов и зайцеобразных. В последнее десятилетие надежды на раскрытие секретов происхождения и эволюции чумного микроба (построение филогенетического древа бактерий рода *Yersinia*), как и возбудителей многих других зоонозов, связывают с развитием молекулярно-генетических (МГ) методов исследований. МГ-методами показано, что микроб чумы в геологическом масштабе времени недавно, не ранее

20 тыс. лет назад, образовался из маловирулентного сапрозоонозного псевдотуберкулезного микроба *Y. pseudotuberculosis* O:1b, кишечного паразита широкого круга самых разнообразных животных (Achtman et al., 1999, 2004; Skurnik et al., 2000). При этом в эволюционных построениях руководствуются в основном парадигмой горизонтального переноса генов (ГПГ), которая отражает сальтационистский подход к проблеме эволюции прокариот. Помимо мутаций, рекомбинаций, делеций, инактиваций генов, процесс видообразования связывают с решающей ролью «горизонтального» встраивания в геном исходного микроба крупных экзогенных генетических структур, в частности специфических плазмид *pPst* и *pFra* (которые одновременно почему-то именуют специфическими, то есть свойственными только чумному микробу?), кодирующих синтез пестицина и капсьюльного антигена F1, ответственных за наиболее существенные адаптивные признаки — высокий уровень вирулентности и патогенности. Однако этот сальтационистский подход не согласуется с положениями СТЭ. Разовое встраивание крупных экзогенных генетических структур и образование жизнеспособного организма, дающего репродуктивное потомство во многих последующих поколениях, согласно классическим представлениям, нонсенс. Такие макромутанты нежизнеспособны в естественной среде из-за нарушения морфофизиологических корреляций и координаций органов (органовидов, органелл) и целостных организмов.

В эволюционных МГ-исследованиях, в силу сальтационистского подхода, задача выявления и всесторонней характеристики переходной среды и промежуточных форм в видообразовательных процессах не ставится. Убедительных данных для иллюстрации «горизонтальной» эволюции живых организмов *in vivo* не предложено.

Дарвинский подход в его современной трактовке (СТЭ) рассматривает преобразование какой-либо местной (локальной) популяции исходного вида в локальную (местную) популяцию другого вида как постепенный, градуальный процесс, совершающийся в переходной среде через промежуточные формы. Дидактических моделей, наглядно отражающих такой классический эволюционный процесс, в современной биологической науке можно отыскать немного. Поэтому сценарий происхождения и эволюции микроба чумы, воссозданный нами на основе экологических исследований паразитарной системы «монгольский сурок *Marmota sibirica* — блоха *Oropsylla silantiewi*» в Центральной Азии и доступный для понимания широкому кругу специалистов самых разных профилей, не только биологов, должен занять достойное место среди иллюстраций «дарвинского» принципа градуалистического видообразования (Сунцов, Сунцова, 2000а, б; 2006, 2008, 2009). Он позволяет дать вполне правдоподобное объяснение формированию адапционных свойств нарождающегося нового высшего таксона (рода, семейства), нового вида и внутривидовых группировок различного иерархического уровня.

Основные тезисы этого сценария следующие: 1) возбудитель чумы — микроб *Yersinia (Yersinia) pestis tarbagani* отделился от кишечного паразита — псевдотуберкулезного микроба *Y. (Pfeifferia) pseudotuberculosis* O:1b в Центральной Азии в паразитарной системе «*M. sibirica* — *O. silantiewi*»; 2) время дивергенции названных микробов — максимальное (сартанское) похолодание в Сибири в конце позднего плейстоцена 22–15 тыс. лет назад; 3) индуктором видообразования послужило промерзание в зимнее время грунта до уровня расположения зимовочных камер в норах монгольского сурка, 2 м и более, вызвавшее в силу положительного термо-таксиса переход личинок блохи *O. silantiewi* из гнездовой выстилки на тело сурка

и их необычное поведение — факультативную гематофагию; 4) личиночные скарификации, нарушившие целостность слизистой ротовой полости, «открыли ворота» для устойчивого травматического (инадаптивного) внедрения псевдотуберкулезного микроба из фекальных частиц, попадающих в ротовую полость сурков во время устройства зимовочной пробки, в кровяное русло; 5) макроэволюционное преобразование клона псевдотуберкулезного микроба в чумной проходило в популяции гетеротермных (и соответственно, гетероиммунных) сурков многократно — 10–15 раз в течение зимнего сезона чередующих физиологическое состояние торпора и эутермии (Arnold, 1988, 1993; Arnold et al., 1991).

Нескольких обстоятельств делают наш экологический сценарий происхождения чумы уникальной эволюционной моделью (рис. 1).

1. Известны и в реальном времени существуют исходная и конечная формы, участвующие в видообразовательном процессе: клон предкового псевдотуберкулезного микроба, циркулирующего в популяциях монгольского сурка-тарбагана, и его непосредственный потомок — чумной микроб «тарбаганьего» подвида.

2. В Центральной Азии до наших дней в общих чертах сохранились физико-климатические, экологические и биоценотические условия, при которых совершался метаморфоз псевдотуберкулезного микроба в возбудителя чумы.

3. В достаточной степени разработаны палеонтологические, палеоклиматические, палинологические, геоморфологические, археологические и другие методы, позволяющие в деталях проследить изменение климата и биоценотической обстановки в Центральной Азии в позднем плейстоцене (Owen et al., 1998).

4. Среда формирования чумного микроба — паразитарная система «*M.sibirica*—*O. silantiewi*» — существует в наши дни и доступна для всестороннего изучения. Особенности экологии монгольского сурка-тарбагана и специфической блохи евразийских сурков *O. silantiewi* позволили нам составить представление об экологических обстоятельствах, при которых кровь сурка этого вида и его экскременты оказались в тесном устойчивом контакте и возникли условия для эволюционного преобразования клона кишечного паразита в популяцию узкоспециализированного (тарбаганьего) облигатного паразита крови. Дальнейшая адаптивная радиация исходного подвида чумного микроба прошла (проходит) по макроэволюционному принципу в многочисленных паразитарных системах «грызун (пищуха) — блоха» на обширных аридных пространствах Евразии (и в антропогенных условиях многих стран мира).

5. Формирование чумного микроба проходило в векторизованной температурно-иммунной среде — лимфомиелоидном комплексе гетеротермного монгольского сурка, имеющего в состоянии глубокого торпора температуру тела около 5 °С, а в активном состоянии — 37 °С; баланс векторов движущего отбора был направлен по температурному градиенту от 5 к 37 °С.

6. Фактор, обеспечивший разделение двух микробных видов, — антибиотик пестицин — активно синтезируется чумной микробной клеткой при температуре среды 26 °С и выше (Мартиневский, 1969; Апарин, Голубинский, 1989); это позволяет логически и графически подразделить процесс эволюционных преобразований на два этапа: до начала синтеза пестицина и после; эти этапы соответствуют температурным градиентам среды 5–26 °С и 26–37 °С; до начала синтеза пестицина и возникновения хиатуса в гетерогенной (гетеротермной) среде — популяции торпидных сурков — шло нарастание гетерогенности и полиморфизма популяции микроба,

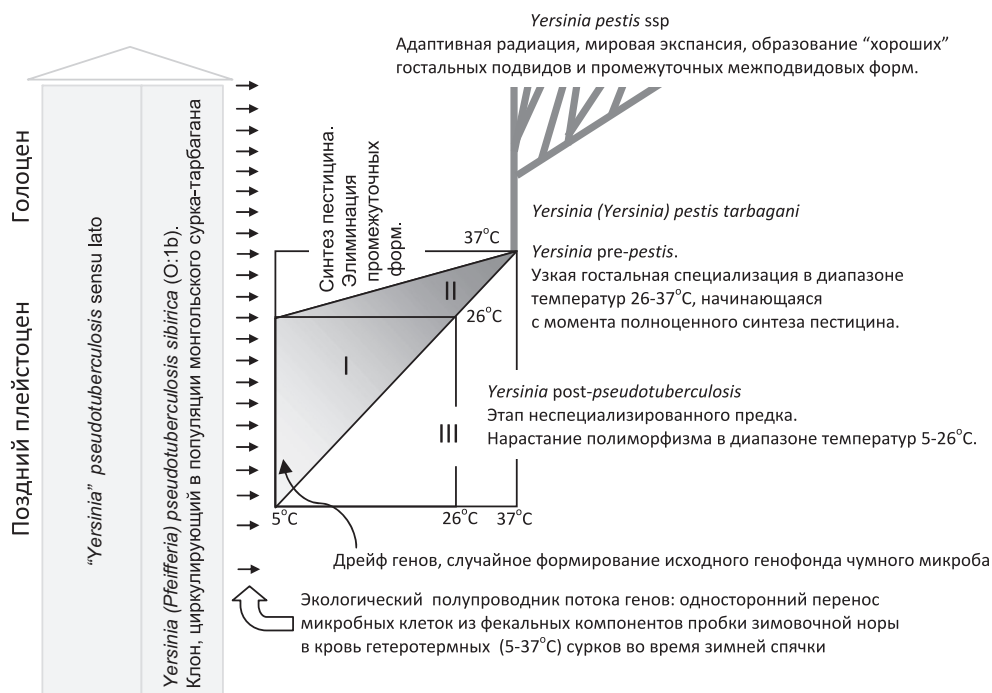


Рис. 1. Схема градуалистического «дарвинского» преобразования клона псевдотуберкулезного микроба *Yersinia (Pfeifferia) pseudotuberculosis* O:1b, циркулирующего в популяции монгольского сурка-тарбагана, в возбудителя чумы исходного подвида *Y. (Yersinia) pestis tarbagani* с последующей адаптивной радиацией — образованием гостальных подвидов и межподвидовых форм в популяциях норовых грызунов и пищух Евразии. I — инадаптивный этап преобразования клона (популяции), нарастание полиморфизма; II — эвадаптивный этап, углубление специализации после образования хиатуса; III — зона элиминации микробных клеток (клонов), вышедших за пределы адаптивной (температурно-иммунной) нормы

а после возникновения хиатуса — специализация к обитанию в крови активного монгольского сурка.

Наш сценарий, как эволюционная модель, подтверждающая, дополняющая и корректирующая положения СТЭ, показывает, что:

— эволюция новой филогенетической ветви началась в симпатрических условиях с полной изоляции части популяции — возникновения одностороннего потока генов в популяции псевдотуберкулезного микроба; в центрально-азиатском биоценозе (сурочьем коадаптивном комплексе) сложились экологические условия, при которых псевдотуберкулезные клетки стали постоянно, устойчиво попадать в кровь монгольского сурка из фекальных компонентов зимовочной пробки, но не имели обратного прямого выхода из крови в содержимое норовой пробки; этот феномен аналогичен островному эффекту или принципу основателя (Сунцов, Сунцова, 2008);

— первый этап эволюции после попадания микробных клеток в гетерогенную среду (кровь гетеротермного сурка-тарбагана в зимний период и пищеварительный

тракт пойкилотермной блохи) был связан с нарастанием полиморфизма популяции и в соответствии с представлениям СТЭ (Симпсон, 1948; Шварц, 1980; Расницын, 1986, 1987; Северцов, 2008) был инадаптивным, реализовался не путем селектогенеза, а в результате случайных событий — дрейфа генов;

— после появления изолирующего фактора (в нашем случае это начало синтеза пестицина, фермента, убивающего исходную форму — псевдотуберкулезный микроб) началась стабилизация признаков и узкая специализация, завершившаяся возникновением популяции нового монотипического вида (в нашей модели — исходного микроба чумы «тарбаганьего» подвида, имеющего в то же время признаки нового рода и нового семейства; микроба чумы, как облигатного паразита крови, по совокупности признаков не следовало бы относить к семейству кишечных бактерий *Enterobacteriaceae*);

— после завершения видообразования и появления нового монотипического вида дальнейшая эволюция проходила по принципу адаптивной радиации — формирования политипического вида с множеством внутривидовых форм: паразитарные контакты фоновых видов норových грызунов и пищух на аридных и семиаридных пространствах Евразии обеспечили широкую экспансию подвида *Y. pestis tarbagani* и формирование политипического вида *Y. pestis*, включающего более 25 «хороших» гостальных подвидов, специфичных для различных популяций сурков, сусликов, песчанок, полевок, пищух и множество межподвидовых «размытых» форм (различных морф сбалансированного генетического полиморфизма, экотипов, биоваров и прочих), связанных с симпатрическими популяциями названных норových животных.

Таким образом, свойства исходного псевдотуберкулезного и дочернего чумного микробов и переходной среды — паразитарной системы «*M. sibirica* — *O. silantiewi*» позволяют реконструировать дарвинские селективные процессы по их результатам и логически вывести ретроспективные промежуточные формы *Y. post-pseudotuberculosis* и *Y. pre-pestis*: сначала шло нарастание полиморфизма эволюционирующей формы, затем, после появления изолирующего фактора, — специализация.

Предложенный экологический сценарий наглядно демонстрирует реальную промежуточную среду, доступную для всестороннего изучения, в которой проходил популяционно-генетический метаморфоз популяции одного вида в популяцию другого вида, имеющего признаки нового высшего таксона. Отсюда, вопреки утверждениям антидарвинистов о невозможности возникновения высших таксонов путем постепенных генетических преобразований популяций, такой процесс реально существует. Это наглядное подтверждение положения СТЭ о единстве макро- и микроэволюционных популяционно-генетических процессов (подобном единству «яйца и курицы»).

Предложенный нами сценарий представляет энциклопедическую эволюционную модель, на которой можно рассматривать и анализировать многие вопросы эволюционной теории: соотношение макро- и микроэволюции, градуализма и сальтационизма, макроэволюции и филогенеза, моно- и полифилии, когерентной и некогерентной эволюции; роль гетеробатмии (мозаичной эволюции) и преадаптаций в макроэволюционных событиях, параллелизма, конвергенции и гомоплазии при формировании новых жизненных форм, таксонов и многие другие.

Существенно подчеркнуть, что наш экологический сценарий происхождения и эволюции возбудителя чумы ставит под сомнение всеобщность и универсальность

сальтационной эволюции прокариот путем ГПГ, широко прокламируемой в большинстве современных МГ-работ, и может служить в качестве наглядной энциклопедической модели для дальнейшего продвижения биологической науки в направлении синтеза экологии и молекулярной генетики в рамках дарвинского подхода к вопросам эволюции живых систем.

Литература

- Апарин Г. П., Голубинский Е. П. Микробиология чумы. Иркутск : Изд-во Иркутского ун-та, 1989. 91 с.
- Мартиневский И. Л. Биология и генетические особенности чумного и близкородственных ему микробов. М. : Медицина, 1969. 295 с.
- Расницын А. П. Инадаптация и эвадптация // Палеонтологический журнал. 1986. № 1. С. 3–7.
- Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэкологические кризисы / под ред. Л. П. Татарина, А. П. Расницына. М. : Наука, 1987. С. 46–64.
- Северцов А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М. : Тов-во науч. изд. КМК ; Авторская Академия, 2008. 176 с.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции : пер. с англ. М. : Гос. изд. иностр. лит., 1948. 358 с.
- Сунцов В. В., Сунцова Н. И. Эколого-географические аспекты видообразования микроба чумы *Yersinia pestis* // Доклады АН. 2000а. Т. 370. № 4. С. 568–570.
- Сунцов В. В., Сунцова Н. И. Экологические аспекты эволюции микроба чумы *Yersinia pestis* и генезис природных очагов // Известия РАН. Сер. биол. 2000б. № 6. С. 645–657.
- Сунцов В. В., Сунцова Н. И. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 247 с.
- Сунцов В. В., Сунцова Н. И. Макро- и микроэволюция в проблеме происхождения и мировой экспансии микроба чумы *Yersinia pestis* // Известия РАН. Сер. биол. 2008. № 4. С. 645–657.
- Сунцов В. В., Сунцова Н. И. Принцип видообразования микроба чумы *Yersinia pestis*: градуализм или сальтационизм? // Известия РАН. Сер. биол. 2009. № 6. С. 645–653.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М. : Наука, 1980. 278 с.
- Achtman M., Zurth K., Morelli G., Torrea G., Guiry A., Carniel E. *Yersinia pestis*, the cause of plague, is a recently emerged clone of *Yersinia pseudotuberculosis* // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. Nov. 23. 1999. Vol. 96, № 24. P. 14 043–14 048.
- Achtman M., Morelli G., Zhu P., Wirth T., Deilh I., Kusecek B., Vogler A. J., Wagner D., Allender C. J., Easterday W. R., Chenal-Francisque V., Worsham P., Thomson N. R., Parkhill J., Lindler L. E., Carniel E., Keim P. Microevolution and history of the plague bacillus, *Yersinia pestis* // Proceedings of the National Academy of Sciences. Dec. 21. 2004. Vol. 101. № 51. P. 17 837–17 842.
- Arnold W. Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*) // Journal of Comparative Physiology. B. 1988. Vol. 158. P. 151–156.
- Arnold W. Energetics of social hibernation // Life in the Cold. Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms / eds. C. Carey, G. L. Florant, B. A. Wunder, B. Horwitz. Boulder ; San Francisco ; Oxford : Westview Press, 1993. P. 65–80.
- Arnold W., Heldmaier G., Ortmann S., Pohl H., Ruf T., Steinlechner S. Ambient temperatures in hibernacula and their energetic consequences for Alpine marmots (*Marmota marmota*) // Journal of Thermal Biology. 1991. Vol. 16. P. 223–226.
- Owen L. A., Richards B., Rhodes E. J., Cunningham W. D., Windley B. F., Badamgrav J., Dorjnamjaa D. Relict permafrost structures in the Gobi of Mongolia: age and significance // Journal of Quaternary Science. 1998. Vol. 13. № 6. P. 539–547.

Skurnik M., Peippo A., Ervela E. Characterization of the O-antigen gene cluster of *Yersinia pseudotuberculosis* and the cryptic O-antigen gene cluster of *Yersinia pestis* shows that the plague bacillus is most closely related to and has evolved from *Y.pseudotuberculosis* serotype O:1b // Molecular Microbiology. 2000. Vol. 37. №. 2. P. 316–330.

Scenario of Origin and Evolution of the Causative Agent of Plague *Yersinia pestis* as the Encyclopedic Model of the “Darwinian” Evolution

V. V. Suntsov*, N. I. Suntsova**

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution;

**Ecological Center of Moscow State University

Moscow, Russia: vvsuntsov@rambler.ru

The causative agent of plague, *Yersinia pestis*, is an obligate parasite of wild burrow-dwelling rodents and lagomorphs. By molecular-genetic methods, it has been shown that it diverged from a mildly-virulent and pathogenic saprozoontic microbe *Y.pseudotuberculosis* O:1b, which is an intestinal pathogen of many species of animals, no more than 20 thousand years ago. The search for the answers to these questions now focuses on the use of molecular-genetic methods within the concept of horizontal gene transfer (HGT). The prevailing opinion is that the properties of high virulence of the plague microbe have arisen by acquisition of mobile genes, gene blocks, high pathogenicity islands, and plasmids from the environment or from intestinal microorganisms. Such macromutational changes in bacterial genomes reflect saltational processes of speciation of prokaryotes. This approach has few points in common with the prevailing evolutionary doctrine — the synthetic theory (STE) which proclaims gradual principle of speciation. According to postulates of the STE, in contrast to HGT, the divergence of *Y.pestis* from *Y. pseudotuberculosis* should have occurred gradually and slowly. To substantiate such “Darwinian” speciation of the plague microbe, it is necessary to identify the presence of a transitive environment (intermediate medium) and transitive (intermediate) forms as real and/or of the retrospective natural phenomena. Following the idea of ecology-genetical synthesis we created the ecological scenario of origination and world distribution of the plague causative agent and showed that in “Darwinian” model of speciation of plague microbe *Yersinia pestis* the intermediate environment has appeared in the host-parasite system “marmot *Marmota sibirica* — flea *Oropsylla silantiewi*”. The basic principle of speciation of the plague microbe was gradualism — fast but gradual, not radical saltational host-parasite specialization. The scenario demonstrates the unique evolutionary encyclopedic model supported by the most postulates of STE.

Keywords: *Yersinia pestis*, evolution, gradualism, intermediate medium, ecology-genetical synthesis.

СХЕМА ДИВЕРГЕНЦИИ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА КАК ОСНОВА БИОЛОГИЧЕСКИХ ЗАКОНОВ

Ю. Д. Сосков*, А. А. Кочегина**

*Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова, РАСХН

Санкт-Петербург, Россия: prof_soskov@mail.ru;

**Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова, РАСХН

Санкт-Петербург, Россия: akochegina@rumbler.ru

Развитие биологии после выхода в свет работы Ч. Дарвина (Darwin, 1859) «Происхождение видов», в том числе и учения о виде, позволило заново рассмотреть отдельные положения этой работы, и в частности схему дивергенции (Дарвин, 1939, с. 353–359). В систематике растительного и животного мира в настоящее время сложилась тупиковая ситуация, заключающаяся в отсутствии ясных разграничительных признаков между географическими и многочисленными экологическими расами, которые свойственны лишь небольшой части всех видов (15–20 %), находящихся в активной стадии видообразования и поддерживающихся естественным отбором (Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.). При рассмотрении свойств вида и иерархических подсистем в системе вида Н. И. Вавилова была обнаружена связь между ними и уже известными биологическими законами, которые действуют в пределах определенных таксономических категорий. В схеме дивергенции Дарвина выявлены два типа разновидностей — дихотомические и политомические. Обосновано, что дихотомические разновидности соответствуют подвиду (subspecies), а политомические — иерархически соподчиненным им экотипам (varietas). Оба типа изменчивости сменяют друг друга в геологическом времени. Схема дивергенции Дарвина подтверждает ранее сделанные выводы авторов об объективности нового закона дивергенции Ч. Дарвина на уровне подвида (Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.) и закона А. Н. Северцова о смене главных направлений эволюции (1967).

Ключевые слова: схема и закон дивергенции Чарльза Дарвина, географическая и экологическая расы, дихотомические и политомические разновидности у Дарвина.

*Посвящается 150-летию со дня выхода в свет величайшей
работы английского биолога Чарльза Роберта Дарвина*

За 150 лет после выхода в свет работы Чарльза Дарвина (Darwin, 1859) «Происхождение видов» развитие биологии, в том числе и учения о виде, позволило заново рассмотреть отдельные положения этого труда, и в частности схему дивергенции (Дарвин, 1939, с. 353–359). В систематике растительного и животного мира в настоящее время сложилась тупиковая ситуация, заключающаяся в отсутствии ясных разграничительных признаков между географическими и многочисленными экологическими расами, которые свойственны лишь небольшой части всех видов (15–20 %), находящихся в активной стадии видообразования и поддерживающихся в этом соотношении естественным отбором (Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.). При рассмотрении свойств вида и иерархических

подсистем в системе вида Н. И. Вавилова была обнаружена связь между ними и уже известными биологическими законами, которые действуют в пределах определенных таксономических категорий.

Материал и методы

Свойство видов при дивергенции образовывать только два подвида подтвердилось при многоплановом монографическом изучении в мировом масштабе родов *Rhaponticum* Ludw. и *Calligonum* L.; отдельных политипных видов, как *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Trigonella foenum-graecum* L., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, а также при анализе подвидовой структуры видов в ряде крупных систематических обработок отдельных родов, выполненных другими авторами для территории РФ и сопредельных стран, что и было подробно рассмотрено ранее (Сосков, 1989, 2007а, б; Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.).

Наши выводы нашли подтверждение и в рассмотренной ниже схеме дивергенции Ч. Дарвина. Но для обоснования нового закона дивергенции Ч. Дарвина на уровне вида (Сосков, Кочегина, 2008; 2009а, б; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.), выдвинутого А. П. Хохряковым (1986, 1990) для высших таксонов растительного мира, было еще далеко. Предстояло освоить учение Г. Турессона и Е. Н. Синской и ее учеников об экотипах. На его основе была разработана экотипическая структура *Kochia prostrata*, *Haloxylon ammodendron* (С. А. Mey.) Bunge, *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. и других видов Средней Азии, Казахстана, Монголии с использованием эксперимента в условиях естественного произрастания и в культуре (Сосков и др., 1990; Дзюбенко и др., 2009 и др.).

При определении ранга таксонов при изучении их по гербариям мира, в природе и культуре использовался в качестве основного географо-морфологический метод Р. Веттштейна (Wettstein, 1898), усовершенствованный В. Л. Комаровым (1934, 1940), Н. И. Вавиловым (1931), Е. Н. Синской (1948), М. Г. Поповым (1950) и другими авторами. В качестве признаков, помимо основных морфологических, использовались также цитологические, генетические, палиноморфологические, фитоценологические, фенологические, биохимические и другие признаки.

Результаты исследований

К факту о наличии в политипных видах только двух подвидов мы пришли не сразу. Ведь еще С. И. Коржинский (1892) и зоолог А. П. Семенов-Тянь-Шанский (1910) отмечали, что между подвидами всегда наблюдаются переходные формы. Внимательное изучение ареалов политипных видов свидетельствует, что все население вида участвует в образовании двух новых подвидов и видов. Процесс формирования ареалов двух новых видов на первом этапе видообразования происходит на месте, без миграций, в пределах ареала старого вида, что и было отражено еще до нас в литературе (Комаров, 1901; Пачоский, 1925).

Прежде чем начать обсуждение схемы дивергенции Чарльза Дарвина, будет логичным показать наши наработки за 40 лет, касающиеся данного вопроса. В пределах рода *Rhaponticum* Ludw., в котором насчитывается 17 видов, с наиболее проработанным ареалом является субальпийский джунгария-тарбагатай-алтае-саянский политипный вид *Rh. carthamoides* (Willd.) Iljin с двумя подвидами — горным

казахстанским subsp. *carthamoides* и саянским subsp. *orientalis* (Serg.) Sosk., которые находятся на средней стадии дивергенции. Между подвидами в горах Алтая проходит широкая полоса смешанных гибридных популяций. Отдельные гибриды встречаются и в пределах уже обособившихся частей ареалов обоих подвидов (Сосков, 1959, 1963). Различия между подвидами достаточно выражены и заключаются в разной степени опушения и формы придатков листочков обертки корзинки и степени мезофильности листьев. В роде *Calligonum* L., состоящем из 28 видов, насчитывается только пять политипных видов (18 %), каждый из которых представлен также только двумя подвидами: южнотуранский *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge на начальной стадии дивергенции по признакам желтой или красной окраски плода (рис. 1); южнотуранский *C. eriopodum* Bunge на средней стадии дивергенции по признакам голых или опушенных зеленых веточек и цветоножек (рис. 2); приаральско-южнотуранский *C. acanthopterum* Borszcz. на средней стадии дивергенции по признакам светло-серой или серой с продольными бурыми штрихами окраской коры и различной степени жесткости крыльев плода; туран-или-джунгарский *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Borszcz. (рис. 3) и аравия-индский *C. crinitum* Boiss. на завершающей стадии дивергенции, уже по большому количеству признаков. Ареалы видов рода вычерчены на основании изучения гербарных материалов 12 гербариев мира (5700 гербарных листов).

В полупустынном политипном евразийском виде кохии простертой *Kochia prostrata* (L.) Schrad. подвиды находятся на начальной стадии дивергенции. Типовой, простертый, он же зеленоватый подвид subsp. *prostrata* (синоним — subsp. *virescens* (Fenzl) Prat.) приурочен к горам и более увлажненным районам северной Евразии, а полупустынный серый подвид (subsp. *grisea* Prat.) распространен в Средней и Центральной Азии. К сожалению, ареалы подвидов этого ценного кормового и лекарственного растения (сверхконцентратор экдизинов) остаются до сего времени невычерченными. Растения subsp. *prostrata* — зеленоватые, слабо опушенные, с клубочками 1 (2)-цветковыми (рис. 7). Растения subsp. *grisea* — серые, сильно опушенные, с клубочками 2–3 (5)-цветковыми (рис. 8). На большей части ареала

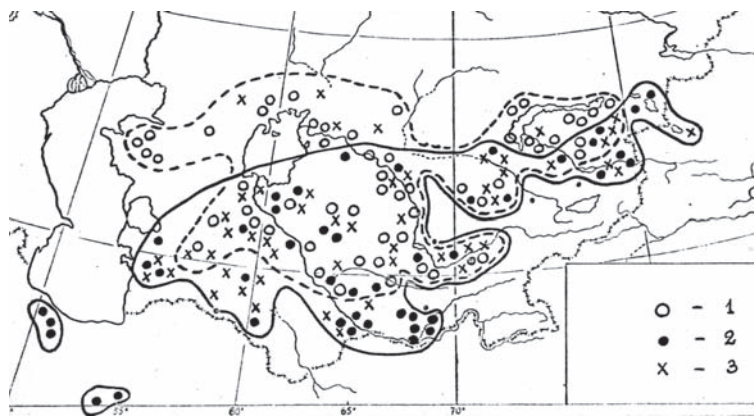


Рис. 1. Ареал *Calligonum leucocladum* (Schrenk) Bunge:

1 — subsp. *leucocladum* (экотип высокорослый прямой); 2 — subsp. *persicum* (Boiss. et Buhse) Sosk.; 3 — subsp. *leucocladum* × *persicum*. Начальная стадия дивергенции

Рис. 2. Ареал *Calligonum eriopodum*

Bunge;

1 — subsp. *eriopodum*; 2 — subsp. *turkmenorum* Sosk. et Astan.; 3 — subsp. *eriopodum* × *turkmenorum*.

Средняя стадия дивергенции



Рис. 3. Ареал *Calligonum junceum* (Fisch. et Mey.) Litv.:

1 — subsp. *junceum*; 2 — subsp. *ludmilae* Sosk.; 3 — subsp. *junceum* × *ludmilae*.

Завершающая стадия дивергенции

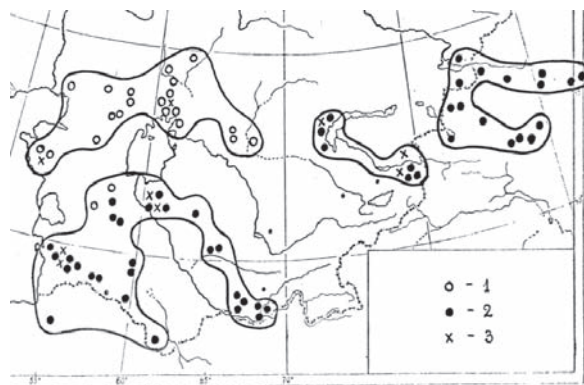
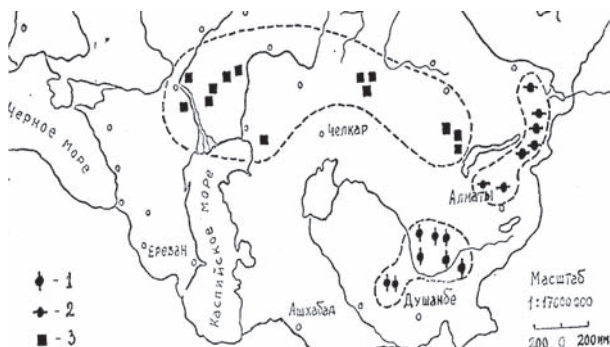


Рис. 4. Распространение экотипов подвида простертой кохии простертой (*Kochia prostrata* subsp. *prostrata*):

1 — тянь-шанский глинистый экотип; 2 — джунгарский солонцовый экотип; 3 — северотуранский солонцовый экотип



вида произрастают переходные особи между подвидами, которые приобрели экотипическую организацию.

В Средней Азии, Казахстане и Монголии, по нашим данным, произрастают 13 экотипов кохии простертой. На остальной, большей части, ареала кохии простертой произрастают еще не известные науке экотипы (Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986; Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007 и др.). Экотипы кохии в гербарии плохо сохраняются, а в посевах исчезают за три пересева. Приводим ареалы экотипов кохии простертой, вычерченные по собственным сборам, насчитывающим около 700 образцов,

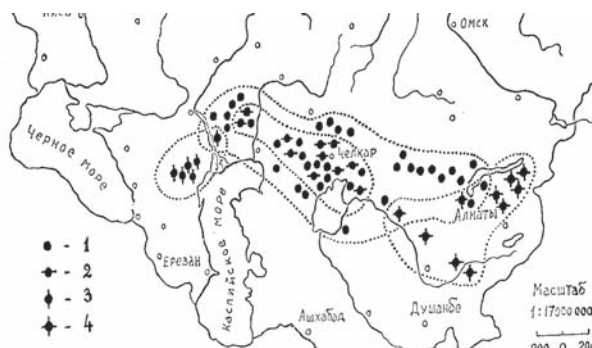


Рис. 5. Распространение экотипов подвида серого кохии простертой (*Kochia prostrata* subsp. *grisea* Prat.): 1 — аральский песчаный экотип; 2 — аральский супесчаный экотип; 3 — калмыцкий песчаный экотип; 4 — южноказахстанский песчаный экотип



Рис. 6. Распространение каменистых экотипов, занимающих промежуточное положение между подвидами кохии простертой (*Kochia prostrata* subsp. *grisea* × *prostrata*): 1 — северная граница ареала кохии простертой по материалам гербария Ботанического института РАН; 2 — ферганский каменистый экотип; 3 — копетдагский каменистый экотип; 4 — северотуранский каменистый экотип



Рис. 7. Subsp. *prostrata*



Рис. 8. Subsp. *grisea* Prat.

и изученные в посевах (Дзюбенко и др., 2009 и др.) на бывшей Приаральской опытной станции ВИР (Казахстан, г. Челкар Актюбинской области). Экотипы подразделены на три группы популяций, которые соответствуют двум подвидам и переходным формам между ними (рис. 4–6).

Обсуждение

Анализ распределения ареалов подвидов политипных видов показывает, что подвиды являются географическими расами, находящимися на различных стадиях истинной дивергенции (Сосков, 1989, 2007а, б; Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.). В главе 5 «Законы изменчивости» книги «Происхождение видов» Ч. Дарвин (1939, с. 395) отмечает, что промежуточные особи разновидностей в промежуточной зоне не могут существовать особенно долго, так как они подвергаются истреблению и исчезают скорее, чем формы, которые они первоначально связывали. Причиной тому является слабая устойчивость промежуточных форм к проникновению других видов, особенно близкородственных. «Но еще важнее то соображение, что во время процесса дальнейшего изменения, в результате которого **две разновидности превращаются, как мы предположили, в два совершенно различных вида, эти две разновидности** представлены бóльшим числом особей и, населяющие бóльшие площади, будут иметь значительные преимущества перед промежуточной разновидностью, малочисленной и живущей в узкой промежуточной зоне».

Ареалы экотипов кохии простертой соответствуют экологическим расам и налегают друг на друга (рис. 4–6). В одном ботанико-географическом районе произрастает по нескольку экотипов (Синская, 1948; Завадский, 1968; Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986; Дзюбенко и др., 2009 и др.). Образование экотипов, в отличие от

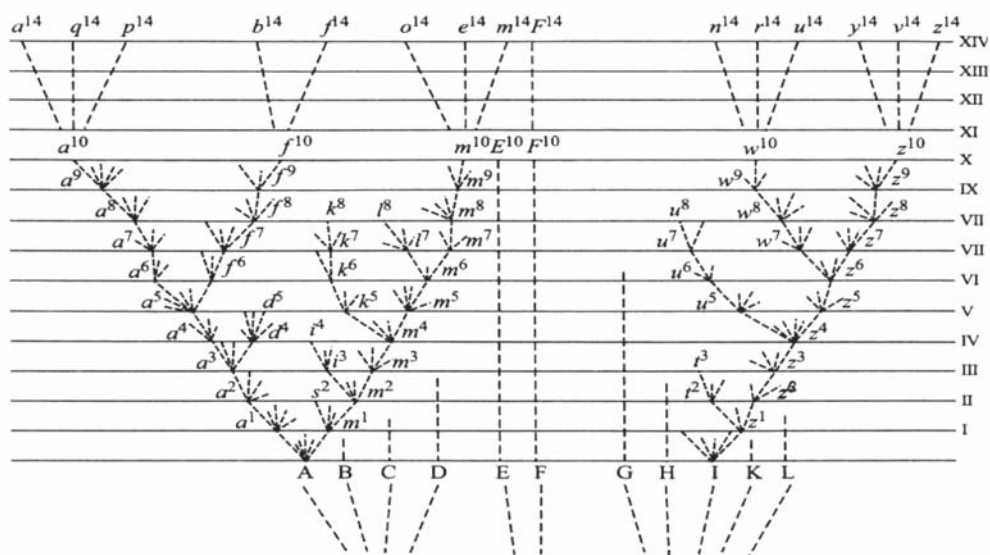


Рис. 9. Схема дивергенции Чарльза Дарвина (1939)

подвидов, процесс не дихотомический, а политомический. Экотипы образуют самостоятельную экологическую подсистему в системе вида Н. И. Вавилова, соподчиненную первой подвидовой подсистеме вида (Сосков, Кочегина, 2009 и др.).

В главе 4 «Естественный отбор, или переживание наиболее приспособленных» книги «Происхождение видов» (1939) в разделе «Вероятные результаты воздействия естественного отбора путем дивергенции признаков и вымирания на потомков одного общего предка» (с. 353–359), Дарвин приводит схему дивергенции, согласно которой в наглядном виде изложена авторская концепция происхождения новых видов, секций и родов путем вымирания промежуточных «политомических» разновидностей и сохранения крайних «дихотомических».

Термин «политомические» разновидности у Дарвина отсутствует. По схеме дивергенции Дарвина, они соответствуют коротким прерывистым многочисленным линиям (промежуточным разновидностям), которые появляются только у 2 видов (А, I — 18 %) из 11 рассматриваемых (100 %), в каждый заданный промежуток времени в тысячу поколений обычно быстро исчезают, не доходя отметки в тысячу поколений. Остальные 8 видов, за исключением вида F, в результате конкуренции не производят разновидностей и исчезают через разные промежутки геологического времени, не завершив заданный цикл развития в 10–14 тысяч поколений. Согласно нашим многолетним исследованиям экотипов, а также ученых школы Н. И. Вавилова, «политомические» разновидности Дарвина ничем не отличаются от экотипов. Из схемы дивергенции не видно, чтобы эти разновидности давали бы начало новым разновидностям, подвидам или видам. В то же время общепризнано, что экотипы помогают виду осваивать новые экологические ниши, способствуют расширению ареала и тем самым создают предпосылки для новой дивергенции в противоположных частях большого ареала вида (Синская, 1948; Завадский, 1968; Дзюбенко и др., 2009 и др.).

«Дихотомические» разновидности появляются в схеме дивергенции в 24 раза реже, чем «политомические», продолжают развиваться, дают начало другим, также дихотомически ветвящимся ветвям, в которых узнаются географические расы, то есть подвиды. Таким образом, в схеме дивергенции Дарвина нашли отражение две подсистемы в системе вида Н. И. Вавилова (1931) — географическая подсистема



Рис. 10. Схема возможной внутривидовой структуры вида у полиморфных видов: 1 — подсистема с частичной географической изоляцией; 2 — подсистема с экологической изоляцией; 3 — подсистема с отсутствием географической и экологической изоляции

с частичной изоляцией или подвид и экологическая подсистема или экотип (Сосков, 2007; Сосков, Кочегина, 2009). Первая подсистема, согласно нашим данным, поддерживается новым законом дивергенции Ч. Дарвина на уровне подвида, согласно которому один вид всегда преобразуется не более чем в два подвида (Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.). Поочередная смена первой и второй подсистем в эволюции вида соответствует закону А. Н. Северцова (1967) о чередовании главных направлений эволюции: в нашем случае — чередование подвидов и

экотипов, а в схеме дивергенции Дарвина — политомических и дихотомических разновидностей.

Через 14 тысяч поколений, по схеме Дарвина, вид А произвел 8 новых видов рода, сгруппированных в три группы, состоящие из близкородственных видов. В соответствии с теорией Дарвина, образовавшиеся группы родственных видов больше всего напоминают ряды филогенетически близких видов В. Л. Комарова с взаимоисключающими ареалами, которые с закономерностью обнаруживаются в нескольких изученных им родах. Недаром Комаров в работе «Учение о виде у растений» рассматривал «положение Веттштейна» (Wettstein, 1898) о ближайших видах с взаимоисключающими ареалами как «закон Веттштейна» (Комаров, 1940, с. 130, 151, 152), основанный на «дарвиновском законе расхождения признаков» (с. 60, 193, 201).

Два типа изменчивости, выявленные в схеме дивергенции Дарвина, подтверждают предложенную нами схему (рис. 10) возможной внутривидовой структуры у полиморфных видов дикорастущих и культурных многолетних кормовых растений (Сосков, Кочегина, 2009б).

Литература

- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1931. 32 с. (То же // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Т. 26. Вып. 3. 1931. С. 109–134.)
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь. М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1939. 831 с.
- Дзюбенко Н. И., Сосков Ю. Д., Хусаинов С. Х. Экотипы вида *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Средней Азии, Казахстана и Монголии // Генетические ресурсы культурных растений в XIX веке : тез. докл. 2-й Вавилов. конф. СПб., 2007. С. 21–23.
- Дзюбенко Н. И. и др. Морфология и география экотипов кохии простертой *Kochia prostrata* (L.) Schrad. из Средней Азии, Казахстана и Монголии / Н. И. Дзюбенко, Ю. Д. Сосков, С. Х. Хусаинов, М. Г. Агаев // Сельскохозяйственная биология. Сер. Биология растений. 2009. № 5. С. 25–39.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л. : Наука, 1968. 404 с.
- Иванов А. И., Сосков Ю. Д., Бухтеева А. В. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана : справ. пособие. Алма-Ата : Кайнар, 1986. 220 с.
- Комаров В. Л. Флора Маньчжурии : Введение : 1. Вид и его подразделения // Труды Императорского Санкт-Петербургского Ботанического сада. Т. 20. 1901. С. 69–85.
- Комаров В. Л. Предисловие // Флора СССР. М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1934. Т. 1. С. 5–8.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений (страницы из истории биологии). М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1940. 212 с. (2-е изд. — 1944. 244 с.)
- Коржинский С. И. Флора Востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Т. 1. Томск : Тип. В. В. Михайлова и П. И. Макушина, 1892. 227 с.
- Пачоский И. Ареал и его происхождение // Журнал Русского ботанического общества. Т. 10. № 12. 1925. С. 135–138.
- Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1950. С. 70–108.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса: Морфологическая теория эволюции. 3-е изд. М. : Изд-во МГУ, 1967. 202 с.
- Семенов-Тянь-Шанский А. Таксономические границы вида и его подразделений // Зап. Импер. Академии наук. Сер. 8. Т. 25. № 1. 1910. С. 1–29.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1948. 526 с.

- Сосков Ю. Д. К систематике родов *Rhaponticum* Adans. и *Leuzea* DC. // Ботанические материалы Гербария БИН АН СССР. Т. 19. 1959. С. 396–407.
- Сосков Ю. Д. Род Рапонтикум — *Rhaponticum* Adans. // Флора СССР. Т. 28. М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1963. С. 308–322.
- Сосков Ю. Д. Род *Calligonum* L. — Жузгун (систематика, география, эволюция) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1989. 34 с.
- Сосков Ю. Д. Методы разграничения видов, подвидов и экотипов при разработке систематики рода *Calligonum* L. // Генетические ресурсы культурных растений в XIX веке : тез. докл. 2-й Вавилов. междунар. конф. СПб., 2007а. С. 196–198.
- Сосков Ю. Д. Свойства трех подсистем в системе вида Н. И. Вавилова // Вклад Н. И. Вавилова в изучение растительных ресурсов Таджикистана : материалы науч. конф., посвященной 120-летию со дня рождения акад. Н. И. Вавилова. Душанбе : Дониш, 2007б. С. 64–65.
- Сосков Ю. Д. и др. Экотипы пустынных кормовых растений Монголии и их значение для селекции / Ю. Д. Сосков, Л. Л. Малышев, Л. Энхтуя, Д. Чалцалням // Исходный материал кормовых культур и использование его в селекции : сб. науч. тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Т. 137. 1990. С. 86–88.
- Сосков Ю. Д., Кочегина А. А. Развитие представлений о содержании закона дивергенции Чарльза Дарвина // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 3. Петрозаводск, 2008. С. 133–136.
- Сосков Ю. Д., Кочегина А. А., Малышев Л. Л. Закон дивергенции Чарльза Дарвина — как одна из основ географо-морфологического метода систематики // Вест. Петровской академии. 2008. № 11. С. 139–148.
- Сосков Ю. Д., Кочегина А. А. Схема дивергенции Чарльза Дарвина как основа биологических законов // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. Междунар. науч. конф. СПб. : СПбНЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009а. С. 385–388.
- Сосков Ю. Д., Кочегина А. А. Свойства иерархических подсистем в системе вида Н. И. Вавилова // Генетические ресурсы культурных растений: Проблемы эволюции и систематики культурных растений. СПб., 2009б. С. 22–25.
- Хохряков А. П. Дихотомическая система высших таксонов растительного мира // Современные проблемы филогении растений / отв. ред. Н. В. Тихомиров. М. : Наука, 1986. С. 26–29.
- Хохряков А. П. Система двудольных на основе закона дивергенции // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 5. С. 87–103.
- Wettstein R. Grundzuge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena : G. von Fischer, 1898. 64 s.

Ch. Darwin's Scheme of Divergence as a Fundamental of Biological Laws

Yu. D. Soskov , A. A. Kochegina***

*N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industri
S.-Petersburg, Russia: prof_soskov@mail.ru;

**N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industri
S.-Petersburg, Russia: akochegina@rumbler.ru

The article is devoted to 150 anniversary from the date of publication one of the great books of England biologist Charles Robert Darwin. Development of biology after publication of the book «The origin of species» (Darwin, 1959), including teaching about species is allowed to renovate some aspects of this work, and in particular, «scheme of

divergence» (Darwin, 1939, p. 353–359). At present taxonomy of vegetable and animal world endures impasse situation, consisting in the absence of discriminated signs between geographical and numerous ecological races, which are peculiar only to the little part of all species (15–20 %) under stage of the formation of species and supported by the natural selection (Soskov, Kochegina, Malyshev, 2008 and others). When consider species and hierarch subsystem properties in the system of N. I. Vavilov's species, a connection was discovered between them and existing biological laws. The last ones act at the range of certain taxonomic categories. Two types of varietas, dichotomic and polytomic, were revealed in Ch. Darwin's scheme of divergence. It was based, that dichotomic varietas coordinate with subspecies, and polytomic varietas with hierarch subordinated to them ecotypes. Both types of changeability replace each other in geological time. Ch. Darwin's divergence scheme confirms earlier conclusion made by the authors about objectiveness of the new divergence law of Ch. Darwin on the level of subspecies (Soskov, Kochegina, 2008; Soskov, Kochegina, Malyshev, 2008, and others) and A. N. Severtsov's law about change of the main evolution directions (1967).

Keywords: Ch. Darwin's scheme and divergence law, geographical and ecological races, Darwin's dichotomic and polytomic varietas.

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ФИЗИОЛОГИЯ НА ПУТИ ОТ «ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ» К ПРОИСХОЖДЕНИЮ ЖИЗНИ

Ю. В. Наточин

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
Санкт-Петербург, Россия: natochin@iephb.ru

В XIX в. и в начале XX в. активно разрабатывались вопросы сравнительной и онтогенетической физиологии, начато изучение эволюции функций. В СССР создаются специализированные лаборатории. Эволюционная физиология решает проблемы эволюции функций и функциональной эволюции. Одной из ключевых физиологических проблем эволюции жизни является выяснение роли неорганических факторов среды в возникновении живых существ. Обосновано положение о роли в эволюции появления протоклеток с калиевой цитоплазмой в калиевых водных бассейнах с последующей их адаптацией к внешней среде с доминированием ионов натрия, что, по-видимому, сопровождалось заменой клеточной оболочки плазматической мембраной. Формируется ионная асимметрия клетки по отношению к внешней среде. На этой основе возникает электрогенез, асимметричная клетка, происходит дифференцировка тканей, возникновение эпителия. Электрогенез клеток явился физиологической предпосылкой дифференцировки, появления нервной клетки, нервной системы, что обеспечило исключительные преимущества у таких существ в координации функций, реакции на изменения внешней среды. Формирование системы жидкостей внутренней среды с доминированием в них ионов натрия стало предпосылкой становления гомеостаза — необходимого условия для развития высших функций нервной системы. Системы транспорта натрия наряду с аквапоринами обеспечили условия для возникновения осморегулирующих органов, необходимых для адаптации многоклеточных животных к средам с разной соленостью — морской и пресной воде, а также к жизни на суше.

Ключевые слова: эволюция функций, история, эволюционная физиология, происхождение жизни.

Эволюционная физиология, проблемы, рассматриваемые нами, отвечают критериям современного дарвинизма (Колчинский, 2009) и в то же время открывают новые грани проблемы становления и развития живого, функций в их разноплановости, сиюминутности конкретного воплощения и стабильности в адаптивном значении по отношению к среде.

Естественный отбор имел решающее значение в физиологических системах для функциональной адаптации особей к внешней среде, новым условиям существования. Это позволило понять с помощью современных методов молекулярной биологии, молекулярной генетики макромолекулярную организацию и развитие исходных форм с привлечением максимума регуляторных возможностей, что требует новых рецепторов, новых белков, новых генов. В конечном счете это находит

выражение в появлении новых групп разного уровня организации в зависимости от степени возникших изменений.

Выдающееся значение труда Ч. Дарвина (Дарвин, 1991) не только в сформулированной им теории происхождения видов путем естественного отбора, но и, что очень важно, в стимуле интереса к изучению проблем эволюции живых существ. Казалось бы, в заглавии этой статьи — от «Происхождения видов» к происхождению жизни — дана обратная последовательность событий, но она не случайна, — она подчеркивает роль Ч. Дарвина, труд которого уже полтора столетия служит источником дискуссий, стимулом новых исследований, возникновения новых направлений науки, в неиссякаемом интересе к анализу проблем эволюции. Заглавие имеет отношение и к обсуждению и решению ключевого вопроса о происхождении и последующей эволюции функций живых существ на Земле. Очевидно, что механизм эволюционного процесса можно обсуждать, но прежде должна была возникнуть жизнь. Ясно, что разработка вопроса о происхождении жизни относится к числу наиболее актуальных проблем эволюционной биологии, поскольку происхождению видов предшествовало возникновение жизни.

В XIX и XX вв. интенсивно развивалась биология, сформировался ряд новых наук, но среди них редко упоминают эволюционную физиологию. В то же время понимание природы процесса эволюции и труда Дарвина не будет полноценным, если не касаться функций живых существ. Более того, представление Дарвина об эволюции удивительно совпадает с центральным тезисом классической физиологии об организме как целостной системе. «Природа... может влиять на всякий внутренний орган, на каждый оттенок конституциональной особенности, на целый жизненный механизм. Человек отбирает только ради своей пользы, Природа — только ради пользы охраняемого существа» (Дарвин, 1991, с. 81). Физиологические исследования направлены на выяснение механизмов приспособления организмов. Речь идет не о прямом переходе от происхождения видов к выводам в области эволюционной физиологии. Следует видеть в этом внутреннюю логику развития науки, которая находит выражение в расшифровке механизмов биологических явлений, понимании природы физиологических механизмов происходящих процессов, что в итоге обуславливает повышение уровня развития.

Труд Дарвина касается происхождения видов путем естественного отбора, или сохранения благоприятных рас в борьбе за жизнь. Однако явлению отбора предшествовал момент (или период) появления первых существ, которые несли черты живого и тоже были субстратом реализации естественного отбора. Представляет интерес обсуждение проблемы возникновения живого в тесной связи с условиями внешней среды, где она могла возникнуть и, вероятно, возникла. Отбор касается особей как целого в их взаимосвязи со средой (особь представляется нам высшим уровнем организации существ, анализируемых физиологией как наукой). Применение методов эволюционной физиологии позволяет подойти к ответу о принципах эволюции функций, рассматривая особи разного уровня организации.

Дарвин писал: «Окончательный результат заключается в том, что каждое существо обнаруживает тенденцию делаться более и более улучшенным по отношению к окружающим его условиям. Это улучшение неизбежно ведет к градуальному повышению организации большей части живых существ во всем мире» (Дарвин, 1991, с. 110). Развитие экологической физиологии стало ответом, реализацией этого высказывания Дарвина. Изучение особенностей адаптации физиологических систем

к меняющимся условиям внешней среды, выяснение стратегии адаптации и ее механизмов стало содержанием экологической физиологии и биохимии, а выяснение закономерностей эволюции физиологических механизмов различных функций — одной из программ развития эволюционной физиологии.

Исследования в области эволюционной физиологии и биохимии позволили охарактеризовать этапы становления физиологических функций, их механизмы легли в основу новых подходов к пониманию начальных этапов происхождения жизни на Земле, формирования первых существ. Согласно существующим представлениям первые существа появились в море (Гинецинский, 1964; Проссер, 1977) и эволюционировали, занимая новые экологические ниши. Однако для появления первого существа необходимы кроме исходных молекул органических веществ и элементов генетического кода также адекватные физико-химические условия среды, где бы мог синтезироваться белок, возникнуть мембрана, чтобы отделить протоклетку от окружающей среды. Синтез белка требует среды с преобладанием K^+ и Mg^{2+} (Спирин, Гаврилова, 1971), а в морской воде доминируют ионы Na. Необходимость решения этого парадокса требовала разработки новых подходов, что привело к формулированию и обоснованию новой гипотезы о физико-химических особенностях среды возникновения жизни на Земле, условий возникновения мембраны клетки (Наточин, 2005, 2006), эволюции и клетки, и ее окружения (Наточин и др., 2008). В настоящей работе важным представляется обсуждение вопросов о месте эволюционной физиологии в современной биологии и эволюционном учении, обоснование новых подходов к характеристике среды происхождения жизни на основе принципов современной физиологии и биохимии.

Некоторые даты истории эволюционной физиологии

XIX в. и начало XX в. были временем интенсивного накопления фактов, касающихся сравнительной физиологии животных. Анализируя результаты исследований в этой области биологии, В. Лункевич (1943) приводит ссылки на работы, выполненные в первой половине XIX в.: Вальтер провел сопоставление функций у человека и животных, были опубликованы работы Ф. Дюжардена и М. Шульце по исследованию простейших, опыты А. Мильн-Эдвардса на гидроидах, Ф. Мюллера на иглокожих, А. Келликера на червях, Ф. Лейдига на насекомых, К. Гегенбауэра на кишечнополостных и асцидиях и др.

1859 год, когда был опубликован труд Дарвина (1991) о происхождении видов путем естественного отбора, стал вехой в истории естествознания, в том числе и физиологии. Большое значение для развития физиологии имело обсуждение в труде Дарвина вопросов, касающихся эволюции структуры и функции различных органов. Вскоре, в 1860-е гг., в течение нескольких лет появились публикации, касающиеся проблем становления функций, работы по популяризации проблем эволюции. В статье Д. И. Писарева (1949), посвященной книге Ч. Дарвина, была высказана мысль, что после выхода в свет «Происхождения видов» ботаника, зоология, сравнительная анатомия и физиология получили общую руководящую нить. О признании идей Ч. Дарвина в России свидетельствует тот факт, что 31 октября 1867 г. его кандидатура была предложена на вакантное место, а 1 декабря 1867 г. он стал иностранным членом-корреспондентом Императорской Санкт-Петербургской

академии наук по разряду биологических наук Физико-математического отделения (Российская академия наук, 2009).

Экспериментальные свидетельства подтверждения развития идей Ч. Дарвина в области изучения эволюции не только структуры, но и функции органов требовали новых приемов. Высказывалась мысль, что для изучения эволюции функций необходимо сочетанное применение методов сравнительной физиологии и онтогенетической физиологии. Эта мысль была высказана в 1874 г. Э. Геккелем и развита К. Люкасом (Lucas, 1909). В 1874 г. Э. Геккель писал, что «задачей будущей физиогении явится такая же исчерпывающая и успешная разработка истории развития функций, какая уже давно проделана морфогенией в отношении развития формы» (Геккель, 1940, с. 183). В 70-е гг. XIX в. А. Дорн (1937) не только разрабатывает вопросы эволюции функций, но и формулирует одну из закономерностей этого процесса — принцип смены функций. В конце XIX в. большой вклад в развитие проблем эволюции функций внесли А. О. Ковалевский, занимавшийся сравнительной гистофизиологией выделительных органов, И. И. Мечников, разрабатывавший проблемы физиологии внутриклеточного пищеварения, Н. Клейненберг, обосновавший принцип субституции органов в процессе филогенеза, Л. Плате, предложивший принципы расширения и интенсификации функций, и Д. М. Федотов, обосновавший правомерность принципа физиологической субституции.

В 1909 г. К. Люкас «отметил как досадное явление, что до последнего времени изучение физиологических процессов идет вне связи с эволюционным учением, которое оказало такое могучее влияние на развитие морфологических знаний» (цит. по: Лейбсон, 1973, с. 196). В 1910 г. Л. А. Орбели был в командировке в Великобритании, работал в Кембридже, встречался с К. Люкасом и обсуждал с ним эти проблемы, а затем уехал для работы на Неаполитанскую биологическую станцию. Однако он сохранил интерес к проблемам эволюции функций и стал ее разрабатывать в Ленинграде, начиная с 20-х гг. XX в. Термин «эволюционная физиология» был предложен А. Н. Северцовым (1914), который считал, что необходимо развивать эволюционную физиологию наряду с эволюционной морфологией.

В 20–30 годы XX в. исследования в области сравнительной и эволюционной физиологии стали активно развиваться в ряде научных центров СССР. В конце 1920-х гг. в эти работы включился ряд исследователей в Москве, особенно активно участвовал в них Х. С. Коштоянц, который возглавил Отдел сравнительной физиологии в Научно-исследовательском биологическом институте им. К. А. Тимирязева и одновременно проводил эксперименты в области общей и сравнительной физиологии в 1-м МГУ (Артемов, Сахаров, 1986). В 1930-е гг. появились первые крупные обобщения по результатам работ в области эволюционной физиологии. В журнале «Под знаменем марксизма» Х. С. Коштоянц (1932) опубликовал статью, посвященную эволюционной физиологии, год спустя вышла в свет статья Л. А. Орбели (1933) «Об эволюционном принципе в физиологии». В последующие годы появились обзоры, обобщения по итогам исследований в области эволюционной физиологии (Крепс, 1935; Коштоянц, 1937; Орбели, 1941).

В середине 1930-х гг. под руководством Л. А. Орбели и Е. М. Крепса был организован Отдел эволюционной физиологии Всесоюзного института экспериментальной медицины в Колтушах, а в конце 1930-х гг. создан Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова во главе с Л. А. Орбели. Даже в тяжелые военные годы, и особенно после окончания

войны, сотрудники института Л. А. Орбели в Ленинграде и физиологи коллектива, руководимого Х. С. Коштыянцем в Москве, продолжали активно заниматься разработкой проблем эволюционной физиологии. Тяжелые последствия так называемой «павловской сессии» стали постепенно устраняться после 1953 г., одним из шагов на этом пути стало создание Лаборатории эволюционной физиологии АН СССР. В 1956 г. в соответствии с постановлением Президиума АН СССР в Ленинграде был организован Институт эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова АН СССР, директором которого назначили Л. А. Орбели.

Крупной вехой в развитии этого направления науки стали регулярно проводимые Совещания по эволюционной физиологии, первое из которых состоялось 7 марта 1956 г. в Ленинграде. С основным докладом на нем выступил Л. А. Орбели, вспомнивший К. Люкаса и А. Н. Северцова, он отметил ключевое значение этих ученых в развитии идей эволюции функций, сформулировал задачи и методы данной науки (Орбели, 1961). В минувшие десятилетия в отечественных (Гинецинский, 1961; Крепс, 1976; Уголев, 1985) и международных изданиях (Diamond, 1993; Natchin, Chernigovskaya, 1997) появилось много обобщающих работ, касающихся эволюции функций (Striedter, 2007). На наш взгляд, юбилей Ч. Дарвина служит знаковым поводом для того, чтобы подытожить результаты этих исследований.

Методы эволюционной физиологии

В палеонтологии и эволюционной морфологии исследователь располагает материалом для суждения о путях становления структуры. При изучении развития функций необходимы иные подходы. Для разработки проблем эволюционной физиологии было предложено несколько методов, которые должны были дать ответ на вопрос об этапах эволюции функции. Прежде всего, использовалось сочетание сравнительно-физиологических и онтогенетических подходов. Очевидно, что в отличие от палеонтологии и эволюционной морфологии, где объектом изучения являются организмы, существовавшие на планете в отдаленные эпохи, для построения принципов эволюции функций в эволюционной физиологии почти не остается прямых вещественных доказательств преобразований функций, тех изменений, которые сопровождают этапы изменений при осуществлении той или иной функции. Формулирование закономерностей развития функции основано на образном мышлении, оно требует иных методов, нежели прямые свидетельства состояния структур у найденных замороженными тел мамонтов, скелетов доисторических животных и иных палеонтологических находок. Чтобы найти решение в такой непростой ситуации, вначале была высказана мысль о необходимости сопоставлять состояние функции у животных разного уровня развития (т. е. использовать метод сравнительной физиологии) и анализировать становление той же функции в ходе онтогенеза организмов данного вида, иначе говоря, это было физиологическое прочтение биогенетического закона. Такой подход рекомендовали Геккель (1940), Люкас (Lucas, 1909), Коштыянец (1932). Орбели разделял эту точку зрения (1933, 1961), но он добавил к двум перечисленным методам еще два: клинический, полагая, что деструкция функции при патологическом процессе проходит в обратной последовательности те стадии, которые знаменовали становление функции (Личко, 1962), и разработанный в коллективе Орбели метод использования специальных экспериментальных приемов, суть которого состоит в отсоединении органа от регулирующих его систем

и последовательном анализе стадий происходящей при этом дисфункции. Позднее Х. С. Коштыянец обосновал целесообразность использования данных экологической физиологии и использования данных, полученных в области палеобиогеохимии, которые развивал Я. В. Самойлов (1929). Палеобиохимия и палеофизиология касаются разных аспектов, разных подходов к анализу палеонтологического материала. Следуя мысли Я. В. Самойлова, изложенной в его трудах и нашедшей очень лаконичную формулу — палеолиты, речь идет об отложениях биологического происхождения. По ним можно судить о характере обменных процессов, особенностях метаболизма существовавших организмов. Этот круг проблем входит в сферу интересов палеобиохимии, но когда речь идет о физиологической палеонтологии, он попадает в сферу явлений, реально представленных в ту или иную эпоху, но имеющих лишь вторичное проявление. В этом смысле такое событие сопоставимо с мыслью, реально высказанной, но лишенной в наши дни физической формы, лишь вторично выраженной в виде иного проявления, материального субстрата.

Во второй половине XX в. значительные достижения были связаны с применением методов математического моделирования процесса эволюции отдельных функций (Левченко, 2004; Меншуткин, 2007). Существенные данные могут быть получены при исследовании развития функций в условиях адаптации к экстремальным условиям среды, при оценке реакции организмов разного уровня развития на действие фармакологических агентов (Natochin, 1974), токсических средств.

Задачи эволюционной физиологии

В 1956 г. Л. А. Орбели высказал мысль, что «**эволюция функций** должна составить первый важный стержень эволюционной физиологии» (Орбели, 1961, с. 61; выделено мной. — Ю. Н.). «Вторую, не менее важную, а может быть более важную задачу эволюционной физиологии должна составить **функциональная эволюция**» (Орбели, 1961, с. 61). Орбели дает ключ к развитию высказанных им впервые мыслей о том, что означает эволюция функций и функциональная эволюция. Рассмотрим суть и содержание этих понятий. С одной стороны, требуется характеристика самой функции и детальное описание этапов ее развития, эволюции данной функции. В этой связи следует проанализировать эволюцию функций нервной системы, физиологических систем дыхания, кровообращения, пищеварения, выделения и других; представляется безусловно важным дать физиологический анализ эволюции функций каждого органа, обеспечивающего реализации функции данной системы.

Проблемы, относящиеся ко второй из упомянутых выше задач эволюционной физиологии, мало разработаны. В первую годовщину со дня смерти Л. А. Орбели состоялось заседание Ленинградского общества физиологов, где один из докладов сделал ученик Орбели, его многолетний сотрудник А. Г. Гинецинский (1961). Касаясь проблемы функциональной эволюции, он сказал, что «мы не ошибемся, если признаем этим принципом... необходимость обслуживать прогрессирующую функцию мозга» (Гинецинский, 1961, с. 16). Прошло более полувека со времени, когда Л. А. Орбели была высказана мысль об исследовании проблем функциональной эволюции, наряду с эволюцией функций, но она не получила должного развития. Иногда изучение проблемы функциональной эволюции рассматривают как противопоставление морфологической эволюции. Но функциональная эволюция, по нашему мнению, относится к иной категории понятий. Приведу ключевые слова

Л. А. Орбели: смысл функциональной эволюции состоит в ответе на вопрос, **почему функция развивалась так, а не иначе** (выделено мною. — Ю. Н.). Этот подход Орбели близок к мысли, высказанной в 1929 г. А. Эйнштейном, который сказал, что нас особенно интересует ответ на вопрос «почему природа является именно такой, а не другой» (цит. по: Марков, 1982, с. 9).

О закономерностях эволюции функций

В эволюционной морфологии уделяется большое внимание анализу закономерностей эволюционного процесса. Достаточно вспомнить труды А. Дорна (1937), А. Н. Северцова (1939), И. И. Шмальгаузена (1940), В. А. Догеля (1981). В работах по эволюционной физиологии мало исследований, в которых сделаны обобщения в отношении закономерностей эволюции отдельных органов и физиологических систем. Анализ вопросов эволюции функций приводит к выводу о необходимости выявления закономерностей на всех уровнях организации физиологических систем, а не только того или иного органа. В связи с этим представляется важным классификация уровней физиологических систем, изучение и последующее формулирование закономерностей эволюции функций, по меньшей мере на каждом из этих уровней. По нашему мнению, следует выделить следующие четыре уровня: I — функциональная система, II — орган данной системы, III — функциональная единица данного органа, IV — специализированная клетка (Наточин, 1988). В отношении водно-солевого обмена может быть дан конкретный пример этих уровней: I — осморегулирующая система, II — почка, III — нефрон, IV — клетка нефрона, осморегулирующего органа (Наточин, 1984).

Огромный материал, касающийся эволюции водно-солевого обмена, функции почек был накоплен в коллективах Г. Смита (Smith, 1943, 1953), Г. Хеллера (Heller, 1944), Б. Д. Кравчинского (1958), А. Г. Гинецинского (1961). Завершение большой описательной работы в отношении изучения эволюции функций при использовании всего спектра ранее упомянутых методов исследования, желательно свести воедино, попытаться сформулировать закономерности эволюции отдельных функций, чтобы в дальнейшем рассмотреть проблему в целом как общие принципы эволюции функций. Нами была выполнена такая работа в отношении эволюции функций почки, нефронов как функциональной единицы почки, клетки нефрона (Наточин, 1988).

Рассмотрение начнем с клетки нефрона. Специализация этих клеток очень высока, в нефроне млекопитающих имеется более 10 структурно и функционально различных отделов почечного канальца, а разнообразие вариантов клеток превышает это число. Имеются отличия отделов канальца в зависимости от принадлежности к тому или иному классу позвоночных, экологической специализации данного вида. В эволюции клеток почечного канальца реализуются следующие закономерности:

- формирование асимметричной клетки;
- интенсификация функций;
- полимеризация (олигомеризация) органелл;
- специализация зон клеточных контактов, своеобразие клаудинов;
- изменение локализации и количества специфических мембранных рецепторов для гормонов и аутокинов.

К числу наиболее значимых черт эволюции функций органа — почки (Наточин, 1984) на примере позвоночных можно отнести:

- возрастание полифункциональности;
- интенсификацию процессов, лежащих в основе работы почки (клубочковая фильтрация, реабсорбция, секреция);
- принцип надстройки (формирование мозгового вещества у птиц и млекопитающих по сравнению с эктотермными позвоночными);
- олигомеризацию органов и полимеризацию их функциональных единиц;
- субституцию органа или отдельных его функций (участие у птиц и рептилий солевых желез в гипоосмотической регуляции наряду с почкой);
- смена функций органа;
- регресс функций (отсутствие осморегулирующей функции в агломерулярной почке);
- необратимость регрессивной эволюции функций.

Разработка проблем *эволюции функций отдельных функциональных систем* требует конкретных решений, описания этапов развития, механизмов преобразования функций, принципов эволюции данной функции. В качестве примера рассмотрим некоторые принципы эволюции осморегуляции, поскольку само описание этой системы можно найти в многочисленных книгах, статьях (Bentley, 1971). К этим принципам могут быть отнесены:

- смена полиорганный типа осморегуляции (участие солевых желез, кожи, мочевого пузыря, почек и др.) на моноорганный — участие почек в гипо- и гиперосмотической регуляции (млекопитающие);
- изменение структуры и функции органа (осмотическое концентрирование мочи у теплокровных);
- интенсификация работы почки (увеличение артериального почечного кровотока, и исчезновение воротной системы кровоснабжения почек);
- изменение структуры гормонов нейрогипофиза;
- изменение распределения аквапоринов в мембранах;
- специфика натриевых каналов в плазматической мембране (амилоридчувствительные);
- появление водонепроницаемых регулируемых зон клеточных контактов.

Функциональная эволюция

Выше речь шла об эволюции функций, но, по мысли Л. А. Орбели, «Функциональная эволюция есть более высокий этап эволюционной физиологии, чем изучение эволюции функций. В одном случае мы прослеживаем исторический путь развития тех или иных функциональных отношений, а во втором — подходим к пониманию того, в чем заключается эволюционный процесс и как он сложился, почему именно так протекал эволюционный процесс на основе тех функциональных превращений, которые возникают в живых организмах» (Орбели, 1961, с. 61).

Рассмотрим решение этой задачи на примере физиологии водно-солевого обмена почек. Речь идет о том, какие особенности эволюции систем, органов, участвующих в водно-солевом обмене, были предопределены физико-химическими, молекулярными ограничениями, связанными с основными участниками этого физиологического процесса, то есть с транспортом воды, основных ионов, в частности натрия. В 1960-е гг. нами была высказана мысль, что клеточные механизмы транспорта воды и натрия предопределили физиологическую организацию осморегулирующей

системы у организмов разного уровня развития (Наточин, 1967). В те годы еще только была открыта Na^+/K^+ -АТФаза, ничего не было известно об ионных каналах и аквапоринах. При изучении представителей разных групп животных стало ясно, что транспорт воды происходит пассивно по осмотическому градиенту, а в транспорте натрия могут участвовать системы активного транспорта. Эти, по нашему предположению, молекулярные отличия транспорта двух веществ легли в основу, обусловили необходимость двухэтапного процесса деятельности почек при мочеобразовании: сочетание ультрафильтрации в клубочках почек и реабсорбции веществ в канальцах. Такой же двухэтапный процесс лег в основу функциональной организации систем опреснения биологических жидкостей. В последнем случае морские позвоночные, обладающие системой гипоосмотической регуляции, пьют морскую воду, гипертоническую по отношению к крови, а затем при участии солевых желез (носовые железы, ректальная железа и др.) экскретируют секреты с высокой концентрацией натрия, что обеспечивает опреснение жидкостей внутренней среды.

В содержание понятия **функциональная эволюция** кроме рассмотренных выше 1) физико-химических, молекулярных факторов, определяющих эволюцию функций каждой физиологической системы, входит 2) взаимосвязь деятельности в процессе эволюции различных функциональных систем в данном организме; 3) проблема целостности организма; 4) физиология адаптаций; 5) проблема эпигенеза — возникновения человека, высших форм психической деятельности, которые определили эволюцию человека (Наточин, 1984).

Необходим анализ и ответ на ряд вопросов, касающихся эволюционной физиологии как науки. Особенно важно отметить, что обсуждение проблем функциональной эволюции затрагивает *принципы развития*, а они не эволюционируют, не меняются. Отдельного рассмотрения заслуживает вопрос, касающийся эволюции биосферы, ее влияния на человека и человека на нее. Еще одна проблема — значение в эволюции физиологических систем информационных потоков. Несомненно, на всем протяжении эволюции жизни имела значение информация и ее передача следующим поколениям, достаточно упомянуть передачу генетической информации. В человеческом обществе речь идет об огромных потоках информации, это стало носить глобальный характер, информация приобрела социальное значение.

Физиологическая эволюция или возникновение жизни

Однако есть еще один пласт проблем эволюционной физиологии, который не укладывается в рамки ни первой, ни второй задачи эволюционной физиологии в конструкциях Л. А. Орбели и ранее не обсуждался. Он касается происхождения живых организмов, физиологических функций их отдельных компонентов, роли эволюционной физиологии в анализе проблемы происхождения жизни и исходных физиологических функций у первых существ Земли.

Проблемы происхождения жизни и функций первых ее форм, физиологических функций протоклеток, их развития, эволюции клетки не укладываются в стандартное понятие эволюции функции. Если речь идет об эволюции функции, то следует дать ее определение, назвать имя данной функции. Эти исследования не относятся к любой физиологической функции, такой как дыхание, кровообращение, пищеварение, выделение и т. п. Трудно отнести обсуждение и решение поставленной проблемы и ко второй задаче эволюционной физиологии — функциональной эволюции в тех

понятиях, как они были сформулированы Л. А. Орбели. Тем самым можно прийти к заключению, что развитие эволюционной физиологии как науки приводит к необходимости выделения еще одной задачи. Ее можно назвать физиологической эволюцией и сформулировать как исследование зарождения физиологических процессов, лежащих в основе функций, исследование первых шагов жизненных явлений при появлении в неорганической природе элементов органической жизни и их функций, формирования независимых, самовоспроизводящихся организмов, которые способны к реализации минимума физиологических функций, лежащих в основе жизни. Это были физиологические функции первичной клетки, протоклетки, то есть начало пути, возникновение, становление функций клетки. Следующим ее этапом стала дифференцировка, появление органов, систем, лежащих в основе дыхания, питания, выделения и др. Решение этих исходных, базовых физиологических проблем — проблем физиологической эволюции — дало стимул к появлению тех процессов, которые стали объектом изучения, обобщения в ходе изучения эволюции функций.

Термин «физиологическая эволюция» требует строгой дефиниции, поскольку ранее это словосочетание встречалось в ряде работ. А. М. Уголев писал, что «физиология рассматривается нами как технологическая наука, физиологическая эволюция может быть охарактеризована как эволюция технологий» (Уголев, 1985, с. 24). Проссер писал, что «Физиологические особенности любой группы животных отражают ее эволюционную историю» (Проссер, 1977, с. 14).

Тот смысл, который вкладывается нами в понятие «физиологическая эволюция», иной, он касается первых этапов жизни, возникновения самих исходных физиологических функций. Когда обсуждают эволюцию функции, то сопоставляют разные проявления данной функции от ее наиболее простых решений до высших способов реализации. Следовательно, объектом сравнения служит существующая функция, а использование разных приемов, методов эволюционной физиологии может позволить высказать суждение об этапах эволюции данной функции. Еще более сложным был бы ответ на вопрос о причинах, которые предопределили сложившееся направление эволюции функции, ее функциональную эволюцию.

Происхождению видов должно предшествовать возникновение первичных форм жизни, появление и усложнение живых существ. Вопросы эволюции функций можно анализировать после того, как возник живой организм и у него появились физиологические функции. Принято, что в основе развития жизни лежит клеточная форма организация. Не затрагивая проблемы, касающейся степени сложности первых форм жизни, назовем эту стадию протоклеткой — в такой формуле она была предшественницей прокариот и эукариот. Можно принять, что затем на одном из этапов эволюции живого формируется клетка, обладающая ядром. По одним данным, это произошло около 2,7 млрд лет тому назад (Brooks et al., 1999; Brake et al., 2002), по другим — эукариоты появились 950–1259 млн лет назад (Douzery et al., 2004). Эти расчеты основаны на анализе аминокислотной последовательности 129 белков от 36 эукариот, что позволило определить время дивергенции главных групп живых организмов — грибов, растений, протистов, многоклеточных животных (Douzery et al., 2004). Новейшие данные значительно увеличивают время возникновения живых существ на Земле: бактерий до 3,8–4,0 млрд лет назад, одноклеточных эукариот — не менее 2,7 млрд лет, грибов — около 2,4 млрд лет (Розанов, 2005). Для обсуждения интересующей нас проблемы физико-химических условий среды, где

появилась первая живая система, точная дата на этой стадии для наших рассуждений не имеет принципиального значения, но если следовать результатам исследований А. Ю. Розанова, с тех пор минуло не менее 4 млрд лет.

Несомненно, у первичных форм клеток под одной мембраной (оболочкой) должны были находиться несколько облигатных компонентов — наследственный аппарат, элементы энергоснабжения, цитоплазма, источник органических веществ для построения живого. Существенный вопрос состоял в том, как оградить протоклетку от окружающей среды уже на этом начальном, первом этапе, могла ли быть у протоклетки плазматическая мембрана со способностью селективного отношения к отдельным ионам, каким был ионный состав околоклеточной среды. В зависимости от ответа на него возникнут новые вопросы: когда эта мембрана возникла, что послужило стимулом к ее появлению? Эти этапы происхождения жизни, естественно, предшествовали происхождению видов.

Эксперимент с воспроизведением условий начала начал жизни носит спорный характер, необходимо было искать иные подходы для решения этой задачи. Ответом могли быть данные об особенностях физико-химических параметров цитоплазмы клеток и причинах именно такой картины. Практически во всех известных случаях в клетке доминируют ионы K^+ , а во внеклеточной среде, околоклеточной среде — ионы Na^+ (Проссер, 1977; Харди, 1986; Наточин, 1984, 2005). Эти данные позволяют предположить, что биохимические процессы, лежащие в основе цитогенеза, происходили в калиевой среде, в условиях, оптимальных для становления жизни в ее современных формах (Наточин, 2009). Возникновение протоклеток, по нашему предположению, возможно лишь в калиевой внешней среде, ибо это необходимо для выполнения всего объема первичных функций и достаточно иметь оболочку у такой протоклетки. Стимулом для формирования плазматической мембраны в ее современном понимании могла быть последующая миграция протоклеток в среду, отличающуюся по ионному составу от содержимого клеток, или природных изменений состава первичной среды их обитания, вначале по концентрации одновалентных ионов, смены натрия на калий, а затем и по осмоляльности среды. В этих условиях требовалась плазматическая мембрана, компоненты которой стабилизировали ионный состав цитоплазмы, ее осмоляльность.

Несколько слов для объяснения, почему жизнь не могла возникнуть в пресной воде или в натриевом водоеме, океане, а необходим был постулируемый нами солевой состав среды с доминированием ионов калия и магния. Такой ионный состав цитозоля был обязателен для синтеза белка — в числе ионов, необходимых для реакции транспептидации на рибосоме обязательно присутствие K^+ , Mg^{2+} и ряд других, но среди них нет ионов Na^+ (Monro, Marcker, 1967; Traut, Monro, 1964; Maden, Monro, 1968). Более того, ионы « Na^+ и Li^+ не только не могут заменить ионов K^+ или NH_4^+ , но являются их антагонистами, блокируя работу белок-синтезирующей системы» (Спирин, Гаврилова, 1971, с. 152). Эти данные представляются исключительно значимыми для предлагаемой нами гипотезы о возникновении жизни в калиевой среде, а не в Мировом океане. Ясно, что без белоксинтезирующей системы не может быть и синтеза самой Na^+/K^+ -АТФазы, которая у более высоко организованных форм обеспечивает удаление Na^+ из цитоплазмы и поступление в нее ионов калия, тем самым адаптацию к жизни в море.

Плазматическая мембрана могла появиться у прокариот либо она существовала у протоклеток и вошла в структуру прокариот, эукариот в итоге симбиоза. Эукариоты,

по современным представлениям, возникли в результате симбиоза разнородных прокариот в единый организм (Маргелис, 1983; Rivera, Lake, 2004). Эти исходные формы одноклеточных дали начало основным группам эукариот — грибам (осмотротрофия), водорослям и растениям (фототрофия), животным (зоотрофия). Возможны иные сценарии зарождения клеточной формы жизни, но и в этом случае сохраняется значение предлагаемой нами гипотезы о роли Na^+ и K^+ в эволюции клетки. Этот вариант может быть основан на предположении, что исходные формы клеток микроорганизмов возникли в калиевой среде и вынуждены были затем приспособиться к водоемам со средой, где доминировали ионы натрия. В этом случае роль «протоклеток» сыграли организмы, которые были предтечей клеток, положивших начало царству животных. Возникновение эукариот на относительно высоком уровне эволюции жизни могло сопровождаться и наследованием плазматической мембраны вместе с типичной для них ионной средой цитоплазмы. Необходимо ответить на вопрос, какой была эта среда — калиевой или натриевой, — по высказанным выше соображениям, скорее всего, калиевой.

Воды современного океана содержат около 470 ммоль/л ионов натрия и 11 ммоль/л ионов калия. В клетках эукариот, обитающих в морской воде, доминирует K^+ , осмотическое давление в клетках и в морской воде у морских беспозвоночных практически одинаково. Трудно представить возникновение протоклеток в океане: появление клеток с калиевой цитоплазмой в натриевой среде означало бы формирование сложнейших форм жизни без предыстории. В то же время ясно, что «эволюционный процесс основывается на том, что новый организм сначала согласуется с тем, что уже существует, и лишь потом изменяет систему отношений» (Заварзин, Колотилова, 2001, с. 8).

Предлагаемая нами гипотеза позволяет разрешить это противоречие. Протоклетки могли возникнуть в небольших водных бассейнах, где доминировали ионы K^+ . В этих условиях, пригодных для первичных форм жизни, сформировались наиболее важные функции клеток, содержимое было отграничено от окружающей среды оболочкой. На этом этапе эволюции живого оболочка была барьером для крупных молекул, а не для ионов и не для воды. В существовании барьера для ионов не было необходимости, поскольку содержимое клетки и внешней среды в таких условиях было изоионично, осмотического барьера не требовалось, ибо окооклеточная среда и цитозоль были изоосмотичны. Изменение солевого состава водоемов в связи с вулканической деятельностью, выпадением осадков, стоком рек и иными планетарными событиями могло приводить к изменению концентрации ионов натрия в тех водоемах, где первоначально возникли живые существа и доминировали ионы калия, требовалась реорганизация протоклеток для их адаптации к новым условиям. При такой последовательности событий выжить могли те особи, которые обрели способность сохранять в исходном виде ионный состав внутриклеточной среды, в частности поддерживать высокую концентрацию K^+ в цитозоле вне зависимости от изменений ионного состава окружающей внешней среды. Это требовало появления новых свойств в плазматической мембране — формирования ионных каналов, ионных насосов. В частности, был необходим функционирующий за счет энергии АТФ натриевый насос, обеспечивающий поступление в клетку K^+ и удаление из нее Na^+ . На этом этапе эволюции клетки могли приспособиться к жизни в морской воде с формированием ионов натрия. Развитие жизни на Земле после появления эукариот давало значительные преимущества для развития живых существ. Следующим

этапом эволюции, вероятно, могло быть возникновение колониальных форм, состоящих из однотипных клеток, а затем и многоклеточных организмов, средой обитания которых могла быть морская вода. Выше отмечалось, что сместилось на более ранний период не только время появления прокариот (Розанов, 2005), но и многоклеточных эукариот, аннелидоморфы обнаружены в раннем рифее (Гниловская, 1998).

Физиологический анализ вопроса о неорганических факторах среды возникновения жизни позволяет прийти к выводу, что одним из чрезвычайно значимых событий в эволюции живого было появление протоклеток с калиевой цитоплазмой и последующая их адаптация к внешней водной среде с доминированием ионов натрия. Возникновение плазматической мембраны, способной обеспечивать ионную асимметрию клетки по отношению к внешней среде, обеспечило у предшественников животных выработку механизма сочетания калиевой цитоплазмы с противоионом натрия во внешней среде. У животных длительный дальнейший период эволюции, вероятно, происходил в морской среде, наличие ионов натрия во внешней среде при наличии калия внутри послужило исходным условием электрогенеза, возникновения полярной, асимметричной клетки, что дало стимул для дифференцировки тканей, возникновения эпителия. Электрогенез этих клеток послужил безусловной физиологической предпосылкой появления нервной клетки, возбудимой клетки, становления нервной системы, а потому были обеспечены исключительные преимущества у таких существ в координации функций, реакции животных на сиюминутные изменения во внешней среде. Наличие нервных клеток, нейросекреции, аутоакоидов было основой формирования эндокринных регуляторов. Натрий как стимул образования полярной клетки, где в плазматической мембране одной стороны клетки могли быть сосредоточены натриевые каналы, а в другой — натриевые насосы, обеспечил основу развития таких функций, как всасывание, пищеварение, выделение, дыхание. Формирование системы жидкостей внутренней среды с доминированием в них ионов натрия стало предпосылкой становления системы гомеостаза, физико-химического постоянства жидкостей внутренней среды — обязательного условия для развития высших функций нервной системы. Сказанное выше позволяет предположить, что выбор натрия как противоиона для калия дал толчок, стимул биологического прогресса в мире животных. Исследование наиболее жестко контролируемых физико-химических параметров крови, жидкостей внутренней среды у человека показало, что к ним относятся осмоляльность, концентрация ионов натрия, ионов кальция, рН.

Адаптация клеток к натриевой среде, появление плазматической мембраны, отделяющей калиевую цитоплазму от натриевой внеклеточной жидкости, стали ключевыми моментами в возникновении биоэлектрических явлений, мембранного потенциала и нервных клеток. Этот этап дифференцировки клеток у первых многоклеточных сыграл исключительную роль в эволюции животных. Он стал предтечей перехода от объединения клеток к созданию целостного организма с единой системой управления, регуляции, возможности рецепции и реакции на изменение условий окружающей среды и во внутренней среде.

Важный этап эволюции многоклеточных животных состоял в создании внеклеточной жидкости, благодаря чему у клеток появилась возможность более эффективного обмена веществ, обмена информацией с помощью физиологически активных веществ, доставки органических веществ, создания оптимальных условий для жизни клеток. В эволюционной морфологии к значительным событиям в эволюции много-

клеточных животных относят появление вторичной полости тела. Это, безусловно, принципиальный пункт в эволюции животных, его функциональные следствия состояли в развитии системы жидкостей внутренней среды. Возникновение многоклеточных сопровождалось не только объединением, связью ранее разрозненных клеток друг с другом, но и созданием межклеточной среды, затем внеклеточной жидкости, которая стала средой, окружающей каждую клетку. Ее функциональная роль все более возрастала по мере усложнения организмов. В межклеточную жидкость поступали продукты метаболизма клеток, из нее клетки извлекали необходимые им вещества, соседние клетки могли направлять сигнальные молекулы, создавая условия для паракринной регуляции. Поддержание постоянства объема и состава жидкостей внутренней среды, гомеостаз обеспечил условия для прогресса многоклеточных животных. Казавшееся странным почти одновременное появление большого разнообразия форм в период становления венда (Соколов, 1998) находит адекватное объяснение в рамках предлагаемой гипотезы — ароморфоз, принципиальное решение задачи адаптации к натриевой среде и появление в связи с этим многоклеточных животных обеспечило возможность развития многообразных форм пойкилосмотических организмов в морской воде. По мере усложнения организмов и необходимости осуществления более эффективной регуляции появились органы внутренней секреции, началась секреция гормонов, которые поступали в жидкости внутренней среды, в кровь и достигали каждой клетки при участии жидкостей внутренней среды. Возникает и совершенствуется система регуляции состава жидкостей внутренней среды, формируются органы, обеспечивающие ее циркуляцию, создается система стабилизации ее состава. Сопоставление молекулярной организации сигнальных систем, включающих аденилатциклазу, гуанилатциклазу, выявило существенное сходство у дрожжей, инфузорий, многоклеточных животных (Шпаков и др., 2003).

Таким образом, выше аргументирована гипотеза, согласно которой жизнь возникла в калиевой среде; важным стимулом в эволюции клеток эукариот, в развитии многоклеточных животных была адаптация к среде, где доминировали ионы натрия. При физиологическом подходе к проблеме эволюции жизни особый интерес представляют те этапы, периоды, когда появились живые клетки, благодаря мембране обособленные от окружающей среды, способные к обмену веществ и самовоспроизведению. Очевидно, что их возникновению предшествовало появление (независимо от источника) молекул органических веществ, катализаторов биохимических реакций, систем синтеза белка, генетического аппарата, системы энергопродукции.

Литература

- Артемов Н. М., Сахаров Д. А. Хачатур Седракович Коштоянц, 1900–1961. М. : Наука, 1986. 224 с.
- Геккель Э. Основной закон органического развития // Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. Избранные работы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. С. 169–186.
- Гинецинский А. Г. Об эволюции функций и функциональной эволюции. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. 23 с.
- Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М. ; Л. : Наука, 1964. 427 с.
- Гниловская М. Б. Древнейшие аннелидоморфы из верхнего рифея Тиммана // Доклады Академии наук. 1998. Т. 359. № 3. С. 369–372.

- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб. : Наука, 1991. 539 с.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М. : Высшая школа, 1981. 606 с.
- Дорн А. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М. ; Л. : ОГИЗ, 1937. 196 с.
- Заварзин А. Г., Колотилова Н. Н. Введение в природоведческую микробиологию. М. : Книжный дом «Университет», 2001. 256 с.
- Колчинский Э. И. Юбилей Ч. Дарвина в социально-культурном и когнитивном контекстах // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. междунар. науч. конф. СПб. : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009. С. 265–268.
- Коштоянц Х. С. Физиология и теория развития: (Некоторые вопросы) // Под знаменем марксизма. 1932. № 5/6. С. 54–86.
- Коштоянц Х. С. Эволюционная физиология в СССР // Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова. 1937. Т. 23. № 4/5. С. 523–536.
- Кравчинский Б. Д. Современные основы физиологии почек. М. ; Л. : Медгиз, 1958. 364 с.
- Крепс Е. М. XV Международный физиологический конгресс и эволюционная физиология // Природа. 1935. № 10. С. 34–38.
- Крепс Е. М. Об эволюции морфофизиологической и эволюции биохимической // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1976. Т. 12. № 6. С. 493–502.
- Левченко В. Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб. : Наука, 2004. 165 с.
- Лейбсон Л. Г. Леон Абгарович Орбели. Л. : Наука, 1973. 450 с.
- Личко А. Е. Инсулиновые комы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 260 с.
- Лункевич В. В. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1943. Т. 3. 468 с.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М. : Мир, 1983. 352 с.
- Марков М. О единстве и многообразии форм материи в физической картине мира // Наука и жизнь. 1982. № 7. С. 3–10.
- Меншуткин В. В. Путь к моделированию в экологии. СПб. : Нестор-История, 2007. 394 с.
- Наточин Ю. В. Некоторые вопросы функциональной эволюции осморегулирующих органов и желез внешней секреции // Журнал эволюционной биохимии и физиологии, 1967. Т. 3. № 6. С. 555–561.
- Наточин Ю. В. Проблемы эволюционной физиологии водно-солевого обмена. Л. : Наука, 1984. 40 с.
- Наточин Ю. В. Некоторые принципы эволюции функций на клеточном, органном и организменном уровнях (на примере почки и водно-солевого гомеостаза) // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49. № 3. С. 291–303.
- Наточин Ю. В. Роль ионов натрия как стимула в эволюции клеток и многоклеточных животных // Палеонтологический журнал. 2005. № 4. С. 19–24.
- Наточин Ю. В. Физико-химические детерминанты физиологической эволюции: от протоклетки к человеку // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2006. Т. 92. № 1. С. 57–71.
- Наточин Ю. В. Возникновение мембран // Проблемы происхождения жизни / под ред. А. И. Григорьева [и др.]. М. : ПИН РАН, 2009. С. 215–228.
- Наточин Ю. В., Рыженко Б. Н., Галимов Э. М. Роль солевого состава (К/Na) водной среды в биологической эволюции // Проблемы зарождения эволюции биосферы / под ред. Э. М. Галимова. М. : Либроком, 2008. С. 403–408.
- Орбели Л. А. Об эволюционном принципе в физиологии // Природа. 1933. № 3–4. С. 77–86
- Орбели Л. А. Вопросы эволюционной физиологии // Архив биологических наук. 1941. Т. 61. № 1. С. 43–55.
- Орбели Л. А. Основные задачи и методы эволюционной физиологии // Л. А. Орбели. Избранные труды. Т. 1. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. С. 59–68.

- Писарев Д. И. Прогресс в мире животных и растений // Избранные философские и общественно-политические статьи. М. : Госполитиздат, 1949. С. 286–504.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных. Т. 1. М. : Мир, 1977. 608 с.
- Розанов А. Ю. Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтологический журнал. 2003. № 6. С. 41–49.
- Российская Академия наук. Список членов Академии. 1724–2009. М. : Наука, 2009. 686 с.
- Самойлов Я. В. Биолиты. Л. : Науч. хим.-техн. изд-во, 1929. 140 с.
- Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории. М. : Наука, 1914. 155 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч. Т. 5. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Соколов Б. С. Очерки становления венда. М. : Т-во науч. изд. КМК, 1997. 156 с.
- Спирин А. С., Гаврилова Л. П. Рибосома. М. : Наука, 1971. 254 с.
- Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: элементы современного функционализма. Л. : Наука, 1985. 544 с.
- Харди Р. Гомеостаз. М. : Мир, 1986. 81 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. 231 с.
- Шпаков А. О., Деркач К. В., Перцева М. Н. Гормональные сигнальные системы низших эукариот // Цитология. 2003. Т. 45. № 3. С. 223–234.
- Bentley P. J. Endocrines and osmoregulation. Berlin : Springer, 1971. 300 p.
- Brake S. S., Hasiotis S. T., Danally H. K., Connors K. A. Eukariotis stromatolite builders in acid mine drainage: implications for Precambrian iron formation and oxygenation of the atmosphere? // Geology. 2002. Vol. 30. № 7. P. 599–602.
- Brooks J. J., Logan G. A., Buick R., Summons R. E. Archean molecular fossils and the early rise of eukariotes // Science. 1999. Vol. 285. P. 1033–1036.
- Diamond J. Evolutionary physiology // The Logic of Life / ed. by C. A. R. Boyd & D. Noble. Oxford : Oxford Univ. Press, 1993. P. 89–111.
- Douzery E. J., Snell E. A., Baptiste E., Delsuc F., Philippe H. The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? // Proceedings of the National Academy Sciences of USA. 2004. Vol. 101. P. 15386–15391.
- Heller H. The renal function of newborn infants // Journal of Physiology. 1944. Vol. 102. P. 429–440.
- Lucas K. The evolution on animal function // Science Progress 1909. Vol. 3. P. 472–483.
- Maden B. E. H., Monro R. E. Ribosome — catalyzed peptidyl transfer // European Journal of Biochemistry. 1968. Vol. 6. P. 309–316.
- Monro R. E., Marcker K. A. Ribosome — catalysed reaction of puromycin with a formylmethionine-containing oligonucleotide // Journal of Molecular Biology. 1967. Vol. 25. P. 347–350.
- Natochin Yu. V. Renal pharmacology: comparative, developmental, and cellular aspects // Annual Review of Pharmacology. 1974. Vol. 14. P. 75–90.
- Natochin Yu. V., Chernigovskaya T. V. Evolutionary Physiology: History, Principles // Comparative Biochemistry and Physiology. 1997. Vol. 118A. P. 63–79.
- Rivera M. C., Lake J. A. The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes // Nature. 2004. Vol. 431 (7005). P. 134–137.
- Smith H. The evolution of the kidney // Smith H. Lectures on the kidney. Kansas : Univ. of Kansas, 1943. P. 3–23.
- Smith H. W. From fish to philosopher. Boston : Little Brown, 1953. 259 p.
- Striedter G. F. A History of ideas in evolutionary neuroscience // Evolution of nervous systems Vol. 1 / eds. G. F. Striedter, J. R. Rubenstein. Amsterdam, Boston : Elsevier Academic Press, 2007. P. 1–15.
- Traut R. R., Monro R. E. The puromycin reaction and its relation to protein synthesis // Journal of Molecular Biology. 1964. Vol. 10. P. 63–72.

Evolutional Physiology on the Way from the “Origin of species” to the Origin of Life

Yu. V. Natochin

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry RAS
St. Petersburg, Russia: natochin@iephb.ru

In the XIX and the early XX century, actively developed were problems of comparable and ontogenetic physiology, the study of evolution of functions was begun. In the USSR, laboratories of evolutional physiology were founded. Evolutionary physiology solves problems of evolution of functions and functional evolution. One of the key physiological problems of evolution is elucidation of the role of inorganic environmental factors in the origin of life. There has been substantiated the statement of the role of evolution of the appearance of protocells with the potassium cytoplasm in potassium water reservoirs with their subsequent adaptation to environment with domination of sodium ions, which seemed to be accompanied by replacement of the cell envelope by the plasma membrane. The ion cell asymmetry is formed relatively to the environment. On this ground, there appear electrogenesis, asymmetrical cell, the tissue differentiation and the appearance of epithelium occur. The cell electrogenesis has become the physiological prerequisite for differentiation, for the appearance of the nerve cell, nervous system, which provided exclusive advantages for such creatures in coordination of functions, reaction to changes of environment. Formation of the system of the inner medium fluids with their domination of sodium ions has become a prerequisite for establishment of homeostasis, the necessary condition for development of the higher functions of the nervous system. Sodium channels alongside with aquaporins provided conditions for the appearance of the osmoregulating organs necessary for adaptation of multicellular animals to media with different salinities — the sea water, freshwater, terrestrial life.

Keywords: evolution of functions, history, evolutionary physiology, origin of life.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ И БИОСФЕРЫ — ЕДИНЫЙ ПРОЦЕСС

В. Ф. Левченко

Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН
Санкт-Петербург, Россия: lew@iephb.nw.ru

Проблема происхождения жизни широко обсуждается в течение долгого времени. Большинство теорий основано на различных гипотезах, которые описывают происхождение первичных примитивных организмов тем или иным абиотическим путем из неживой материи. Происхождение биосферы при этом рассматривается как результат широкого распространения различных видов организмов, а биосфера — просто как некая механическая сумма всего живого, но не как целостная функциональная система. С другой стороны, известно, что никакие земные организмы не способны длительное время жить и размножаться вне биосферы без взаимодействия с другими организмами. Поэтому гипотеза о совместном происхождении живых организмов и биосферы представляется весьма естественной. Такой подход ведет к некоторым другим предположениям, в частности об участии предбиологических соединений и структур в планетарных круговоротах. В статье обсуждается гипотеза о возникновении земной жизни вследствие взаимодействия жидких углеводородов и воды, по-видимому, одновременно находившихся на поверхности древней планеты.

Ключевые слова: эволюция, происхождение жизни, биосфера.

Введение. Традиционные подходы

В большинстве теоретических подходов к проблеме происхождения жизни на нашей планете обсуждается, какие абиотические процессы могли привести к появлению первичных организмов и тех или иных их структурных и (или) функциональных компонент. В связи с этим рассматриваются различные химические реакции и физические механизмы, причем иногда весьма экзотические. Существуют, например, гипотезы о возникновении клеточных мембран вследствие эволюции кооцерватов (Опарин, 1966), обсуждаются разнообразные предположения о происхождении генетической памяти, организации процессов обмена веществ и т. д. (Руттен, 1973; Поннамперума, 1977; Фолсом, 1982; Кометы... 1984; Спирин, 2003; Левченко, Старобогатов, 2008; Твердислов, Яковенко, 2008; Fox, Dose, 1977). Не касаясь здесь проблемы «что такое жизнь?» (Беклемишев, 1964; Шредингер, 1972; Rosen, 1991), отметим, что один из главных дефектов большинства этих теоретических построений состоит в том, что биосфера при этом понимается как некоторая механическая совокупность всего живого на планете, но не как целостная функциональная система «организм–среда», обеспечивающая существование собственных частей.

То, что биосферный фактор никак не учитывается в упомянутых гипотезах, видно также и по тому, что они имеют несколько сходных неустранимых дефектов. В частности, для их обоснования приходится допускать, что предбиологические соединения (Кеньон, Стейнман, 1973) и их комплексы — «преджизнь» — возникали на нашей планете при случайном сочетании нескольких весьма маловероятных

гипотетических условий. Имеются и иные трудные для объяснения и не всегда высказываемые явно предположения, среди которых можно выделить следующие:

1) очень специфические условия в тех областях, где могла зародиться жизнь, и следовательно, очень низкая вероятность появления первичных организмов;

2) специфические, но в то же время сравнительно постоянные условия, в которых происходила дальнейшая эволюция первичной жизни;

3) очень длительный период (по крайней мере, один миллиард лет), когда условия, подходящие для эволюции преджизни, сохранялись в местах ее локализации. В то же время, например, известно, что возраст наиболее долго существующих пресноводных водоемов, где с точки зрения ряда гипотез наиболее вероятно появление преджизни, не превышает нескольких десятков миллионов лет (подр. см.: Левченко, Старобогатов, 2008).

Кроме того, не ясно

4) что являлось источником энергии и пищи для первичных организмов в течение всего того периода, когда преджизнь и ранние формы жизни эволюционировали;

5) как объяснить появление нескольких трофических уровней первичной биосферы.

Можно, однако, подойти к проблеме происхождения жизни, используя иной подход, в рамках которого легче дать ответы на указанные вопросы.

Биосферный подход

Возможна также иная точка зрения относительно происхождения жизни и ее развития на Земле. Она базируется на убеждении в том, что все живые организмы на планете зависят друг от друга, иначе говоря, любая жизнь вне биосферы невозможна. Такой подход разделяется не всеми (подр. см.: Колчинский, 1990), хотя и близок ряду крупных ученых (Вернадский, 1989; Матурана, Варела, 2001; Капра, 2002; Bertalanffy, 1962; Maturana, Varela, 1980; Lovelock, 1991; Rosen, 1991). Биосферу, или в западной традиции — Гайю, рассматривают при этом как самостоятельную, целостную систему самого высокого структурно-функционального уровня организации живого. Эта система контролирует процессы жизнедеятельности и эволюции на более низких уровнях: экосистемном и организменном. Данные представления были названы нами **панбиосферной парадигмой** (Старобогатов, Левченко, 1993); из нее, в частности, следует, что факт обязательного наличия биосферы должен учитываться в любых определениях жизни.

Биосферный подход имеет прямое отношение не только к проблеме биологической эволюции, но и позволяет обсуждать некоторые аспекты предбиологической эволюции и происхождения жизни. Остановимся на этом немного подробнее.

Во-первых, биологическая эволюция должна рассматриваться в контексте эволюции экосистем и всей биосферы. Это было названо **экоцентрической концепцией** эволюции, согласно которой взаимоотношения между эволюционными процессами на различных уровнях биологической организации в основном скоординированы между собой. Только биосфера является относительно независимой живой системой, хотя на нее, разумеется, влияют геологические и космические процессы. Эволюция на видовом уровне и выше (род, семейство и т. д.) обычно не происходит без эволюционных изменений соответствующих экосистем и биосферы. Исключение

составляет экологически нейтральный микроэволюционный дрейф (Эйген, 1973; Кимура, 1985; Жерихин, 1987; Левченко, Старобогатов 1990; Левченко, 2004).

Во-вторых, из представления, лежащего в основе панбиосферной парадигмы, о существовании единой системы биосферы вытекает гипотеза **эмбриосферы** — своего рода предбиосферы, в которой и сложились условия, подходящие для появления отдельных организмов и эволюции жизни (Левченко, 1990, 1993а,б, 2004; Levchenko, 2001, 2002). Согласно этой гипотезе возникновение химических комплексов, структур и функциональных блоков (Уголев, 1990), использованных в дальнейшем живыми организмами, могло происходить независимо друг от друга внутри такой единой функциональной системы. В ней развивался организованный обмен веществ между различными частями, поддерживаемый за счет поступления внешней энергии.

Можно привести различные соображения, которые вытекают из традиционных подходов, подтверждающие возможность существования эмбриосферы в прошлом (Опарин, 1966; Руттен, 1973; Поннампериума, 1977; Фолсом, 1982). Стоит, однако, подчеркнуть, что эмбриосфера — это не просто новое название для любых гипотетических предбиосфер, поскольку в данном случае еще предполагается, что она обладала некоторыми функциональными особенностями, характерными для живого, канализировавшими ее постепенные изменения. Иначе говоря, эволюция эмбриосферы происходила не случайным образом, и потому интересно было бы выяснить, каковы закономерности этого процесса.

Ранее было показано (Левченко, 1990), что некоторые эволюционные принципы могут быть применены не только в области эволюционной физиологии по отношению к организмам, но также и в эволюционной экологии. Важнейшими из них, подходящими для биосистем разных уровней организации живого, являются следующие:

а) принцип эволюции функций, который может быть сформулирован как интенсификация процессов, обеспечивающих важные функции биосистемы в течение эволюции (Орбели, 1979; Наточин, 1987, 1988; Левченко, 1990);

б) принцип увеличения мультифункциональности отдельных подсистем в течение эволюции;

с) принцип «надстройки»: новые функции не замещают существующие, а подчиняют их, «наслаиваются» на них (Орбели, 1979).

Кроме этих можно указать еще несколько эволюционных принципов — всего, по крайней мере, восемь (Левченко, Котолупов, 2010), — на которых здесь не будем останавливаться.

Как ни удивительно, эти же принципы могут быть применены и к развитию эмбриона. Сравнивая приведенные особенности процессов эволюции и развития, можно предположить, что предбиосфера (как в дальнейшем и биосфера) была в некоторых чертах сходна с примитивным развивающимся организмом без генеративных органов. Так же как эмбрион, она развивалась посредством последовательных, согласованных дифференциаций от слабо дифференцированной системы в направлении более сложной. Такая предбиосфера, в которой еще не появились организмы, и была названа эмбриосферой.

Дифференциация вела к постепенному усложнению структуры, организации и функционирования эмбриосферы, к развитию сложных взаимоотношений между компонентами и в конце концов к появлению относительно независимых организмов. Вполне вероятно, что так называемые микрофоссилии, которые обычно считаются остатками первичных живых существ, были не отдельными организмами, а ее

функциональными подсистемами, подобными клеточным органеллам (Левченко, 1993 б, в).

Гипотеза эмбриосферы базируется также на следующих предположениях:

1) эмбриосфера — единая система, обладающая замкнутыми круговоротами веществ;

2) обмен веществ между ее частями происходит под влиянием потоков внешней энергии;

3) возникновение различных органических соединений и биохимических функциональных блоков (Уголев, 1990) могло происходить независимо друг от друга в разных областях эмбриосферы;

4) эмбриосфера является самосохраняющейся и самоинструктирующейся (Эйген, 1973) системой. Это, в частности, означает, что она (как в дальнейшем и биосфера) способна изменять особенности своего взаимодействия со средой, меняя интенсивности протекания некоторых процессов и переключая их ветви так, чтобы сохранять важные для собственного существования структуры и функции (Lovelock, 1991). Такой, приближающийся к кибернетическому, подход лежит и в русле концепций автопоэзиса (Капра, 2002; Казанский, 2003; Varela, 1981; Kazansky, 2004).

Как и во многих других гипотезах (Опарин, 1966; Кенъон, Стенман, 1972; Руттен, 1973; Поннамперума, 1977), здесь принимается, что исходно на планете было достаточное количество подвижных веществ — жидкостей и газов. Это способствовало тому, что эмбриосфера могла функционировать как единое целое. Дополнительным предположением, которое обосновывается в следующем разделе, здесь является следующее: на планете было также достаточное количество химически не инертных органических веществ, которые в течение длительного времени (по крайней мере, миллиарда лет) могли использоваться эволюционирующими формами преджизни и ранней жизни в качестве «строительных блоков» организмов и в качестве пищи.

При обсуждении биологической эволюции обычно подразумевают, что эволюция «движется» от некоторых простых форм в направлении к более сложным (Колчинский, 1990; Северцов, 1990). Феномен направленности эволюции нетрудно объяснить в рамках биосферного подхода. Он связан с «памятью биосферы», другими словами — с необратимыми последствиями предшествующих эволюционных изменений. Они создают различные эволюционные ограничения на организменном уровне (например, морфогенетические), а также изменяют факторы среды, которые влияют на эволюцию живого, иначе говоря, канализируют эволюционный процесс. В частности, в процессе эволюции существенно изменяется энергетика биосферы: поток энергии, используемый биосферой, возрастает на порядки (Левченко, 1993а, 2004; Левченко, Старобогатов, 1999). Все это свидетельствует в пользу идей об авто- или саморегулируемой эволюции биосферы (Жерихин, 1987; Левченко, Старобогатов, 1994), что вполне согласуется с упомянутыми концепциями автопоэзиса, общей теории систем Л. фон Бергаланфи (Bertalanffy, 1962) и подходами Дж. Лавлока (Lovelock, 1991) и Ф. Капра (2002). Механизмы, сходные с теми, которые создают направленность биологической эволюции, работают, по всей видимости, и в случае предбиологической эволюции, происходившей в эмбриосфере.

Гипотеза эмбриосферы, вытекающая из биосферного подхода и панбиосферной парадигмы, взаимосвязана также со следующими проблемами: как возникла эмбриосфера, как происходил переход от нее к биосфере? Почему жизнь в Солнечной системе возникла именно на нашей планете? Чтобы приблизиться к ответам на эти вопросы, остановимся на некоторых особенностях условий, имеющих на других планетах Солнечной системы.

Углеводороды на малых планетах Солнечной системы

Можно избежать ряда трудностей в объяснении происхождения эмбриосферы и первичной жизни, если предположить, что поверхность ранней Земли содержала большое количество различных углеводородов. Это предположение не выглядит слишком фантастическим и невероятным, если обратиться к результатам исследований некоторых небольших планет Солнечной системы (в этой короткой публикации коснемся только малой части собранных планетологами данных).

Известно, что многие спутники Юпитера и Сатурна имеют огромное количество углеводородов на их поверхностях и в атмосферах. В феврале 2008 года появились сенсационные данные об обнаружении аппаратом космической станции «Кассини» (Cassini-mission) на поверхности спутника Сатурна — Титане — даже морей и озер жидкого метана, в которых растворены более тяжелые углеводороды (рис. 1). «Титан просто покрыт углеродными и углеводородными соединениями — это гигантский завод органических химикатов», — заявил Ральф Лоренц (Ralph D. Lorenz), один из специалистов миссии Кассини из лаборатории прикладной физики университета Джона Хопкинса¹.



Рис. 1. Реконструкции пейзажа Титана, сделанные М. Завистовским (M. Zawistowski, Канада) на основе данных миссии Кассини (см. <http://www.astrogalaxy.ru/271.html>). Моря на изображениях состоят главным образом из жидкого метана. Цвет неба — желто-оранжевый

¹ <http://www.nasa.gov>, <http://search.nasa.gov/search/search.jsp?nasaInclude=Cassini+mission>, http://www.nasa.gov/mission_pages/cassini/media/cassini-20080213.html, краткий популярный перевод некоторых материалов NASA — <http://www.podrobnosti.ua/technologies/space/2008/02/15/497110.html>, <http://sci-lib.com/article19.html> и др.

Диаметр Титана приблизительно 5150 км, что больше, чем диаметр Меркурия (приблизительно 4880 км), но меньше, чем диаметр Марса (приблизительно 6800 км). Исследования, сделанные в 2005–2007 гг., показали, что у Титана имеется плотная атмосфера (давление — до 1,6 кг/см²), которая состоит главным образом из метана и азота (до ~ 98 %). Температура планеты весьма низка — приблизительно –180 °С. Поэтому вода на Титане, которой в его недрах тоже немало, находится на поверхности в «каменной», твердой форме, хотя во время извержений может быть одной из компонент потоков, напоминающих лаву (о криовулканизме см.: <http://www.nasa.gov> и кратко — Википедию).

Возможно ли, чтобы вода и углеводороды присутствовали одновременно в значительных количествах на других сравнительно небольших планетах, подобных Земле? Это весьма вероятно, по крайней мере для ранних стадий планетарной эволюции в случае планет земной группы и спутников больших планет. Такая точка зрения поддерживается многими планетологами (Кеньон, Стейнман, 1972; Woolfson, 2000; Rauchfuss, 2008).

Мы знаем также одну планету Солнечной системы с океанами и морями жидкой воды. Это, конечно, наша Земля, которая имеет соответствующую температуру поверхности. Если вода и углеводороды могли одновременно присутствовать на древних планетах, то возникает почти очевидный вопрос: могли ли на ранней Земле встречаться совместно жидкая вода и какие-нибудь жидкие смеси углеводородов? Разумеется, следует также ответить на вопрос, возможны ли такие смеси в земных условиях. Одним из аргументов в пользу этого является то, что известны ископаемые архейские нефти с возрастом более 1,5–2 млрд лет, имеющие специфический углеводородный и изотопный состав, которые присутствовали на древней Земле. Интересно также, что происхождение архейской нефти от погибших организмов вызывает сомнения у геологов. Другой аргумент в пользу этого — обнаружение вне Земли таких углеводородов, которые в современных земных условиях могут являться жидкостями. Это, например, диацетилен на Титане, толуол в ядрах некоторых комет и другие соединения.

Температуры древней Земли были вполне подходящими для того, чтобы по крайней мере в некоторые часы в течение суток смеси жидких углеводородов могли образовывать пленки на поверхности воды, жидкие слоистые структуры или, при соответствующих погодных условиях, специфические эмульсии (большинство углеводородов не смешивается с водой).

Если это так, то водно-углеводородная эмульсия (возможно, напоминающая водно-нефтяную) могла быть прекрасной средой для происхождения и длительного развития начальных форм жизни на нашей планете. В такой эмульсии при сбалтывании обязательно возникали «микрошарики» воды, окруженные углеводородными пленками, которые сорбировали на своей поверхности жиры и иные гидрофобные соединения из окружающей среды. Видимо, такая эмульсия и была основой для появления коацерватоподобных или — в иной терминологии — фазообособленных образований (Опарин, 1966; Кеньен, Стенман, 1972; Руттен, 1973; Поннамперума, 1977). В то же время углеводороды могли использоваться в качестве пищи ранними формами жизни. В процессе планетарной эволюции углеводороды, во многом благодаря жизни, претерпевали химические превращения, и к настоящему времени углерод на поверхности планеты находится в иных, по большей части окисленных, формах, а также в виде «живой органики» биосферы.

Заключение

В данной гипотезе предполагается, что земная жизнь возникла в предбиосфере — эмбриосфере в процессе перемешивания больших количеств жидких углеводородов и воды, находившихся на поверхности древней планеты. Такая гипотеза не противоречит данным планетологии.

Под эмбриосферой понимается кооперативная система, физико-химические процессы в которой создали среду, где стало возможным зарождение и существование предбиологических структур, а впоследствии жизни. Эта система возникла абиотическим путем и постепенно эволюционировала от примитивного состояния до тех пор, пока не появились отдельные организмы и биосфера.

Вопрос «через какое время после того, как появилась жизнь, возникла биосфера?» не корректен, поскольку отдельные организмы вне биосферы не способны к длительному существованию и только вся биосфера в целом — это относительно независимая единица жизни среди известных ее форм.

Предлагаемый подход плохо согласуется с гипотезой панспермии С. А. Аррениуса (Поннампераума, 1977), поскольку в ней не предполагается существования специфически организованной среды на планете и считается, что «космическая сперма», попавшая на Землю, могла дать начало колонии какого-нибудь биологического вида, сформировавшего в дальнейшем всю биосферу. В рамках изложенных представлений панспермия возможна только в весьма узком временном интервале: во-первых, после того как на планете создались подходящие для жизни условия, при которых, впрочем, жизнь на ней вполне могла возникнуть и самостоятельно; во-вторых, до того, как живые организмы уже распространились по планете, поскольку они создавали бы жесткую конкуренцию для «пришельцев». Тем не менее полностью исключать занесение тех или иных сложных органических соединений (в частности, РНК и ДНК) из космоса нельзя, поскольку, например, в первый миллиард лет существования Солнечной системы обмен веществом между ранними планетами был значительно больше, чем сейчас (Кометы... 1984; Woolfson, 2000).

Существуют две важнейшие закономерности эволюции жизни на Земле. Первая демонстрирует автоканализацию физической эволюции биосферы — увеличение потока энергии, используемой земной жизнью, и усложнение ее структур и функций. С этим взаимосвязаны положения, обсуждаемые в гипотезе эмбриосферы. Предполагается, что механизм физической эволюции в случае эмбриосферы был сходен с тем, который имеется у биосферы (Левченко, 2004).

Вторая закономерность касается того факта, что фенотипическая эволюция не predetermined жестким образом. Это следует, в частности, из того, что эволюционный процесс допускает экологически нейтральные изменения фенотипа. Поэтому представляется разумным изучать не только происхождение конкретных форм жизни на Земле, но и общие закономерности эволюции биосферы и эмбриосферы (Старобогатов, 1993). Такой общий подход, в рамках которого можно обсуждать общность закономерностей эволюции биосферы и эмбриосферы, может способствовать появлению новых идей, касающихся проблемы происхождения жизни не только на нашей планете, но и во Вселенной.

Литература

- Беклемишев В. И. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд-ние биол. 1964. Т. 69, вып. 2. С. 22–38.
- Вернадский В. И. Биосфера и ноосфера. М. : Наука, 1989. 261 с.
- Жерихин В. В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтологический журнал. 1987. Т. 1. С. 3–12.
- Капра Ф. Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем. Киев ; М. : Изд-во «София» ; Изд. дом «Гелиос», 2002. 336 с.
- Казанский А. Б. Биосфера как аутопоэтическая система: биосферный бутстрап, биосферный иммунитет и человеческое общество // Экогеософский альманах. СПб., 2003. № 3. С. 5–50.
- Кеньон Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение. М., 1972. 336 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир, 1985. 394 с.
- Кометы и происхождение жизни / под ред. С. Поннамперумы. М. : Мир, 1984. 226 с.
- Колчинский Э. И. Эволюция биосферы. Л. : Наука, 1990. 235 с.
- Левченко В. Ф. Эволюционная экология и эволюционная физиология — что общего? // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1990. Т. 26. № 4. С. 455–461.
- Левченко В. Ф. Модели в теории биологической эволюции. СПб. : Наука, 1993а. 384 с.
- Левченко В. Ф. Гипотеза эмбриосферы как парадигма, объединяющая различные разделы биологии // Известия РАН. Сер. биол. 1993 б. № 2. С. 317–320.
- Левченко В. Ф. Комментарий к статье Гейбела «Комплексификация природных систем» // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1993в. Т. 26. № 5. С. 432–433.
- Левченко В. Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб. : Наука, 2004. 166 с.
- Левченко В. Ф., Котолупов В. А. Уровни организации живых систем: коопероны // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2010. Т. 46. № 6 (в печати).
- Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 619–631.
- Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Авторегулируемая эволюция биосферы // Динамика разнообразия органического мира во времени и пространстве : мат-лы 40-й сессии ВПО. СПб. : ВСЕГЕИ, 1994. С. 30–32.
- Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Физико-экологический подход к анализу эволюции биосферы // Эволюционная биология: история и теория / под ред. Э. И. Колчинского. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН ; СПбОЕ, 1999. С. 37–46.
- Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Происхождение биосферы // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле : докл. науч.-практ. конф. (п. Листвянка Иркутской области, 18–20 марта, 2008 г.). Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2008. С. 61–87.
- Матурана У. Р., Варела Ф. Х. Древо познания. М. : Прогресс-Традиция, 2001. 224 с.
- Наточин Ю. В. Функциональная эволюция: истоки и проблемы // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1987. Т. 23. № 3. С. 372–389.
- Наточин Ю. В. Некоторые принципы эволюции функций на клеточном, органном и организменном уровнях (на примере почки и водно-солевого гомеостаза) // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49. № 3. С. 291–303.
- Опарин А. И. Возникновение и начальное развитие жизни. М. : Медицина, 1966. 204 с.
- Орбели Л. А. Основные задачи и методы эволюционной физиологии // Эволюционная физиология. Ч. 1. Л. : Наука, 1979. С. 12–23.
- Поннамперума С. Происхождение жизни. М. : Мир, 1977. 176 с.
- Руттен М. Происхождение жизни. М. : Мир, 1973. 412 с.
- Северцов А. С. Направленность эволюции. М. : Изд-во МГУ, 1990. 272 с.

- Спири́н А. С. Рибонуклеиновые кислоты как центральное звено живой материи // Вестник РАН. 2003. Т. 73. № 2. С. 117–127.
- Старобогатов Я. И. Теоретическая биология: два разных понимания задач или две разные дисциплины? // Известия РАН. Сер. биол. 1993. № 2. С. 312–314.
- Старобогатов Я. И., Левченко В. Ф. Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. № 4. С. 389–407.
- Твердислов В. А., Яковенко Л. В. Физические аспекты возникновения предшественников живой клетки. О двух фундаментальных ассиметриях — ионной и хиральной // Вестник МГУ. Сер. 3 : Физика. Астрономия. 2008. № 3. С. 3–16.
- Уголев А. М. Концепция универсальных функциональных блоков и дальнейшее развитие учений о биосфере, экосистемах и биологических адаптациях // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1990. Т. 26. № 4. С. 441–454.
- Фолсом К. Происхождение жизни. М. : Мир, 1982. 158 с.
- Шредингер Э. Что такое жизнь? С точки зрения физика. М. : Атомиздат, 1972. 88 с.
- Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М. : Мир, 1973. 216 с.
- Fox S. W., Dose R. Molecular Evolution and the Origin of Life / revised ed. Dekker. N. Y., 1977. 370 p.
- Kazansky A. B. Planetary Bootstrap: A Prelude to Biosphere Phenomenology // Computing Anticipatory Systems, Proceedings of the Sixths International Conference on Computing Anticipatory Systems / ed. by D. M. Dubois. Liege (Belgium) ; Melville ; N. Y. : American Institute of Physics Conference Proceedings. 2004. Vol. 718. P. 445–450.
- Levchenko V. F. The seed of Life. International Journal of Computing Anticipatory Systems (Belgium), 2001. Vol. 13. P. 62–76.
- Levchenko V. F. Evolution and Origin of the Life: Some General Approaches // Astrobiology in Russia : Proceedings of International Astrobiology Conference, Russian Astrobiology Center, NASA. St. Petersburg, 2002. P. 7–21 (see also <http://bispac.nw.ru/astrobiology>).
- Lovelock J. E. Gaia: The practical science of planetary medicine. Gaia book limited, 1991, 192 p.
- Bertalanffy L. von. General System Theory — A Critical Review // General Systems, 1962. Vol. VII. P. 1–20.
- Maturana H., Varela F. Autopoiesis and Cognition. Dordrecht: Reidel, 1980, 141 p.
- Rauchfuss H. Chemical Evolution and the Origin of Life. Berlin ; Heidelberg : Springer, 2008, 340 p.
- Rosen R. Life Itself. Comprehensive Inquiry into the Nature, Origin, Fabrication of Life. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1991. 285 p.
- Varela F. “Describing the logic of the living”: The adequacy and limitation of the idea of autopoiesis” // Autopoiesis: A Theory of Living Organisation. North Holland, N. Y., 1981. P. 36–48.
- Woolfson M. The origin and evolution of the solar system // Astronomy & Geophysics. 2000. Vol. 41. Issue 1. P. 1.12–1.19.

Origin of Life and Biosphere is Indivisible Process

V. F. Levchenko

I. M. Sechenov Institut of Evolutionary Physiology & Biochemistry RAS
St. Petersburg, Russia: lew@iephb.nw.ru

The problem of origin of the life is broadly being discussed during very long time. The majority of the theories are founded on different hypotheses which describe origin of primary primitive organisms by some non-biological ways, for example, by self-organization of non-living substances. The origin of the biosphere (Gaia) is considered

within a framework of such approaches as one of consequences of the origin and subsequent expansion of different species. At that the biosphere is described as simple sum of all organisms but not as united functional system. On the other hand, it is known that any terrestrial organisms are not able to survive and to propagate outside the biosphere and without interactions with other organisms (this is possible sometimes but during only restricted time). Therefore the hypothesis about simultaneous origin of organisms and biosphere is looked quite probable. It is also asserted in this hypothesis that Earth' life has arisen in the pre-biosphere (embryoshere), as result of mixing of great quantity of liquid hydrocarbons and water on the surface of ancient planet.

Keywords: evolution, origin of life, biosphere.

ОСОБЕННОСТИ СТАНОВЛЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ ПО ДАННЫМ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

С. В. Рожнов

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Москва, Россия: Rozhnov@paleo.ru

Становление планов строения высших таксонов многоклеточных животных происходило за короткое (в геологическом смысле) время путем комбинации появившихся ранее признаков. Комбинаторика осуществлялась в результате проявления латентных признаков у взрослых форм путем разного рода гетерохроний. Это приводило к мозаичности в эволюции и затушевыванию промежуточных форм. Появление признаков новых планов строения проходило широким фронтом в предковом таксоне и их разнообразные комбинации при становлении новых таксонов формировали архаическое многообразие. С течением геологического времени максимальный ранг возникающих новых высших таксонов уменьшался. Эволюция многоклеточных животных была направлена от выработки общего плана строения к появлению более частных деталей и возникновению планов строения, характеризующих таксоны более низкого уровня. Новые планы строения высших таксонов не заменяли старый план, а накладывались на него, удлиняя с течением времени соподчиненность планов строения и соответствующую ей иерархию таксонов. Ароморфозы всегда связаны с возникновением нового плана строения. Появление новых таксонов и увеличение морфологического разнообразия было приурочено в основном к некоторым рубежам в развитии биоты, связанных с резким увеличением прежде ограниченного ресурса.

Ключевые слова: палеонтология, макроэволюция, высшие таксоны, гетерохронии, иглокожие, Metazoa, ароморфоз, венд, фанерозой.

Введение

Проблема происхождения высших таксонов многоклеточных животных в настоящее время привлекает внимание многих биологов, работающих в самых разных направлениях и использующих самые разные методы изучения организмов. Эта проблема нередко выходит на первый план в сравнительной анатомии, систематике, эмбриологии, генетике, эволюционной биологии развития (Андреева, Кулакова, 2008; Иванова-Казас, 1978; Дондуа, 2005; Рожнов, 2009a; Nielsen, 2001, 2008; Valentine, 2004). Но все данные, полученные по эволюции высших таксонов в рамках этих направлений, приходится сверять не только между собой, но прежде всего с палеонтологическими фактами, так как только палеонтология способна последовательно расположить все полученные модели и схемы в реальном геологическом времени (Рожнов, 2005; Peterson et al., 2007). Не менее важно для этой проблемы и то, что только палеонтология снабжает нас уникальными данными о биологическом разнообразии, существовавшем в момент формирования того или иного таксона. Это позволяет палеонтологии быть не только «третьей судьей» при стремлении данных всех направлений эволюционной биологии к консенсусу, но и играть роль особого стержня или ядра, к которому должны гармонично пристраиваться все эти данные. В этой статье мы и рассмотрим проблему становления высших таксонов многоклеточных животных, как она видится с точки зрения палеонтологии.

Палеонтология изучает в первую очередь морфологию организмов, значительно ограниченную сохранностью материала. Неполнота сохранности ископаемых организмов для понимания эволюции той или группы в значительной степени компенсируется возможностью расположить последовательность форм в реальном геологическом времени. В этих двух аспектах, морфологическом и временном, мы и рассмотрим здесь проблему становления высших таксонов.

План строения — основная морфологическая характеристика высшего таксона

Прежде всего, зададим себе вопрос: что такое высший таксон с морфологической точки зрения — равноправное сочетание всех признаков, которые организм приобрел за всю его эволюционную историю, или иерархия систем признаков, составляющих планы строения разного таксономического уровня? Ответ на него представляется вполне определенным: каждый высший таксон характеризует и отделяет от других именно уникальный морфологический план строения, или архетип, под которым следует понимать комплекс неразрывно связанных признаков, позволяющий морфологически различать эти таксоны. Обычно такой подход применяют к типам многоклеточных животных (Любарский, 1996), но ничто не мешает его распространить и на таксоны иного ранга. Тогда иерархии таксонов будет соответствовать и иерархия планов строения. Именно этот комплекс признаков, составляющий морфологический план строения, используют, когда тот или иной организм пытаются отнести к определенному таксону высокого ранга. При таком подходе вопрос происхождения и становления высших таксонов сводится к становлению плана строения соответствующего иерархического уровня. Этот вопрос включает геологическое время формирования таксона и особенности соединения признаков в некий неразрывно связанный комплекс, который мы и называем планом строения таксона. Другими словами, следует искать ответ на вопрос, формировался ли план строения последовательным постепенным прибавлением к некоему первоначальному признаку новых признаков или это формирование проходило как-то иначе? Палеонтологические данные не укладываются в первую схему. Рассмотрим это подробнее.

Длительность формирования планов строения

Если мы посмотрим на любую филогенетическую схему, оперирующую таксонами высокого ранга и наложенную на геологическую шкалу времени, то увидим примерно такую картину: длинные линии этих таксонов опускаются вниз и доходят до какого-либо рубежа, где внезапно обрываются (Rozhnov, 2007b; Valentine, 1992, 1995, 2004). Их основания соединяются пунктирными линиями или условными стрелками, показывая предполагаемые филогенетические отношения между ними. Особенности этого момента становления таксонов и интересуют нас в первую очередь. Собственно, этот момент становления и является макроэволюцией, остальное его развитие, диверсификация на таксоны низшего ранга по отношению к этому моменту можно было бы называть микроэволюцией, если бы этот термин уже не был бы закреплен за внутривидовой эволюцией.

Палеонтологические данные по самым разным группам показывают, что высшие таксоны появляются очень быстро с уже сформированными планами строения,

между которыми обычно четко виден морфологический хиатус, разрыв (Рожнов, 1995, 2005, 2006а; Rozhnov, 2007b). Этот морфологический разрыв между высшими таксонами можно объяснить неполнотой геологической летописи, учитывая, что в момент становления таксона его представителей было мало и вероятность встретить переходные между таксонами формы может быть очень небольшой. Такое мнение достаточно широко распространено, хиатусу между высшими таксонами не придают особого значения, и, может быть, по этой причине большинство биологов, занимающихся эволюционным анализом, полагают, что план строения появился постепенно, признак за признаком, и в конечном итоге их последовательное прибавление привело к тому сочетанию признаков, которое характеризует современные таксоны. При таком подходе план строения, если вообще о нем говорят, выступает лишь удобным способом характеристики таксонов, не имеющим самостоятельного значения, а высшие таксоны являются лишь удобным способом классификации биологических объектов, а не чем-то целостным и реальным.

Данные палеонтологии, а только они одни позволяют расположить все реконструируемые события в реальном геологическом времени и показать существование реальных переходных форм между таксонами, противоречат такому положению. Поэтому необходимо разработать концепцию становления высших таксонов, основанную на палеонтологических данных с учетом геологического времени. Как специалисту по иглокожим, мне удобнее опираться в своих выводах прежде всего на данные по эволюции этого типа животных, привлекая по мере надобности и данные по другим группам (рис. 1).

Морфологический и морфогенетический архетипы: иглокожие как модельный объект формирования планов строения и высших таксонов

Тип иглокожих в современных морях представлен пятью классами: морские лилии, морские ежи, морские звезды, офиуры и голотурии. В палеозое к ним добавляется еще не менее 15 классов (рис. 2). Скелет иглокожих хорошо отражает строение мягкого тела и обильно представлен в геологической летописи. Исключение представляют лишь голотурии, но и по ним имеется интересный ископаемый материал. Палеонтологические находки остальных классов достаточно полно отражают их эволюционное развитие. Им мы и уделим основное внимание.

Спускаясь вниз от современности в глубину геологических веков, оперируя миллионами и десятками миллионов лет, рассмотрим изменение разнообразия иглокожих. В кайнозое и затем в мезозое морфологическое и таксономическое разнообразие меняется, но число классов и их планы строения остаются прежними. Именно поэтому у нас не возникает сомнений, к какому классу отнести те или иные находки. Впрочем, стоит обратить внимание, что в некоторых случаях и план строения взрослого животного не совсем такой, каким ему следует быть. Например, у некоторых родов или видов меняется порядок симметрии (это уже нарушение плана строения всего типа) или появляются искривленные, уродливые формы, которые, тем не менее, объединяются в отдельное семейство, так как достаточно хорошо обособлены от других, многочисленны, а их морфология стабильна. Находки таких форм обычно не смущают систематиков, так как они понимают, что это вторичные нарушения морфологического плана строения, связанные с теми или иными

отклонениями от типичного онтогенеза, в основе которых лежит общий морфогенетический план, морфогенетический архетип. Этот подход помогает нам понять и объединить в едином морфологическом пространстве исходных представителей таксона и конечных, кроновых представителей. Например, именно таким образом в единый архетип иглокожих можно соединить современных пятилучевых иглокожих и древнейших асимметричных карпозойных иглокожих, так как радиальная симметрия иглокожих возникла путем искривления и замыкания исходной метамерии в результате двусторонне-асимметричного развития (Рожнов, 2006а, 2008). В этом, например, отличие радиальной симметрии иглокожих от радиальной симметрии кишечнополостных.

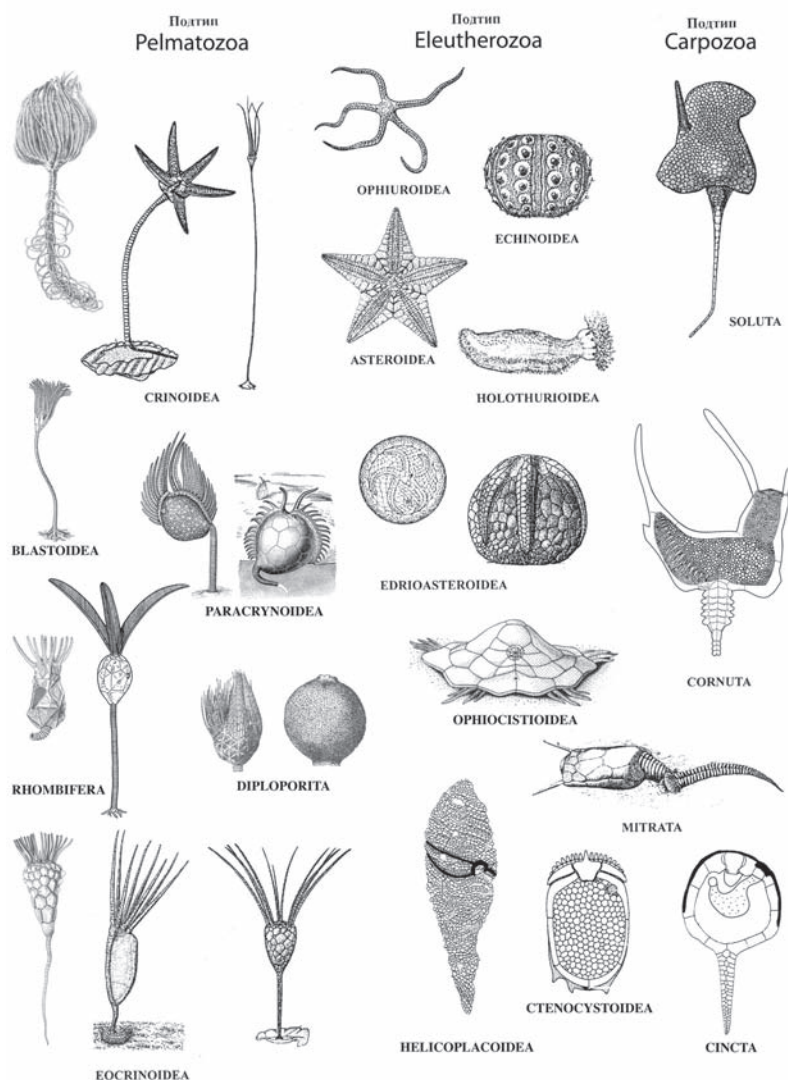


Рис. 1. Представители основных классов иглокожих

СИЛУР		Blastoidea	
ОРДОВИК	4 Paracrinoidea Ophiocystoidea Cyclocystoidea Parablastoidea	3 Coronata Rhombifera Diploporita	5 Crinoidea Echinoidea Asteroidea Ophiuroidea ?Holothuroidea
КЕМБРИЙ	3 Ctenocystoidea Cincta (Homostelea) Helicoplacoidea	4 Stylophora Soluta (Homoioistelea) Eocrinoidea Edrioasteroidea	
	Малые классы (до 10 родов)	Средние классы (10–100 родов)	Большие классы (более 100 родов)

Рис. 2. Первое появление классов иглокожих в геологической летописи (по данным из: Rozhnov, 2002)

Спускаясь глубже по геологической шкале, мы из мезозоя переходим в палеозой. Но и здесь план строения современных классов не меняется, остается прежним, пока мы не доходим до кембрия — самого древнего периода палеозоя. Но вместе с современными классами мы начинаем встречать представителей других классов, с иным планом строения, который неизвестен в современных морях. Например, уже в пермском периоде мы находим два новых класса — эдриоастероидей и бластоидей. В более древних периодах число классов увеличивается. В ордовикском периоде (440–480 млн лет назад) встречаются представители 15 классов. Среди них можно легко узнать представителей современных классов: морских лилий, морских звезд, морских ежей, офиур. С голотуриями сложнее, так как их скелетные остатки обычно разрозненные и не дают достаточного представления об их плане строения. Каждый из 15 ордовикских классов обладает собственным, хорошо очерченным планом строения, четко отличающим их друг от друга.

Архаическое разнообразие иглокожих в раннем палеозое

Рассмотрим иглокожих самого древнего периода палеозоя — кембрийского. Всего несколько десятков миллионов лет древнее расцвета ордовикской эволюционной радиации в средней части ордовикского периода, а картина уже совсем другая. Современных классов нет. Нет соответствующих им планов строения, то есть комплекса неразрывно связанных признаков. Но признаки, характерные для ордовикских и современных классов, встречаются разрозненно и в неустойчивых сочетаниях. Они встречаются то в одном, то в другом таксоне, не входят ни в какой план строения, встречаясь в разных необычных комбинациях. Они обычно не входят в план строения другого класса и соответственно имеют более низкий таксономический ранг. Это явление в палеонтологии принято называть архаическим многообразием (Рожнов, 2006б), хотя Ю. В. Мамкаев (1991), разработавший это понятие на современном материале, предпочитает называть его конструктивным

многообразием. Граница исчезновения (при обратном отсчете времени от современности) планов строения современных классов очень резкая и соответственно время их формирования, соединения составляющих его признаков в единый комплекс очень короткое в геологическом масштабе. Это особенно заметно при сравнении продолжительности существования современных классов (480 млн лет) и времени формирования их планов строения (не больше нескольких миллионов лет). Точно продолжительность их формирования мы пока установить не можем, но уже ясно, что их формирование происходило за несколько миллионов лет близ границы кембрия и ордовика.

Теперь перевернем стрелу времени и посмотрим, когда появились первые иглокожие в геологической летописи и как они развивались. Мы видим, что иглокожие как тип впервые появились в раннем кембрии, причем одновременно появились представители всех трех подтипов. Это карпозойные асимметричные иглокожие, пельматозои, обладающие пятилучевой симметрией и имевшие стебель и пищевые выросты, и элевтерозои, также обладавшие пятилучевой симметрией, но не имевшие обычно стебля и пищевых выростов. После кембрия новые подтипы не появлялись. После ордовика не появлялись и новые классы, за единственным исключением бластоидей, которые впервые появились чуть позже, в силуре. Последнее исключение лишь подтверждает общее правило. Такая последовательность изменения ранга появляющихся новых высших таксонов иглокожих отражает важную закономерность в появлении высших таксонов многоклеточных животных: уменьшение максимального таксономического ранга появляющихся новых таксонов с течением геологического времени (рис. 3). В морфологическом аспекте эта закономерность показывает, что с течением геологического времени происходит детализация строения на основе уже сформировавшихся планов строения. Так возникает иерархия планов строения.

Действительно, многочисленные ордовикские классы радиально-симметричных обычно пятилучевых, иглокожих, как пельматозойных, так и элевтерозойных, несомненно, произошли от имевших скелет пятилучевых кембрийских предков, от эдриоастероидей или эокриноидей. В кембрии только представители этих двух классов были пятилучевыми, а остальные кембрийские иглокожие вообще не обладали радиальной симметрией. Практически все признаки, входящие в план строения разных ордовикских классов с пятилучевой симметрией, уже имелись у кембрийских эокриноидей и эдриоастероидей, хотя они были иного характера и обладали иными особенностями. Эти признаки не входили в план строения эокриноидей или эдриоастероидей, а появлялись и исчезали в разных группах, не образуя стабильных сочетаний, разнообразно и часто необычно комбинируясь с другими признаками. В масштабе геологического времени в этом случае мы имеем дело со стремлением к заполнению «морфологического пространства» (morphospace) (Swan, 2001) или, шире, к заполнению «пространства логических возможностей» признаков (Заварзин, 1974). Комбинирование основных морфологических признаков на этой стадии развития таксона приводит к большому разнообразию форм. Здесь мы не увидим последовательных переходных форм, промежуточных между морфологически простыми и более сложными таксонами. Наблюдаются лишь необычные сочетания признаков разного эволюционного уровня и мозаичность в их распределении. Эти разнообразные комбинации признаков характеризовали группы организмов, обладавших разной численностью, жизнеспособностью и дальнейшими морфогене-

тическими возможностями. В одних случаях они встречаются лишь у аберрантных форм, изредка появляющихся среди множества обычных форм, в других случаях они образовывали чаще встречающиеся сочетания, легко и быстро меняющиеся в рамках одного таксона, не образовывавшие жестко спаянного комплекса признаков, определяющего план строения.

В некоторых случаях сочетания таких признаков оказывались более устойчивыми, распространенными среди большего числа родов, уже образующих некий таксон, резко отграниченный от других групп со сходными сочетаниями признаков. Подобные устойчивые сочетания признаков уже вполне можно планом строения, но на его основе в дальнейшем могло развиваться лишь небольшое число жизненных форм. Такой план строения имело большинство палеозойских классов, которые по численности родов и продолжительности существования называют малыми и средними классами. Малые классы существовали недолго, не более одного-двух геологических периодов, а средние классы могли существовать дольше, но все равно их существование ограничивалось лишь палеозоем. И лишь в пяти случаях среди иглокожих появилось сочетание признаков, позволившее на этой единой основе сформировать огромное число разнообразных жизненных форм при сохранении единого плана строения. Это планы строения морских лилий, морских ежей, морских звезд, офиур и, видимо, голотурий. Именно морфогенетические особенности такого плана строения позволили этим пяти классам стать ведущими группами в бентосных морских сообществах разного времени и дожить с ордовика до современности.

План строения и ароморфоз

Предлагаемая модель формирования высших таксонов определяет и новый подход к представлению об ароморфозах. Понятие ароморфоз впервые ввел А. Н. Северцов (1939), понимавший под этим прогрессивное эволюционное изменение строения, приводившее к повышению общего уровня организации организмов. Он противопоставлял этому идиоадаптацию — мелкие новоприобретенные признаки, приспособленные к конкретным особенностям окружающей среды. Согласно представленной здесь модели возникновения высших таксонов, ароморфоз был всегда связан с формированием плана строения, с собиранием особых характеризующих его признаков в единый неразрывный комплекс. Сам этот комплекс, видимо, не имеет специального, прямого приспособительного значения, но на своей малоизменяемой основе позволяет развиваться новым разнообразным приспособительным признакам. В зависимости от возможностей плана строения обеспечить в дальнейшей эволюции разнообразие признаков и появление планов строения низшего порядка, он может быть ароморфным или не быть таковым. При таком подходе формирование планов строения больших классов, несомненно, было ароморфозом, а планы строения малых классов ароморфными назвать сложно. Планы строения средних классов, очевидно, ароморфны. Из этого следует, что ароморфоз может достигать разной степени развития, которую можно сравнивать у разных групп. Кроме того, в любом организме мы можем выделить иерархию ароморфозов, соответствующих иерархии планов строения. Степень ароморфности этих планов строения может быть разной. Идиоадаптация — это появление отдельного признака, являющегося приспособлением к конкретным окружающим условиям или конкретной жизненной задаче. Отдельный признак, даже очень важный, до его вхождения в план строения, является, видимо, идиоадаптацией.

Комбинаторика и мозаичность при формировании высших таксонов: роль гетерохроний

Таким образом, вместо предсказываемых теорией постепенного формирования планов строения высших таксонов морфологически промежуточных форм между высшими таксонами в начальный этап их становления, мы наблюдаем широкую комбинаторику ранее появившихся признаков и их мозаичное распределение среди близкородственных таксонов (Рожнов, 1995, 1998, 2009а, б; Rozhnov, 2002,). Сам же период становления высших таксонов оказывается очень коротким, показывающим взрывной характер эволюционных преобразований в это время. Мозаичность в распределении важных признаков в период формирования высших таксонов бросается в глаза, и ее отмечали у самых разных групп. Обычно такую мозаичность объясняют параллельным развитием на основе ограниченных возможностей морфогенеза. Это верно только отчасти, в плане возникновения самих сходных признаков. Но эти признаки возникали еще в рамках предкового таксона. Их быстрая комбинаторика, приводившая к формированию планов строения, осуществлялась, видимо, путем различных гетерохроний, когда латентные признаки реализовывались во взрослых морфотипах, а ранее реализованные у взрослых признаки могли становиться латентными (Рожнов, 2009а). Роль гетерохроний в макроэволюции активно разрабатывается (Смирнов, 1991; McKinney, McNamara, 1991; McNamara, 2001; Рожнов, 2009а). Формирование планов строения высших таксонов происходило широким фронтом появления и комбинаций новых признаков среди многих линий предкового таксона, а не только среди одной какой-либо узкой линии. Подобные эволюционные процессы известны и хорошо описаны среди многих групп животных и растений. Это, например, процессы артроподизации при становлении членистоногих (Пономаренко, 2005), маммализации при становлении млекопитающих (Татаринов, 1976) и др. Возникавший новый план строения не замещал предковый, а накладывался на него. Поэтому можно говорить о направленности макроэволюции многоклеточных животных от выработки общего плана строения к его детализации и появлению более частных деталей, приводивших к возникновению планов строения более низкого уровня и появлению с течением времени все более длинной соподчиненности планов строения и соответствующей ей иерархии таксонов (Рожнов, 2005, 2009а, б; Rozhnov, 2002). При таком морфогенетическом подходе оказывается, что типы многоклеточных животных в кембрии не были разделены на классы, так как в рамках их морфологии уже появившиеся будущие признаки классов могли комбинироваться в более или менее произвольных сочетаниях. В ордовике типы перестали быть морфогенетически едиными и разделились на классы, в рамках плана строения которых сочетания признаков стали строго ограниченными.

Дифференцировка высших таксонов и стабильность планов строения

Таксономическую и определяющую ее морфологическую дифференцировку высших таксонов в филогенезе можно проиллюстрировать так называемым эпигенетическим ландшафтом, который К. Уоддингтон (Waddington, 1957) предложил для иллюстрации канализированности морфогенетических процессов в онтогенезе (рис. 4). Этот ландшафт напоминает разветвление некоей абстрактной горной речной долины при выходе ее на равнину. Филогенетическое развитие таксона

символизируется шариком,двигающимся вниз сначала по исходной долине, где в силу естественной неровности рельефа он может перекаptyваться от одного края долины до другого. В филогенезе таксона это перекаptyвание с одного борта на другой соответствует широким возможностям комбинаций признаков. При разветвлении долины шарик попадает в одну из них, и его траектория сужена бортами новой долины, а его перекаptyвание в соседнюю долину ограничено разделяющим их водоразделом. Это отвечает разделению старого таксона на два или более новых и стабилизации соответствующих им планов строения. Одновременно это символизирует уменьшение ранга новых таксонов и появление иерархии планов строения, что соответствует появлению возможности комбинаций новых признаков, которая накладывается на фиксацию одной из комбинаций старых признаков. Такой подход позволяет убедительно объяснить уменьшение максимального ранга возникающих новых таксонов с течением геологического времени (рис. 3).

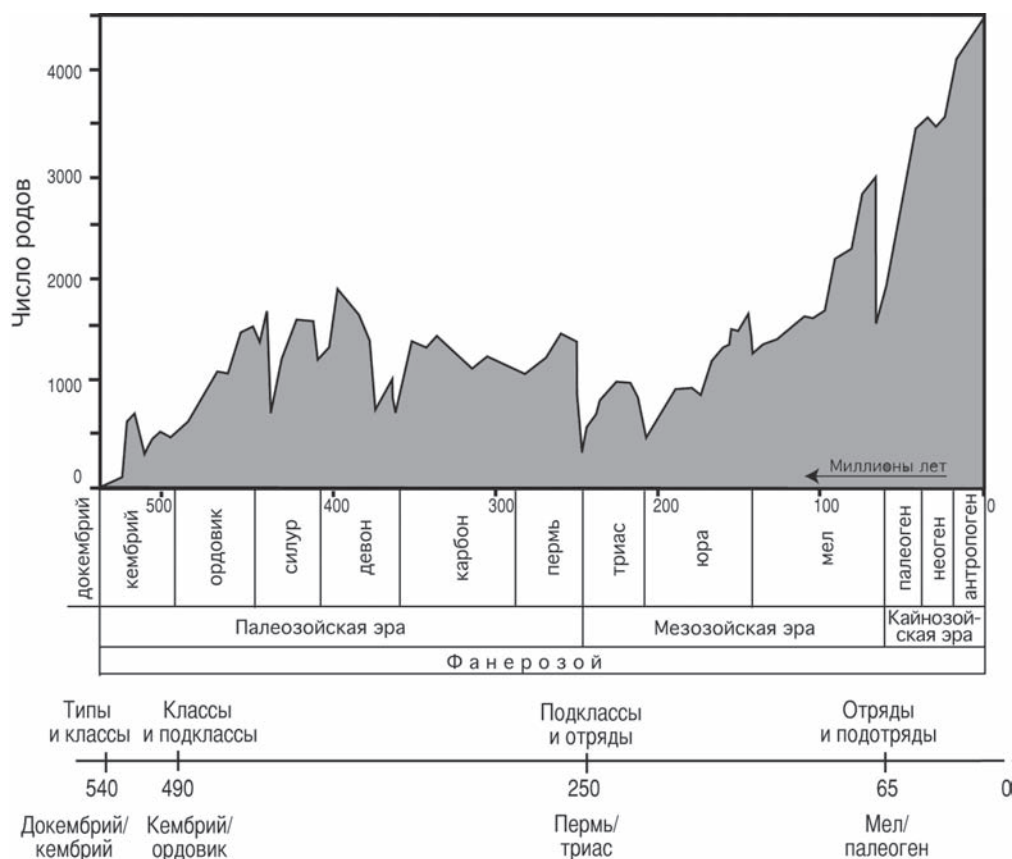


Рис. 3. Схема становления биоразнообразия в фанерозое. В верхней части схемы показано изменение числа известных родов морских животных в течение фанерозоя (Sepkoski, 1995). В нижней части показан максимальный ранг новых таксонов, возникавших на основных рубежах фанерозоя (Rozhnov, 2001). Цифрами по горизонтальной оси показано время в миллионах лет, отсчитанное от настоящего момента

Предлагаемая модель возникновения высших таксонов показывает, что классы многоклеточных животных, появившиеся в ордовике, сформировались в результате разделения единых кембрийских типов (или подтипов) на морфологически и морфогенетически обособленные классы, фиксации их новых планов строения, которые накладывались на предшествовавшие, предковые планы строения соответствующих подтипов или типов. Продолжая эту линию рассуждений, типы многоклеточных животных в раннем кембрии также возникли в результате разделения таксонов более высокого порядка, то есть надтипов и таксономических объединений более высокого порядка. Другими словами, в верхнем докембрии многоклеточные животные представляли собой недифференцированные на типы группы более высокого таксономического ранга, в рамках плана строения которых начинали появляться отдельные признаки будущих типов. Признаки, которые в кембрии уже сложились в устойчивые комплексы планов строения типов, у докембрийских животных только формировались и сочетались в самых необычных сочетаниях. На мой взгляд, уровень организации большинства вендских животных отвечает плакозойному уровню организации, характерной особенностью которого было внеорганизменное пищеварение (Rozhnov, 2009).

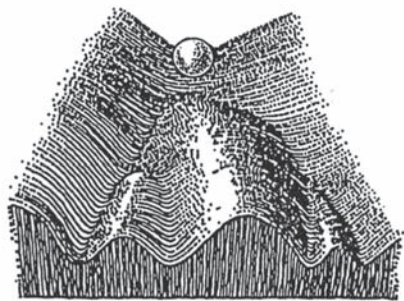


Рис. 4. Схема эпигенетического ландшафта Уоддингтона (по данным из: Waddington, 1957)

Другой стороной такой модели становления высших таксонов является сохранение планов строения в течение долгого времени. Например, Левинтон (Levinton, 2001) отметил, что стабильность плана строения типов многоклеточных животных в течение длительного времени, фактически в течение всего фанерозоя, является важным фактом эволюционной биологии, требующего специального объяснения. Предложенная модель формирования высших таксонов объясняет длительную стабильность планов строения, например стабильность плана строения современных типов с начала фанерозоя, последовательное возникновение иерархии планов строения, соответствующей появлению новых таксонов и

уменьшению их максимального таксономического ранга (рис. 3) с течением геологического времени (Рожнов, 2005; Rozhnov, 2001, 2002). Но эта модель нуждается в дополнении со стороны эволюционной биологии развития и сравнительной геномики. В настоящее время данные сравнительной геномики и биологии развития, свидетельствуя об общем относительном сходстве геномного комплекса многоклеточных, не позволяют выявить стабильность каких-либо «ядер» или «центров» в регуляторно-генетических сетях, определяющих формирование плана строения в онтогенезе (Peterson et al., 2007). В решении проблемы соотношения стабильности архетипа и изменчивости регуляторно-генетических систем может оказаться перспективным эпигенетический подход (Шишкин, 2006), как и концепция динамической стабильности, фокусирующая внимание на причинной стороне гомологий и иерархии процессов развития (Воробьева, Хинчлифф, 1991). Оба эти подхода могут помочь разрешить парадокс, связанный с сохранением стабильности планов строения высших таксонов с момента их возникновения в геологическом времени при одновременном увеличении их генетической удаленности.

Увеличение морфологического разнообразия и окружающая среда

Появление высших таксонов и соответствующих им новых планов строения не распределялось равномерно по всей фанерозойской истории биосферы, а было приурочено к некоторым рубежам в ее развитии и происходило очень быстро в геологическом масштабе времени. На этих рубежах какой-либо прежде ограниченный ресурс быстро становился избыточным, происходила перестройка трофических и пространственных связей в биоте и резко увеличивалось морфологическое разнообразие, в том числе и связанное с проявлениями гетерохроний. Видимо, при таких условиях значительно уменьшалась конкуренция между жизненными формами, каждая из которых могла найти свою экологическую нишу, и поэтому почти любые возникающие морфотипы, даже аберрантные, были способны найти свое место в таком быстро развивающемся сообществе. В начале кембрийского эволюционного взрыва таким избыточным ресурсом была органика, поступление которой на дно от продуцентов фотического слоя резко увеличилось в это время из-за появления пелагических фильтраторов (Пономаренко, 2005; Butterfield, 2007; Rozhnov, 2007a, b). Ордовикская эволюционная радиация, во время которой появились многие современные классы, была обязана своим взрывным развитием быстрому изменению грунтов в мелководных эпиконтинентальных морях (рис. 5) благодаря появлению обратных положительных связей между насыщением грунта кальцитовым детритом и селившимся на таком грунте сообществом (Rozhnov, 2001, 2002). Необходимость избыточного ресурса для массового формообразования подтверждается связью увеличения морфологического и таксономического разнообразия морской бентосной биоты с трансгрессией моря, затоплением больших пространств континентов и быстрым

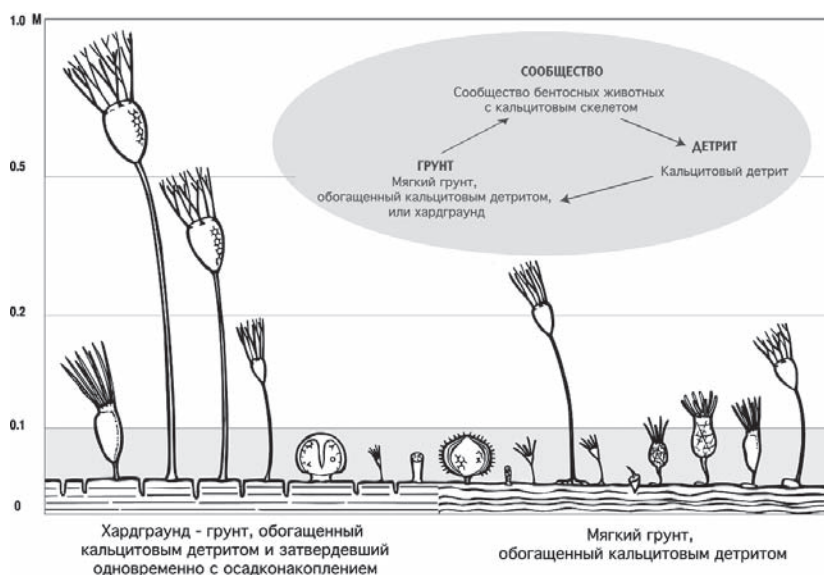


Рис. 5. Сообщества иглокожих в ордовикском балтийском бассейне и схема обратной положительной связи между грунтами и селившимся на нем сообществе (по данным из: Рожнов, 2009a)

увеличением донного пространства мелководных морей, при котором конкуренция между вселяющимися таксонами за жизненное пространство ослабевает.

Заключение

Изучение формирования высших таксонов иглокожих по данным палеонтологии приводит к следующим выводам:

1. Становление планов строения высших таксонов многоклеточных животных происходило за короткое (в геологическом смысле) время путем комбинации появившихся ранее признаков. Комбинаторика осуществлялась в результате проявления признаков у взрослых форм путем разного рода гетерохроний и приводила к более или менее полному заполнению возможного морфологического пространства. Гетерохронии приводили к мозаичности в эволюции и затушевыванию промежуточных форм. Появление и комбинаторика признаков нового плана строения проходили широким фронтом в предковом таксоне и формировали при становлении новых таксонов архаическое многообразие.

2. С течением геологического времени максимальный ранг возникающих новых высших таксонов уменьшался, и эволюция многоклеточных животных была направлена от формирования архетипа, выработки общего плана строения, к появлению более частных деталей и возникновению планов строения, характеризующих таксоны более низкого уровня. Новые планы строения высших таксонов не заменяли старый план, а накладывались на него, удлиняя с течением времени соподчиненность планов строения и соответствующую ей иерархию таксонов.

3. Ароморфозы всегда связаны с возникновением нового плана строения.

4. Появление новых таксонов и увеличение морфологического разнообразия распределялось не равномерно по шкале геологического времени, а было приурочено в основном к некоторым рубежам в развитии биоты, связанных с резким увеличением, избыточностью прежде ограниченного ресурса.

5. Постоянство планов строения от момента возникновения таксона до его вымирания нуждается в поиске специального механизма в рамках индивидуального развития организма, обеспечивающего его столь долгую стабильность.

Работа выполнена в рамках программ Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» при финансовой поддержке гранта РФФИ № 08-04-01347.

Литература

- Андреева Т. Ф., Кулакова М. А. Нох-гены в индивидуальном развитии и эволюции билатеральных животных // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 2008. Сер 1. Т. 97 (Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. Т. 1). С. 171–192.
- Воробьева Э. И., Хинчлифф Р. Проблема трансформаций плавников рыб в тетраподные конечности // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52. № 2. С. 192–204.
- Дондуа А. К. Биология развития. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. Т. 1. 295 с.; Т. 2. 239 с.
- Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М.: Наука, 1974. 142 с.
- Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука, 1978. 163 с.

- Любарский Г. Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М. : Т-во науч. изд. КМК, 1996. 434 с.
- Мамкаев Ю. В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная биология. Киев : Наукова думка, 1991. С. 33–56.
- Пономаренко А. Г. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 147–155.
- Рожнов С. В. Особенности становления высших таксонов игокожих // Тезисы доклада на совещании «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия». СПб., 1995. С. 66.
- Рожнов С. В. Особенности эволюции раннепалеозойских игокожих // Экосистемные перестройки и биосфера. Вып. 3. М. : Палеонтол. ин-т РАН, 1998. С. 66–75.
- Рожнов С. В. Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов игокожих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 157–172.
- Рожнов С. В. Симметрия игокожих: особенности, становление и эволюция // Проблемы эволюционной морфологии животных : тез. междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения акад. А. В. Иванова. СПб. : ЗИН РАН, 2006а. С. 102–103.
- Рожнов С. В. Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразие. К 70-летию А. Ю. Розанова / отв. ред. С. В. Рожнов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006б. С. 134–146.
- Рожнов С. В. Симметрия и морфогенез: становление пентамерии у игокожих // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 2008. Сер. 1. Т. 97. (Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. Т. 1). С. 69–89.
- Рожнов С. В. Роль гетерохроний в становлении планов строения высших таксонов игокожих // Известия РАН. Сер. биол. 2009а. № 2. С. 155–166.
- Рожнов С. В. Становление высших таксонов многоклеточных животных по данным палеонтологии // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. междунар. науч. конф. СПб. : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009б. С. 182–184.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М. : Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Смирнов С. В. Педоморфоз как механизм эволюционных преобразований организмов // Современная эволюционная морфология / под ред. Э. И. Воробьевой, А. А. Вронского. Киев : Наукова думка, 1991. С. 88–103.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М. : Наука, 1976. 257 с.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 119–138.
- Butterfield N. J. Macroevolution and macroecology through deep time // Palaeontology. 2007. Vol. 50. P. 1. P. 41–55.
- Levinton J. S. Genetic, paleontology and macroevolution. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2001. 634 p.
- McKinney M. L., McNamara K. J. Heterochrony: the evolution of ontogeny. N. Y. : Plenum Press, 1991. 437 p.
- McNamara K. J. Importance of heterochrony // Palaeobiology II / eds. by D. E. G. Briggs, P. R. Crowther. Oxford : Blackwell publishing, 2001. P. 180–188.
- Nielsen C. Animal evolution. Interrelationships of the living phyla. Oxford : Oxford Univ. Press, 2001. 563 p.
- Nielsen C. Six major steps in animal evolution: are we derived sponge larvae? // Evolution and development. 2008. Vol. 10. Pt. 2. P. 241–257.
- Peterson K. J., Summons R. E., Donoghue P. C. J. Molecular palaeobiology // Palaeontology. 2007. Vol. 50. Pt. 4. P. 775–809.

- Rozhnov S. V. Evolution of the hardground community // The ecology of the Cambrian radiation / ed. by A. Yu. Zhuravlev, R. Riding, N. Y. : Columbia Univ. Press, 2001. P. 238–253.
- Rozhnov S. V. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // Paleontological Journal. 2002. Vol. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S. V. Origin of Echinoderms in the Palaeozoic Evolutionary Fauna: Ecological Aspects // Acta Palaeontologica Sinica. 2007a. Vol. 46. Suppl. P. 416–421.
- Rozhnov S. V. Changes in the Early Paleozoic geography as a possible factor of echinoderm higher taxa formation: Delayed larval development to cross the Iapetus Ocean // Elsevier. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007b. № 245. P. 306–316.
- Rozhnov S. V. Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine communities // Paleontological Journal. 2009. Vol. 43. № 11. P. 1364–1367.
- Sepkoski J. J. Jr. The Ordovician radiations: diversification and extinction shown by global genus-level taxonomic data // Ordovician Odyssey: short papers, 7th International symposium on the Ordovician system, book 77, Pacific Section Society for Sedimentary Geology (SEPM). Fullerton (California). 1995. P. 393–396.
- Swan A. R. H. Occupation of morphospace // Palaeobiology II / ed. by D. E. G. Briggs, P. R. Crowther. Oxford : Blackwell publishing, 2001. P. 157–161.
- Valentine J. W. The macroevolution of phyla // Origin and Early Evolution of the Metazoa / ed. by J. H. Lipps, P. W. Signor. N. Y. : Plenum Press, 1992. P. 525–553.
- Valentine J. W. Why no new phyla after the Cambrian? Genome and ecospace hypotheses revisited // Palaios. 1995. № 10. 190–194.
- Valentine J. W. On the Origin of Phyla. Chicago : Univ. of Chicago Press, 2004. XXIV, 614 p.
- Waddington C. H. The strategy of the genes (A discussion of some aspects of theoretical biology). L. : Allen and Unwin, 1957. 262 p.

Metazoan Higher Taxa Body Plan Formation Characteristic: Paleontological Data

S. V. Rozhnov

Borissiak Paleontological Institute RAS
Moscow, Russia: Rozhnov@paleo.ru

Metazoan higher taxa body plan formation took a shot geological time to combine a number of ancestral features. Combinatorics resulted in the development of latent adult forms features by different heterochronies, as well as to evolutionary mosaicity and the shadowing of intermediate forms. The new body plan features appeared in many various branches of the ancestral taxa, which led to the archaic diversity. The maximum rank of new higher taxa decreased with the course of geological time. Metazoa evolution directed from the general body plan formation to the appearance of particular adapting characteristics and to the appearance of body plans with the lower rank taxa. These new body plans did not replace but overlapped the old ones. The process stretched the body plans subordination as well as the corresponded taxa hierarchy in the course of geological time. Aromorphoses were always closely linked to the new body plan formation. New taxa appearance and increasing morphological disparity were timed to some short periods in the biota evolution when previously limited resources became redundant.

Keywords: Paleontology, macroevolution, higher taxa, heterochronies, echinoderms, Metazoa, aromorphosis, Vendian, Phanerozoic.

ПРИЧИНЫ И УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ АРОМОРФНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

А. С. Северцов

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Москва, Россия: asevertsov@yandex.ru

Ароморфозы возникают на основе специализации анцестрального таксона в узкой адаптивной зоне. Ароморфная эволюция представляет собой накопление и координацию частных адаптивных изменений организации, совокупность которых обеспечивает приспособленность ко всему диапазону колебаний условий существования в исходной адаптивной зоне. Тем самым таксон преадаптируется к расширению границ адаптивной зоны. Отличительная черта ароморфоза — сохранение приспособленности как в адаптивной зоне предков, так и во вновь приобретенной адаптивной зоне. Поэтому ароморфозы сохраняются в ходе дальнейшего филогенеза и утрачиваются только в результате очень сильной, обычно гипоморфной специализации.

Ключевые слова: Ароморфоз, адаптация, адаптивная зона, темпы эволюции, специализация, параллельная эволюция, trade off, кистеперые, тетраподы.

Критерии ароморфозов

Термин «ароморфоз» введен А. Н. Северцовым в 1914 г. (цит. по: Северцов, 1967) для обозначения направления эволюции, ведущего к повышению уровня организации и морфофункциональных преобразований организации, происходящих на этом пути достижения биологического прогресса. А. Н. Северцов подчеркивал, что ароморфоз — это прежде всего усложнение организации, то есть обращал внимание на морфологический аспект этого процесса. Дальнейшим развитием этого подхода стало представление о ключевых ароморфозах, сформированное Н. Н. Иорданским (1990). Ключевой ароморфоз — это такое морфофизиологическое приобретение, которое «оказывает определяющее воздействие на функциональный облик и возможность преобразований целого ряда других систем организма» (там же, с. 271). Одним из ключевых ароморфозов Н. Н. Иорданский считает возникновение разрежающего насоса легочного дыхания в процессе становления рептилий. Действительно, разрежающий насос обеспечил интенсификацию легочного газообмена, что привело к формированию альвеолярной структуры легких, обеспечило редукцию кожного дыхания и формирование фolidоза рептилий. Однако можно напомнить, что альвеолярная структура легких свойственна Pipidae — вторично водным бесхвостым амфибиям, обладающим нагнетательным насосом легочного дыхания. В качестве ключевого ароморфоза в эволюции рептилий можно рассматривать и возникновение вторичных зародышевых оболочек, что позволило размножаться на суше и прогрессивно формировать все структуры, связанные с жизнью вне воды, в том числе и разрежающий насос вентиляции легких. Другими словами, в сложном комплексе преобразований организации, характеризующем ароморфную эволюцию, едва ли можно выделить единственное адаптивное изменение, служащее пусковым механизмом для всех других адаптивных изменений.

С. А. Северцов (1936) и И. И. Шмальгаузен (1940, цит. по: Шмальгаузену, 1983) показали, что ароморфоз — это приспособление широкого значения, позволяющее ароморфным таксонам существовать в более сложных и разнообразных условиях среды, чем это было свойственно их предкам. В результате сформировалась эколого-морфологическая трактовка ароморфоза. Исходя из этой трактовки, мной (А. С. Северцов, 1972, 1990) было предложено считать ароморфозом такой комплекс преобразований организации, который позволяет потомкам расширить адаптивную зону, свойственную их предкам. Такой подход возможен только а posteriori, он работает только на макроэволюционных уровнях и требует сочетания морфологического и экологического анализа. На уровне микроэволюции он непригоден. В любом таксоне можно выделить и более, и менее эврибионтные виды. К. М. Завадский (1968) предложил различать мега-, макро- и микроарогенные виды. Однако считать более эврибионтный вид, например серую ворону, макро- или мегаарогенным видом по сравнению с галкой или грачем едва ли правильно. О разных масштабах ароморфозов писали многие авторы (Гентнер, 1965; Полянский, 1970; Шварц, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Эволюционная судьба вида, то, по какому из путей биологического прогресса пойдет эволюция его потомков, или этот вид вымрет, не оставив потомков, зависит от множества обстоятельств, меняющихся по времени. Точно так же, нельзя оценивать ароморфность по таксономическому рангу. Таксономический ранг — результат экспертной оценки своеобразия организации, степени обособленности данной группы от соседних, количества входящих в нее более низкоранговых таксонов и ряда других параметров. Достаточно напомнить, что оболочники — подтип, возникший на основе гипоморфоза (общей дегенерации).

В отечественной литературе, по предложению А. Л. Тахтаджяна (1966), получил некоторое распространение термин «арогенез». Строго говоря, следовало бы различать арогенез как направление эволюции и ароморфоз как преобразование организации, характеризующее это направление. Однако здесь, вслед за А. Н. Северцовым и И. И. Шмальгаузенем, принят термин «ароморфоз», как характеристика и направления эволюции, и преобразований организации.

Ароморфоз как расширение адаптивной зоны предков

Расширение адаптивной зоны подразумевает, что анцестральный таксон занимал более узкую адаптивную зону, чем та, которую освоили его потомки. В процессе ароморфной эволюции происходит не смена зон, что свойственно алломорфозу (Северцов, 1990), а добавление вновь осваиваемой среды обитания к той, которая унаследована от предков. Так, адаптивной зоной отряда кистеперых рыб Rhipidistia, предков Tetrapoda, были мелководные, по-видимому, бедные кислородом водоемы, либо стоячие, либо со слабым течением (Romer, 1958; Шмальгаузен, 1964; Воробьева, 1977, 1992). Rhipidistia — подстерегающие хищники занимали в этих водоемах концевые звенья цепей питания. Можно предполагать, что пищевая конкуренция среди рипидистий была достаточно острой. Подстерегающий хищник не способен к длительному преследованию потенциальной жертвы. Жертвами кистеперых могли быть двоякодышащие и, возможно, палеониски. Последние — тоже хищники. Таким образом, адаптивная зона рипидистий и по абиотическим, и по биотическим параметрам была узкой. По своим характеристикам она, по-видимому, близка к

среде обитания современных двоякодышащих и многопера. По питанию, вероятно, была еще уже. Древнейшие наземные позвоночные Ichthyostegidae сохранили ту же среду обитания и тот же способ питания (Шмальгаузен, 1964), но в дополнение приобрели способность передвигаться вне воды. Видимо, нижнекарбоновые тетраподы вели сходный с ихтиостегой и тулерпетоном образ жизни. Следует отметить, что оба этих животных были хищниками. Сухопутные артроподы не могли служить им кормовой базой. Либо они питались в воде, то есть как и крупные кистеперые, такие как *Eusthenopteren*, *Glyptolepis* и *Panderichthys*. Либо на суше они должны были использовать ту же, что и в воде, стратегию подстерегающих хищников по отношению и к беспозвоночным, и к мелким позвоночным. Локомоторный аппарат верхнедевонских и нижнекарбоновых тетрапод был очень несовершенным. Это не позволяет предполагать, что они могли преследовать жертву.

Таким образом, выход позвоночных на сушу — это расширение, а не смена зон. Современные амфибии, виды которых сильно различаются по степени «сухопутности», практически все так или иначе связаны с водой в течение своего жизненного цикла.

Широкая адаптивная зона ароморфного таксона складывается из двух частей — зоны предкового таксона и вновь приобретенной. В качестве ароморфных выступают признаки, адаптивные в обеих частях адаптивной зоны. Именно поэтому ароморфозы долго сохраняются в ходе дальнейшего филогенеза, на что указывал А. Н. Северцов (1967). Действительно, до тех пор, пока таксон существует в своей более широкой адаптивной зоне, признаки, обеспечивающие приспособленность в обеих ее частях, сохраняют свое приспособительное значение и поэтому остаются неизменными. Утрата ароморфных приспособлений, свойственных предкам, происходит только при узкой специализации, чаще при гипоморфозе. Примером могут служить редукция хорды у оболочников или пищеварительной системы у цестод.

Однако не все признаки — исчезающие, вновь возникающие или перестраивающиеся в процессе расширения адаптивной зоны — имеют значение ароморфозов. Пользуясь эколого-морфологическим анализом, можно показать, что возникновение гомойотермии явилось для птиц ароморфозом. Этот признак адаптивен при любом способе существования птиц в их более широкой по сравнению с рептилиями адаптивной зоне. В то же время превращение передних конечностей в крылья — приспособление, сделавшее птиц птицами, — должно рассматриваться в качестве алломорфоза. При возврате птиц в наземную среду обитания, в ту адаптивную зону, в которой существовали их предки, крылья редуцируются. Это свойственно ряду видов современных птиц, от киви до страусов, и многим ископаемым бегающим птицам (моа, дронту, фороракам, диатримам) и плавающему гесперорнису.

Выход позвоночных на сушу сопровождался преобразованием главным образом четырех морфофункциональных систем: локомоции, ориентации (органов чувств), питания и дыхания. Преобразования локомоторной системы были связаны с необходимостью передвижения по твердому субстрату при усилении влияния силы тяжести, не компенсированной выталкивающей силой в воде. Эти преобразования выразились, прежде всего, в формировании ходильных конечностей, укреплении поясов конечностей, редукции связи плечевого пояса с черепом и в укреплении позвоночника. Преобразования системы захватывания пищи состояли в формировании аутостилии черепа, развитии подвижности головы (чему

способствовала редукция *posttemporale*), а также в развитии подвижного языка, обеспечившего ориентацию и транспортировку добычи от челюстей к пищеводу. Наиболее сложные перестройки были связаны с приспособлением к дыханию воздухом: формированием легких, малого круга кровообращения и трехкамерного сердца. Эти преобразования сочетались с редукцией жаберных щелей и оперкулярного аппарата, частичным разобщением пищеварительного и дыхательного трактов — развитием хоан и гортани.

Весь комплекс приспособлений, связанных с использованием воздуха для дыхания, сформировался в воде — исходной адаптивной зоне (Шмальгаузен, 1964). Легкие возникли в процессе формирования *Osteichthyes*. Малый круг кровообращения и трехкамерное сердце параллельно формировались у рипидистий и дипной. У целакантов сердце двухкамерное и нет малого круга кровообращения. Выход на сушу повлек за собой только редукцию жаберного дыхания — исчезновение жаберных щелей, преобразования висцерального скелета и редукцию оперкулярного и гулярного аппаратов. Преобразования гиоидной дуги (*hyomandibulare*) привели к формированию *stapes* и тем самым среднего уха, то есть к перестройке слуховой системы на восприятие звуковых колебаний воздуха. Параллельно редуцировалась и преобразовывалась сейсмическая система, зрение и обоняние перестраивались для функционирования в воздушной среде. (Подр. см.: Лебедекина, 1964, 1968, 1979; Северцов, 1964, 1972, 1978, 1990; Шмальгаузен, 1964; Шишкин, 1973; Медведева, 1975; Воробьева, 1977, 1987, 1992 и др.)

Все преобразования организации на пути формирования *Tetrapoda* теснейшим образом связаны друг с другом. Однако пятипалые ходильные конечности редуцировались у *Aistopoda*, части *Embolomeri*, у *Nectridia* и у *Apoda*. Этот признак адаптивен только в сухопутной части адаптивной зоны и должен рассматриваться как алломорфоз. Напротив, окостенение позвоночника и развитие зигапофизов позвонков выгодны и в воде, и на суше. Эти преобразования можно рассматривать как ароморфные. Точно так же аутостилиа черепа адаптивна при питании в обеих средах. Несомненно, ароморфны и все преобразования, связанные с дыханием. Они никогда не исчезают при вторично водном образе жизни амфибий, рептилий и млекопитающих. Как исключение, легкие редуцируются на суше у ряда семейств хвостатых амфибий, что связано с интенсификацией кожного газообмена во влажных местообитаниях на суше и с совершенствованием механизма выбрасывания языка — органа ловли добычи.

Темпы ароморфной эволюции

А. Н. Северцов (1967) предполагал, что ароморфные таксоны возникают на основе идиоадаптивной организации их предков. Сходной точки зрения придерживался И. И. Шмальгаузен (1983), считавший, что ароморфоз может возникнуть на основе алломорфоза. Он подчеркивал, что ароморфозы возникают как частные приспособления под влиянием строгой избирательной элиминации в колеблющихся условиях среды на фоне слабой внутривидовой конкуренции. Такая экологическая ситуация определяет возникновение специфического направления естественного отбора на «высшую организацию», то есть на «жизнеспособность в разнообразных условиях». Это направление отбора ведет к выработке адаптаций, перекрывающих весь диапазон факторов среды, вызывающих элиминацию.

Интенсивность элиминации, согласно И. И. Шмальгаузену, обуславливает высокую скорость ароморфной эволюции и малочисленность популяции, эволюирующей по пути ароморфоза. С этими представлениями Шмальгаузена согласуется концепция квантовой эволюции (Симпсон, 1948), согласно которой переход через неадаптивную зону характеризуется ускорением темпов эволюции и малочисленностью группы, адаптирующейся к новым условиям существования.

Однако вышеизложенные представления о темпах ароморфной эволюции противоречат тому, что все многочисленные преобразования организации в процессе ароморфоза должны быть координированы и между собой, и с особенностями организации, унаследованными от предков. Целостность организма имеет адаптивное значение не меньшее, чем любое вновь возникающее приспособление. Л. П. Татаинов (1976) на материале происхождения млекопитающих показал, что ароморфоз складывается из множества частных (микроэволюционных. — А. С.) изменений организации. Им же показана и необходимость координации всего этого множества частных адаптаций. Ю. Н. Полянский (1970) отметил координированность преобразований организации в ходе ароморфной эволюции протистов. Необходимость координации множества изменений организации подразумевает медленность ароморфной эволюции.

Окостенение позвоночника происходило во всех ветвях эволюции костных рыб. Костные верхние и нижние дуги позвонков появились, по-видимому, в процессе возникновения самих Osteichthyes. Костные тела позвонков были преформированы хрящевыми болванками, которые потом замещались окостенениями. На этой основе и у Amioidei, и у стегоцефалов параллельно возникла диплоспондилия. У палеозойских Dipnoi были костные тела позвонков. У большинства Rhipidistia целые тела позвонков не обнаружены, что само по себе говорит о медленности формирования этой структуры. У верхнедевонской крупной хищной рыбы *Eusthenopteron*, с которой обычно сопоставляют древнейших тетрапод — Ichthyostegidae существовали целиком охватывающие хорду костные гипоцентры и дорзальные, тоже костные плевроцентры (Jarvik, 1952). Между этими окостенениями располагался все еще хрящевой интерцентр (Шмальгаузен, 1964; Воробьева, 1992). У ихтиостеги к этой конструкции добавились только зигапофизы и более вертикальное положение остистых отростков. Дальнейшая эволюция позвоночника происходила столь же медленно. Только у лепоспондил тело позвонка формировалось несколько быстрее, чем у рахитомов (Шмальгаузен, 1964).

Формирование аутостилии черепа функционально обусловлено возрастанием нагрузки на челюстной аппарат при сжатии добычи челюстями. Поэтому у перешедших к склерофагии двоякодышащих рыб аутостилия возникла раньше, чем у хищных рипидистий. В филогенезе Rhipidistia — Tetrapoda процесс укрепления челюстей на нейрокраниуме начался, вероятно, очень давно. У рипидистий praemaxillare и maxillare соединялись с костями крыши черепа. Palatoquadratum крепился спереди к обонятельной области нейрокrania и посередине медиальной и латеральной связями. Медиальная связь была унаследована рипидистиями от их предков. У самих рипидистий возникла латеральная связь — восходящий отросток palatoquadratum — предущной отросток. У стегоцефалов добавилась задняя связь — ушной отросток, соединивший palatoquadratum со слуховой капсулой. В результате высвободилось hyomandibulare, ставшее затем стремечком — первой костью среднего

уха. Дальнейшая эволюция укрепления верхней челюсти шла за счет усиления ее связи с покровными костями черепа (Лебедкина, 1979).

Использование воздуха для дыхания началось, по-видимому, с возникновением костных рыб (Шмальгаузен, 1964). Строение легких в ряду кистеперых и низших тетрапод практически не менялось. У всех наземных позвоночных они занимают первичное вентральное относительно пищеварительной системы положение. Только у двоякодышащих они сместились дорзально, ближе к центру тяжести рыбы. У лучеперых оставшееся легкое превратилось в гидростатический орган (Шмальгаузен, 1964). У примитивных амфибий легкие — все еще гладкостенные полые мешки, лишенные трахеи. У *Anura* внутри этих мешков есть септы, увеличивающие поверхность газообмена, но у них нет трахеи и бронхов. Исключения составляют вторичноводные *Pipidae*, обладающие, по сути дела, альвеолярной структурой легких.

Легочные артерии и вены среди рыб имеются у *Polypterus* из лучеперых и у двоякодышащих. У двоякодышащих трехкамерное сердце, но у латимерии — двухкамерное и нет легочных артерий и вен. Учитывая раннюю дивергенцию целакантов и рипидистий (Воробьева, Обручев, 1964; Jarvik, 1968) можно считать, что малый круг кровообращения и межпредсердная перегородка развились именно у рипидистий. Выход позвоночных на сушу стимулировал редукцию жаберного аппарата и оперкулярно-гулярного аппарата вентиляции жабр.

Таким образом, ароморфозы *Tetrapoda* первоначально имели значение частных приспособлений в исходной для наземных позвоночных адаптивной зоне рипидистий. Темпы эволюции этих приспособлений представляются очень низкими. На грани двух сред — воды и суши — не удается выявить ускорения эволюции ароморфных адаптаций.

Сказанное, однако, не означает, что в процессе расширения адаптивной зоны не происходит ускорения эволюционного процесса. Но это ускорение заметно по алломорфным структурам, таким как редукция сейсмомоторной системы, формирование пятипалой конечности (поздний девон — ранний карбон, см. ниже), редукция непарных плавников (у ихтиостеги и тулерпетона еще сохранялся хвостовой плавник), исчезновение оперкулярного и жаберного аппаратов. Другими словами, медленность ароморфной эволюции на грани двух сред компенсировалась быстрыми темпами алломорфоза.

Специализация как причина ароморфоза

Принцип неспециализированности предков (Cope, 1904, 1-е изд. — 1896) до сих пор упоминается в учебниках как один из «законов эволюции». Однако многие авторы (Гиляров, 1949, 1970; Татаринов, 1976; Воробьева, 1977, 1992; Северцов, 1990) показали, что ароморфные таксоны возникают от высокоспециализированных предков. М. С. Гиляров показал это на материале происхождения насекомых, Л. П. Татаринов — на материале происхождения млекопитающих, Э. И. Воробьева и А. С. Северцов — на происхождении тетрапод.

Весь процесс филогенеза рипидистий — процесс теломорфной специализации. Костные рыбы возникли в силуре в пресных водоемах. Лучеперые и мясистоплавниковые дивергировали, по-видимому, в начале девона, причем лучеперые (за многими исключениями) заняли более глубоководные местообитания, а мясистоплавниковые

(двоякодышащие и кистеперые) — более мелководные. Дивергенция *Crossopterygii* и *Dipnoi* сузила кормовую базу рипидистий, оставшихся хищниками, в тех мелководных водоемах, в которых они существовали. Морфологически специализация выразилась: в развитии гулярного механизма вентиляции жабр; подразделении осевого черепа на подвижные относительно друг друга этмосфеноидный и отио-окципитальный блоки; в прогрессивном развитии мясистых парных плавников, обеспечивающих опору на дно и в ряде адаптаций подъязычно-жаберного аппарата и зубов (Воробьева, 1992; Северцов, 1990).

Представление о специализации как фазе филогенеза, предшествующей ароморфозу, требует объяснения, которое должно учитывать медленность ароморфной эволюции. Сужение адаптивной зоны отражается в первую очередь на тех признаках, которые обуславливают специализацию. Поэтому органы, обеспечивающие специализацию, эволюируют быстрее остальных систем организма. В результате возникает гетеробатмия (Тахтаджян, 1966) — разная степень эволюционной «продвинутой» подсистем организма. Гетеробатмия, т. е. отставание темпов эволюции ароморфных признаков от черт специализации, выражена в филогенезе рипидистий (Воробьева, 1977). Когда таксон полностью адаптируется в своей узкой адаптивной зоне, темпы его эволюции замедляются, так как усиливается элиминация любых отклонений от уже сформировавшейся адаптивной нормы. Замедление темпов эволюции означает ослабление движущего отбора и усиление стабилизирующего. Стабилизирующий отбор ответствен за совершенствование процессов онтогенеза, а координация подсистем организма в ходе филогенеза основана на эволюции онтогенетических корреляций (Шмальгаузен, 1969). В результате гетеробатмия постепенно выравнивается, организм становится более интегрированным. Вместе с тем именно гетеробатмия, то есть несовершенство координированности подсистем организма, обеспечивает пластичность организации, необходимую для расширения адаптивной зоны предков или для смены зон при алломорфозе. Высоко координированная организация не допускает автономной перестройки подсистем организма в ходе дальнейшего филогенеза. Низкая координированность допускает более или менее автономные преобразования. В процессе тетраподизации была утрачена подвижность блоков осевого черепа, исчезло гулярное дыхание, преобразовавшееся в ротоглоточный механизм вентиляции легких, перестроилась система локомоции. Произошел ряд других преобразований организации, подробно рассмотренных Э. И. Воробьевой (1992).

Асинхронный параллелизм и экологические условия ароморфной эволюции

Л. П. Татаринов (1976) применил термин «маммализация» — постепенное накопление черт организации млекопитающих. Оно охватило по меньшей мере десять таксонов териодонтов. Признаки млекопитающих возникали во всех этих таксонах параллельно, но не одновременно — асинхронно. Е. Н. Курочкин (2006а, б) показал, что оперение и ряд морфологических преобразований, то есть процессы «орнитизации», были свойственны по меньшей мере четырем параллельным таксонам: ряду потомков целурозавров, конфуциорнисам, длиннохвостым и настоящим птицам. Возникновение признаков птиц шло с разной скоростью в параллельно эволюировавших таксонах от конца триаса до нижнего мела. Ранее очень похожее явление

описала Э. И. Воробьева (1992) при возникновении признаков, сближающих разные таксоны кистеперых рыб с наземными позвоночными. Подобный процесс преобразования признаков был назван ею «филогенетическим опережением». Была отмечена и неравномерность формирования у рипидистий черт тетраподности.

А. Г. Пономаренко (2004, 2005) при обсуждении происхождения членистоногих не только применил термин «артроподизация», но и высказал мысль, что «-ации» — общий способ эволюции ароморфных таксонов: ангиоспермизация, евкариотизация, метазоитизация и т. п. Он же подчеркнул, что при артроподизации возник «газон» таксонов, в которых параллельно формировались признаки артроподности. К аналогичным выводам пришел С. В. Рожнов (2005, с. 163) при обсуждении происхождения морских лилий: «В результате, среди эокриноидей мы можем наблюдать практически все признаки, которые позже стали определяющими для морских лилий, но сочетание этих признаков часто необычное и всегда неполное — каких-нибудь криноидных признаков всегда не хватает. Лишь комбинация всех семи структур приводила к типичному криноидному плану строения». Формирование морских лилий происходило в ордовике, формирование артропод — в кембрии. При более детальной изученности филогенеза и времени возникновения параллельных изменений в процессе «-аций», представление о «газоне», то есть синхронности параллелизмов, сменяется представлением об асинхронном параллелизме, как это показано относительно тетраподизации, орнитизации и маммализации.

Однако происхождение Crinoidea представляет собой не ароморфоз, а алломорфоз. Согласно С. В. Рожнову (2005, 2006) предки морских лилий питались детритом. Криноидеи благодаря длинному стеблю поднялись над дном и перешли к питанию планктоном и органической взвесью в толще воды, но утратили способность к детритофагии. Произошло не расширение, а смена адаптивной зоны. Если добавить к картине происхождения морских лилий данные Э. И. Воробьевой (1992) по асинхронному параллелизму у рипидистий, имитировавших по своему облику, а следовательно, и экологии древних тетрапод, то выясняется, что и теломорфной специализации свойствен асинхронный параллелизм.

Распространенность, если не всеобщность асинхронных параллелизмов, ставит два вопроса: 1) чем обусловлено само это явление и 2) в каких условиях происходит именно расширение адаптивной зоны?

Со времен Г. Ф. Осборна известно, что при освоении новой среды обитания — новой адаптивной зоны — происходит адаптивная радиация. Каждая ветвь веера этой радиации, каждый дочерний таксон осваивает свою субзону внутри общей адаптивной зоны. В процессе адаптивной радиации вырабатываются разные адаптации, обусловленные спецификой субзон. Соотношение организации и среды каждого дочернего таксона своеобразно. В то же время унаследованная от предков организационная основа общая у всех дочерних таксонов. Общими являются и многие экологические особенности осваиваемых субзон. В совокупности это обеспечивает возникновение параллелизмов. Асинхронность возникновения параллельных изменений организации, по-видимому, объясняется явлением *trade off*. Еще Дж. Б. С. Холден (Haldane, 1956) сформулировал представление о том, что при ограниченности какого-либо ресурса он перераспределяется в организме таким образом, чтобы обеспечить адаптивный эффект, наиболее существенный в данный момент времени. Другие подсистемы организма испытывают недостаток данного

ресурса. В современной литературе это явление получило название *trade off*. Существует множество публикаций, констатирующих *trade off* на биохимическом, физиологическом и онтогенетическом уровнях. Этот эффект имеет и эволюционное значение. Ф. Н. Семевский и С. М. Семенов (1982) показали, что перераспределение ресурса в организме на популяционном уровне приводит к уменьшению смертности от наиболее жестко действующего фактора среды (на адаптацию к которому и расходуется ресурс), но к усилению элиминации от неблагоприятных воздействий на признаки, испытывающие дефицит ресурса.

Как сказано выше, каждый дочерний таксон приспосабливается к специфическим условиям занимаемой им субзоны. Темпы и своеобразие этих приспособлений зависят от степени различий между субзонами. В результате складывается гетеробатмия. Более быстрая эволюция одних признаков и отставание других приводит к *trade off*. При этом отстающие в своем развитии признаки, испытывающие недостаток ресурсов, представляют собой ту организационную основу, которая унаследована от общих предков. Усиление элиминации по отставшим структурам стимулирует идущий по ним естественный отбор и тем самым преобразования, которые сочетают и адаптацию, и координацию со всеми другими подсистемами организма. Асинхронность и неидентичность (только сходство) этих преобразований отмечены Э. И. Воробьевой (1992) и А. Г. Пономаренко (2004, 2005). Обе эти особенности параллелизмов обусловлены различиями субзон. По мере адаптации темпы эволюции замедляются, усиливается стабилизирующий отбор, координирующий подсистемы организма. Вместе с тем, поскольку те или иные ресурсы всегда ограничены, а темпы эволюции подсистем организма неодинаковы, адаптивные изменения, устраняющие или ослабляющие тот или иной *trade off*, порождают новый *trade off*. С точки зрения совершенствования организации это означает накопление адаптаций, совокупность которых перекрывает весь спектр колебаний условий существования в исходной адаптивной зоне и тем самым создает основу для ее расширения.

Темпы эволюции таксона диктуются темпами изменений среды его обитания. Если темпы эволюции отстают от темпов изменения среды, таксон вымирает. Длительность и медленность эволюции свойственна не только ароморфной, но и алломорфной эволюции. Эволюция хоботных началась в нижнем палеоцене, а жизненная форма — слоны — сформировалась в плиоцене (Агаджанян, 2004). Только на формирование хобота, согласно этому автору, потребовался 1 млн лет. Жвачные парнокопытные возникли в среднем эоцене, дивергенция Cervidae, Bovidae и Giraffidae началась в олигоцене, формирование этих семейств произошло в конце олигоцена (Вислобокова, 2006). Число подобных примеров можно увеличить. Медленность, когерентность (Красилов, 1977) подобной эволюции свидетельствует о том, что она происходит в сложившихся экосистемах и обусловлена коадаптацией жизненных форм, составляющих эти экосистемы, при более или менее стабильных абиотических условиях (Жерихин, 2003).

Поскольку сказанное относится и к алломорфной, и к ароморфной организации, необходимо обсудить, чем отличаются условия формирования алломорфоза от таковых ароморфоза. Алломорфная эволюция — это эволюция в зоне, или смена зон. Она не связана со специализацией. Ни хоботные, ни парнокопытные, ни непарнокопытные в целом не имеют черт узкой специализации. Ароморфозу, напротив, предшествует специализация исходного таксона. Эта специализация происходит

в узкой, пограничной адаптивной зоне, граничащей с той, которую затем осваивает ароморфный таксон. Е. Н. Курочкин (2006а) намекнул на возврат к старой гипотезе, согласно которой предки птиц были рептилиями, обитавшими в кронах деревьев. Выше отмечено, что предки наземных позвоночных обитали в мелководных, бедных кислородом стоячих водоемах, в условиях небогатой и, видимо, нестабильной кормовой базы. Другими словами, ароморфная эволюция — это тоже когерентная эволюция в сложившейся, долго существующей, и в этом смысле стабильной экосистеме, но не устойчивой в своих конкретных проявлениях. Медленность ароморфной эволюции в исходной узкой адаптивной зоне подразумевает утрату большей части *trade off*. В этих условиях конкуренция в исходной адаптивной зоне заставляет ее расширить.

Литература

- Агаджанян А. К. Отряд Proboscidea: страницы истории // Экологические перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: Палентол. ин-т РАН, 2004. С. 97–109.
- Вислобокова И. А. Историческое развитие парнопалых (Artiodactyla) Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозое // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 416–438.
- Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М.: Наука, 1977. 239 с.
- Воробьева Э. И. Особенности эволюции черепных структур у низших позвоночных // Зоологический журнал. 1987. Т. 66. № 7. С. 966–979.
- Воробьева Э. И. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука, 1992. 342 с.
- Воробьева Э. И., Обручев Д. В. Подкласс Sarcopterygii // Основы палеонтологии. Т.: Бесплодные, Рыбы. М.: Наука, 1964. С. 231–268.
- Геттнер В. Г. Структура систематических групп и биологический прогресс // Зоологический журнал. 1965. Т. 44. № 9. С. 1291–1308.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 564 с.
- Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 214 с.
- Жерихин В. В. Избранные труды по палеонтологии и филогении. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. 542 с.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 403 с.
- Иорданский Н. Н. Эволюция комплексных адаптаций. Челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука, 1990. 310 с.
- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 253 с.
- Курочкин Е. Н. Параллельная эволюция тераподных динозавров и птиц // Зоологический журнал. 2006а. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Курочкин Е. Н. Базальная дивергенция пернатых // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006б. С. 219–232.
- Лебедекина Н. С. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. Nupobiidae // Труды Зоологического института АН СССР. 1964. Т. 33. С. 75–172.
- Лебедекина Н. С. Развитие костей крыши черепа хвостатых амфибий // Труды Зоологического института АН СССР. 1968. Т. 46. С. 86–124.
- Лебедекина Н. С. Эволюция черепа амфибий. М.: Наука, 1979. 282 с.
- Медведева И. М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое развитие. Л.: Наука, 1975. 172 с.

- Полянский Ю. И. О морфологических закономерностях эволюции простейших // Зоологический журнал. 1970. Т. 49. № 4. С. 560–568.
- Пономаренко А. Г. Артроподизация и ее экологические последствия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. 2004. Вып. 6. М.: Палеонтологический институт РАН. С. 7–22.
- Пономаренко А. Г. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 146–155.
- Рожнов С. В. Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 156–170.
- Рожнов С. В. Закон гомологичных рядов Н. И. Вавилова и архаичное многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 134–146.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во МГУ, 1967. 201 с.
- Северцов А. С. Об образовании языка Hynobiidae // Доклады АН СССР. 1964. Т. 154. № 3. С. 731–734.
- Северцов А. С. Становление ароморфоза // Журнал общей биологии. 1972. Т. 84. № 1. С. 21–35.
- Северцов А. С. Факторы, ограничивающие адаптивную зону амфибий // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 1. С. 66–75.
- Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
- Северцов С. А. Морфологический прогресс и борьба за существование // Известия АН СССР. 1936. № 5. С. 32–44.
- Семевский Ф. Н., Семенов С. М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 280 с.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. Г., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 299 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969. 198 с.
- Шишкин М. А. Морфология древних земноводных и проблема эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 262 с.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 271 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 404 с.
- Cope E. The primary factors of organic evolution. Chicago; L.: The Open Court Publishing Company, 1904. XVI, 547 p.
- Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection // Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B. 1956. Vol. 145. P. 306–308.
- Jarvik E. On the fish-like tail in the Ichthyostegid stegocephaliens, with description of a new stegocephalien from the Upper Devonian of East Greenland // Meddelelser om Grønland. 1952. Vol. 114. № 12. P. 1–40.
- Jarvik E. Aspects of vertebrate phylogeny // Current problems of lower vertebrate phylogeny. Proceedings of 4th Nobel Symposium held in June 1967 at the Swedish Museum of Natural History (Naturhistoriska riksmuseet) / ed. Tor Örvig. Stockholm: Almqvist & Wiksell; N. Y.; L.: Interscience Publishers, 1968. P. 497–527.
- Romer A. S. Tetrapode limbs and early tetrapod life // Evolution. 1958. Vol. 12. № 3. P. 365–369.

The Forming of Aromorphos Organisation: the Causes and Conditions

A. S. Severtsov

Lomonosov Moscow State University
Moscow, Russia: asevertsov@yandex.ru

Aromorphoses appear as a result of an ancestral taxon specializing in a narrow adaptive zone. Aromorphous evolution can be seen as accumulation and coordination of particular adaptive changes in organisms' organization; their combination ensures adaptability to the whole range of oscillating environmental conditions in the original adaptive zone. Thus, the taxon is pre-adapting to the expansion of adaptive zone. Aromorphosis is characterized by the fact that adaptability is retained both in the ancestral adaptive zone and in the recently mastered adaptive zone. Therefore aromorphoses are retained in the course of further phylogenesis, and they are lost only as a result of a very pronounced specialization, usually a hypomorphous one.

Keywords: Morphophysiological progress, adaptation, adaptive zone, tempo evolution, parallel evolution, trade off, Crossopterygians, tetrapodes.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Ю. В. Мамкаев

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: morphol@zin.ru

Разработка теории эволюции требует решения проблемы соотношения случайных и закономерных процессов в историческом развитии биологических систем. Согласно теории естественного отбора ведущая («творческая») роль в эволюции принадлежит экологическим факторам. Влияя на выживаемость популяций, они выявляют адаптивную значимость возникающих наследственных изменений и тем самым определяют их дальнейшую эволюционную судьбу. Сама же изменчивость не направлена, непредсказуема и дает хаотическое разнообразие вариантов, среди которых лишь некоторые оказываются потенциально полезными. Но на основе случайных процессов (при переборе множества вариантов) низка вероятность появления изменений, полезных для жизнедеятельности организмов и адаптивно значимых в разнообразных экологических ситуациях. Вместе с тем морфология выявляет определенные эволюционные закономерности — «нотогенетические» факторы эволюции. Они действуют в системах разного структурного уровня и разного строя (как организменного, так и социального — экологического) и побуждают переосмыслить идею естественного отбора. Морфология рассматривает типы и ступени организации биологических систем в их статике и динамике. При морфологическом подходе учитывается роль в эволюции конструктивных особенностей организменных и социальных систем и эволюционное значение «строительных технологий», что отличает морфологическую интерпретацию процессов эволюции. Выявленные способы организации биологических систем и закономерности их эволюции дают основание для морфологической трактовки принципа отбора: отбор (как естественный, так и искусственный) — это взаимодействие между социальными системами (популяциями, экосистемами, биогеоценозами) и составляющими их организмами. Популяции и биогеоценозы, в соответствии со своей организацией, предъявляют организмам определенные требования. Но и организмы, в соответствии со своими морфофункциональными характеристиками и благодаря формообразовательным «изобретениям», в свою очередь, воздействуют на экосистемы. Благодаря морфогенезам организмы приобретают некие «профессии». Экосистема в соответствии со своей организацией предоставляет им определенные «должности», открывает перед ними определенные эволюционные возможности: селекция не только «отбор», но и «подбор».

Ключевые слова: гены, дарвинизм, естественный отбор, конструктивные типы, мемы, морфологические спектры, закономерности эволюции, селектогенез, теория эволюции, типы отбора, экосистемы.

Для дальнейшей разработки теории эволюции требуется прежде всего решить проблему соотношения случайных и закономерных процессов в историческом развитии биологических систем. Согласно широко принятой ныне теории естественного отбора ведущая (направляющая — «творческая») роль в эволюции принадлежит экологическим факторам. Влияя на выживаемость популяций, они выявляют адаптивную значимость возникающих наследственных изменений и тем самым определяют их дальнейшую эволюционную судьбу. Сама же изменчивость не направлена, непредсказуема и дает хаотическое разнообразие вариантов, среди которых лишь некоторые оказываются потенциально полезными. Получается,

что основу для эволюции составляют случайные процессы. В соответствии с этим, теория естественного отбора (дарвинизм, селектогенез) расценивается как тихо-генетическая концепция. Но на основе случайных процессов (при переборе множества вариантов) низка вероятность появления изменений, полезных для жизнедеятельности организмов и адаптивно значимых в разнообразных экологических ситуациях. Таким путем не может возникнуть генетический код и подобные фундаментальные свойства жизни. Намечается противоречие, которое используется для критики и отрицания концепции селектогенеза. В сущности, вопрос ставится так: расширенное понимание дарвинизма или замена его некими номогенетическими концепциями.

Мне уже доводилось доказывать, что для развития теории эволюции нужно применять морфологические подходы (Мамкаев, 2004а, б, 2007, 2008а, б, 2009а, б; Mamkaev, 1989, 2004). Я предлагаю принять их на вооружение, пропагандирую их. Проведено морфологическое рассмотрение концепции естественного отбора, учтено эволюционное значение морфогенетических механизмов. Морфология выявляет определенные эволюционные закономерности — номогенетические факторы эволюции. Они действуют в системах разного структурного уровня и разного строя (как организменного, так и социального — экологического) и побуждают переосмыслить идею естественного отбора. Морфология описывает и классифицирует типы и ступени организации биологических систем в их статике и динамике, рассматривает все многообразие отношений между составными частями систем. При морфологическом рассмотрении учитывается роль в эволюции конструктивных особенностей организменных и социальных систем и эволюционное значение «строительных технологий», что отличает морфологическую интерпретацию процессов эволюции. Выявленные способы организации биологических систем и закономерности их эволюции дают основание для морфологической трактовки принципа отбора.

Главная задача данного сообщения — обсудить три принципиально важные проблемы:

1. Соотношение случайного и закономерного в эволюционных процессах (соотношение в эволюции случайных и закономерных процессов).
2. «Творческая» роль организмов в эволюции (обычно подчеркивается «творческая» роль естественного отбора).
3. «Творческая» роль в эволюции морфогенетических механизмов (эволюционное значение «строительных технологий»).

Для установления филогенетических связей пользуются *методом гомологии* — прослеживают судьбу морфофункциональных систем, унаследованных от общих предков. Для выявления неких *общих* закономерностей эволюции нужно отвлекаться от родственных связей сравниваемых объектов. С этой целью стали обращать внимание на независимо возникшие сходные состояния. Этот подход В. А. Догель (1937, 1938) обозначил как *метод аналогии*. Он показал, что независимо возникшее сходство объясняется одинаковым механизмом работы морфофункциональных устройств и одинаковым материалом, из которого они построены (1920, 1938). Вместе с тем для выяснения вероятности отмеченных совпадений требуется выяснить, сколько вариантов имеется для решения данной биологической задачи. Нужно охватить весь спектр конструкций исследуемой морфофункциональной системы. Этот подход можно обозначить как *метод морфологических спектров* (Мамкаев, 1991, 2004б). Он оказался весьма эффективным.

При морфологическом осмысливании эволюционная теория перестает быть тихогенетической. Морфологическое рассмотрение биологических систем выявляет следующие эволюционные закономерности («номогенетические» факторы эволюции).

1. При сравнительном рассмотрении отдельных морфофункциональных устройств (органов, органелл) метод морфологических спектров показал, что в каждом конкретном случае число решений ограничено, поэтому велика вероятность совпадений (Мамкаев, 1991, 2004б). Способы решения определяются физическими и химическими законами, на которых основаны принципы работы, ассортиментами материалов и механизмами формообразования, которые имеются в распоряжении организмов той или иной конструкции. Эти факторы служат достаточным основанием для объяснения аналогий. Многочисленные примеры морфологических спектров приводились мной ранее — от прикрепительно-хватательных органов до универсальных молекулярных блоков академика А. М. Уголева (подр. см.: Мамкаев, 2004б).

Вопреки представлениям, сложившимся в рамках теории селектогенеза, изменчивость сама по себе (во всяком случае, ее фенотипическое выражение) отнюдь не хаотична, она подчинена определенным закономерностям. В силу генетических и эпигенетических ограничений некоторые мутации вообще не могут реализоваться. Так, среди миллионов исследованных генетиками дрозофил разных видов ни разу не были найдены особи с синими или зелеными глазами. Объяснение видится в том, что в онтогенезе дрозофил нет биохимических предпосылок для создания соответствующих глазных пигментов. По аналогичным причинам селекционерам не удастся создать розу с синими или голубыми лепестками. Можно привести множество подобных примеров. Число мутаций велико, но далеко не бесконечно. Как отмечает А. Л. Тахтаджян (1998, с. 48), «мутационный репертуар гена не безграничен — он ограничен композицией гена. Но еще большие чисто эпигенетические ограничения проявления генных мутаций имеются на всех уровнях онтогенеза. Поэтому в мутационном репертуаре, а тем более в репертуаре признаков, есть определенные запреты».

Так, многолетние целенаправленные исследования изменчивости на примере скелета бесхвостых амфибий показали, что изменчивость ограничена, определена — закономерна, подчиняется определенным правилам (см. Коваленко, 2003). В этих исследованиях Е. Е. Коваленко тоже применила «метод спектров». Его суть такова: 1) для исследуемого объекта выбираются его свойства, варьирующие в межвидовой и индивидуальной изменчивости, определяются их возможные состояния; 2) путем перекомбинации состояний этих свойств подсчитывается теоретически ожидаемое число комбинаций; 3) комбинации представляются в виде сетки (спектра), каждая ячейка которой соответствует определенной комбинации; 4) комбинации, обнаруженные в реальной изменчивости, вносятся в спектр (заполняются ячейки спектра). В результате выявлен ряд закономерностей: 1) число реальных вариантов изменчивости ограничено, оно значительно ниже теоретически ожидаемого; 2) реальная изменчивость конкретного вида (группы особей, составляющих выборку) всегда ниже рассчитанной потенциальной изменчивости; 3) не только число, но и качественный состав вариантов строения постоянен для вида; спектры изменчивости видов различаются не только возможными для них вариантами, но и группами запретных комбинаций из числа возможных для таксона более высокого

ранга; 4) в экстремальных условиях увеличивается общая доля аномальных особей, но не увеличивается диапазон изменчивости данного вида — ответ вида стабилен; 5) при доминировании аномальных особей число вариантов по-прежнему ограничено и подчиняется определенному правилу (всегда наблюдается определенное соотношение частот); 6) варианты фоновой изменчивости и массовых аномалий образуют морфологические ряды, которые напоминают ряды в филогенетических реконструкциях. Таким образом, изменчивость вида предстает как некая константа и не может рассматриваться как «неограниченная и неопределенная» (Коваленко, 2003). Нетрудно заметить, что выявленные закономерности хорошо согласуются с законом гомологических рядов Н. И. Вавилова.

2. Метод морфологических спектров применим также для сравнительного рассмотрения систем и аппаратов, складывающихся из элементарных морфофункциональных устройств. При этом в организации самых разнообразных систем тоже выявляются одни и те же способы решения биологических задач, соответственно, независимо формирующиеся однотипные конструкции с определенными эволюционными возможностями и ограничениями, одни и те же ступени в эволюции систем (диффузная фаза, дисперсная фаза, коалиционная фаза, централизованная фаза). В данном случае закономерный характер эволюции также определяется законами функционирования, а кроме того, и общими принципами системной организованности и системогенеза (подр. см.: Мамкаев, 2004б).

3. На молекулярном уровне обнаружена системная организованность генома и морфологические закономерности эволюции генов (Инге-Вечтомов, 2004, 2009; Мамкаев, 2004б). Как показала молекулярная генетика, геном образует достаточно организованную систему, со своей структурой и архитектурой, со сложными регуляторными механизмами, действующими при реализации генетической информации. Это было прекрасно продемонстрировано на посвященной Дарвину конференции 2009 года, прошедшей в Санкт-Петербурге (в выступлениях В. С. Баранова, М. Д. Голубовского, В. Н. Горбуновой, Г. А. Журавлевой, С. Г. Инге-Вечтомова, Н. А. Колчанова, Н. Н. Хромова-Борисова, Ю. О. Чернова). Намечаются перспективы уловить ступени эволюции и для этой системы. В частности, на генетическом материале выявлены ступени полимеризации и олигомеризации (Догель, 1954; Мамкаев, 1991).

4. При таком же морфологическом рассмотрении целых организмов выявляются конструктивные типы — однотипные конструкции, независимо сформировавшиеся в разных группах и не обусловленные экологическими факторами (Мамкаев, 2004б, 2005, 2008а, б). Этот подход к типизации позволил выявить определенные эволюционные возможности и ограничения разных конструкций организмов.

Среди низших многоклеточных можно выделить следующие конструктивные типы:

- слабо эпителизированный паренхимный тип (среди бескишечных турбеллярий, немертодерматид, партенид трематод);
- гастреоидный тип (среди гидроидных книдарий, гнатостомулид, катенулид, макростомид);

— паренхимно-схизоцельный тип, с рыхлой паренхимой и схизоцельными полостями (среди прямокишечных турбеллярий);

— соединительнотканно-мышечный тип, с хорошо эпителизированным эпидермисом, с паренхимой соединительнотканного типа, снабженной экстрацеллюлярным матриксом, содержащим коллагеновый материал (поликлады, триклады, цестоды, немертины, некоторые трематоды). Этот конструктивный тип способствует развитию мощной многослойной и многорядной мускулатуры, именно в этих группах ярко выражена тенденция к гигантизму. У массивных лепешковидных байкальских планарий длина тела достигает 40 см, у наземных червеобразных триклад — 60 см, а у лентовидных цестод и немертин длина тела достигает многих метров. Напротив, у плоских червей, относящихся к другим конструктивным типам, размерный потолок достигает лишь нескольких сантиметров.

У растений примером конструктивных типов могут служить так называемые *архитектурные модели*, формирование которых связано со способами закладки побегов, т. е. с геометрией зачатков, и с формообразовательными циклами; каждый такой тип конструкций возникает неоднократно, поскольку представлен в разных семействах (Жмылев и др., 2005).

Для оценки места различных группировок организмов в экосистемах полезно сопоставить экологическое значение их филогенетической и конструктивной составляющей. Типы жизненных форм («экотипы») хорошо подразделяются на *цено типы*, учитывающие место организмов в экосистемах, и *топотипы*, учитывающие положение организмов в среде обитания. Соответственно, в таксонах, то есть морфологических типах («морфотипах») различимы *таксоцены* и *таксотопы*, а в конструктивных, то есть архитектонических типах («архитипах»), различимы *архицены* и *архитопы* (рис. 1). Предлагаемая классификационная схема позволяет охарактеризовать структуру биогеоценозов и оценить организующую роль составляющих их организмов. Проблемы организованности и эволюции экосистем подробно обсуждаются А. С. Северцовым (2005). Он, в частности, подчеркивает,

ПРИНЦИПЫ ТИПИЗАЦИИ ОРГАНИЗМОВ

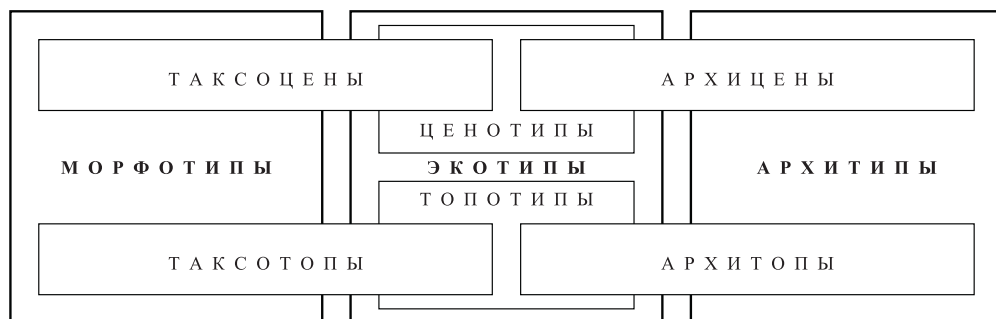


Рис. 1. Классификационная схема типизации организмов с учетом экологического значения морфологических типов (морфотипов), т. е. таксонов, и конструктивных типов (т. е. архитектурных типов — архитипов)

что на эволюционное состояние сообществ влияют новые жизненные формы, а не новые виды как таковые.

5. Выявлен закон большого числа эволюционирующих единиц (Берг, 1977; Догель, 1937, 1952), увеличивающий вероятность однотипных решений. Демонстративными примерами обширных эволюционных полигонов с многочисленными массовыми видами служат гигантский Байкал рифтовой природы, глубоководные «черные курильщики», бактериальные маты, занимавшие в архее громадные площади в морских мелководьях. Малое число решений и большое число организмов, эволюционирующих на обширных полигонах, — вот что увеличивает вероятность событий и делает случайные события закономерными (Мамкаев, 2004б). Вероятность появления полезных приобретений увеличивается также при гибридизации, которая особенно важна для возникновения сочетаний адаптивно значимых признаков, относящихся к *разным* морфофункциональным системам.

Таким образом, предпринятые морфологические подходы дают ответы на первые два вопроса: выявляют закономерный (хотя и вероятностный) характер морфологической эволюции и роль морфофункциональной базы — «творческую» роль организмов в эволюции.

6. Выявлены общие принципы рационализации формообразовательных процессов — строительных технологий (Мамкаев, 2004а, б; 2008а, б; 2009а; Mamkaev, 2003). Строительные технологии определяют многие морфологические особенности органов и организмов. Наряду с адаптивно значимыми признаками они дают и нейтральные варианты (но это база для «изобретений»).

От характера деятельности морфогенетических механизмов зависят морфологические особенности новообразований и новые конструктивные формы организмов, которые служат материалом для возможного использования. Они как открывают определенные перспективы, так и ставят определенные ограничения. Они открывают возможности для новых адаптаций, позволяют расширить и сменить среду обитания. От общей организации бионтов (соответственно — от их поведенческих особенностей) зависит, в какой мере существо может распорядиться приобретениями (и утратами). В этом и проявляется то эволюционное «экспериментаторство» организмов, о котором говорила Р. Л. Берг, дискутируя с А. А. Любищевым (весной 1972 г. на одном из семинаров в ЛГУ). Среда (точнее биогеоценоз) создает организмам определенные условия обитания, обуславливает их определенные потребности, но, в свою очередь, изменения в морфофункциональном арсенале организмов определяют выбор ими среды, их место в экосистемах, приводят к изменению самих экосистем. Вместе с тем в распространенной (действующей!) сейчас теории естественного отбора главная роль отводится среде (основное внимание уделяется регулирующим факторам среды). Так что нужно переставить акценты: сначала изменение, потом пригодность его для того или иного отправления — так появляются изобретения. Примеров можно привести множество. Вот некоторые из них.

Ярким примером филогенетического значения преобразования строительных технологий может служить формирование морфологического типа черепах. В основе формирования панциря черепах лежал процесс увеличения остеогенной активности кожи, выразившийся на ранних этапах эволюции в развитии мощного остеодер-

мального покрова. Это вызвало в дальнейшем каскад взаимосвязанных преобразований: утолщение дермального слоя кожи, иммобилизацию, укорочение, расширение и дорзовентральное уплощение туловища, редукцию межреберной мускулатуры и осевого компонента локомоции, увеличение размеров роговых щитков и редукцию их числа, возникновение тесного контакта между дермой и элементами внутреннего скелета (Черепанов, 2005). Таким образом, увеличение остеогенной активности кожи у предков черепах стало поворотным, ключевым мофогенетическим процессом, который послужил «спусковым механизмом» для каскада преобразований, направивших адаптивную стратегию этих рептилий на путь пассивной защиты (Иорданский, 2001). Стрелка эволюционных путей была переведена на новые рельсы, которые обусловили значительные темпы преобразований и привели к конструкции панциря, оказавшейся достаточно перспективной для освоения различных адаптивных зон.

Удлинение тела (при продолжении работы зоны роста) приводит к змеевидной (ундулирующей) локомоции и напрямую не обусловлено средой обитания. Допустим, у нематод и змей это можно связать с жизнью в грунте. Но ряд к безногим ящерицам с обитанием в грунте явно не связан. Сходная ситуация и у хвостатых амфибий. То же и при плавании — у многих рыб: плащеносные акулы, напоминающие угрей или морских змей, глубоководные, в придонных слоях, крупные (до 2 м в длину); мурены и угри, каламоихт из многоперых, змеевидные формы среди глубоководных рыб, полурылы и сарганы, ряд опахообразных, маслоковые, ряд морских собачек и т. д. Показательно, что много случаев, когда в пределах родственных групп к змеевидной локомоции переходят далеко не все представители: например, в отрядах опахообразных и сарганообразных, обитающих в открытом океане и не связанных с грунтом (опах достигает 2 м в длину, полурылы достигают полуметровой длины и способны к полету). Все это разнообразие примеров достаточно логично связывать не с прямой экологической обусловленностью, а с морфогенетическими предпосылками. Хочется напомнить в связи с этим, что на филогенетическое значение такого рода морфогенезов обращал внимание, рассматривая архаллаксы, А. Н. Северцов (1949).

Длинный хвост из перьев у таких птиц, как сороки и попугаи, безусловно, полезен в лесу, но множество лесных птиц великолепно обходится без него. И в этом случае явно не образ жизни послужил стимулом новой адаптации, а появление крупных хвостовых перьев, которые можно было использовать в качестве руля. Та же ситуация с хвостатыми обезьянами. Их хвост дал пятую хватательную конечность. Но чтобы это произошло, изначально должен был иметься в наличии длинный мускулистый хвост. Множество лесных жителей обходятся без этой адаптации, в том числе и хвостатые (но у них он не достиг должной кондиции). У летяг тоже летательная кожная складка возникла благодаря эластичной подвижной коже, способной растягиваться и образовывать складки. На той же основе (плюс образование игл) возникла своеобразная адаптация ежей, способных сворачиваться в шар.

Итак, изменения в морфогенезах способны давать скачками относительно крупные новообразования, которые «могут пригодиться». Приняв это, обращая внимание на эволюционное значение нейтральных изменений. Нейтральные в адаптивном значении признаки тем не менее эволюционно значимы — они входят в морфофункциональный арсенал организмов, которым они активно пользуются и черпают из него материал для эволюционных изобретений. «Ненужные детали» — *не лишние*. Они могут пригодиться, открыть новые возможности. Чем больше таких

деталей в арсенале (в «конструкторе»), тем больше эволюционных возможностей у организмов. Нетрудно привести множество примеров нейтральных особенностей, созданных морфогенезами (некоторые из них становятся адаптивно значимыми, находят себе то или иное применение). Разная форма носа, морды в целом, хвоста, ушей у млекопитающих. Разная форма рисунка в окраске меха, перьевого покрова, крыльев у бабочек, чешуйчатого покрова у рыб и рептилий. Окраска плавников у рыб и т.д.

Что касается скачкообразности в появлении новообразований, то эта тема интересна в том отношении, что Дарвин постулировал ход эволюции путем мелких изменений и сам расценивал это положение как принципиальное в своем теоретическом построении: «Если бы возможно было показать, что существует сложный орган, который не мог образоваться путем многочисленных последовательных слабых модификаций, моя теория потерпела бы полное крушение. Но я не могу найти такого случая» (Дарвин, 1991, с. 156). Но такие случаи есть! И Дарвин, в сущности, сам приводит тому пример, когда прослеживает эволюцию глаз, начиная со скопления пигментных клеток (1991, с. 154). На уровне знаний того времени принципиально важный морфофункциональный «скачок» трудно было увидеть. А он состоит в том, что под светочувствительные клетки подводится экран. Светочувствительностью обладают и обычные эпидермальные клетки, и нейроны. Экраном могут служить пигментные гранулы различной природы, имеющиеся в распоряжении организмов. Происходит сборка фоторецептора. До этого световая ориентация осуществлялась благодаря разной освещенности сторон тела (толща тела служила экраном). По Догелю (1938, с. 15), это «диффузная фаза» в осуществлении данного биологического отправления. Аналогичная ситуация — со статоцистами, электрическими органами и многими другими эволюционными находками.

Изобретения и скачки есть, но теория от этого не рушится, а развивается. А этика и научная корректность Дарвина вызывает уважение и восхищение. Найдутся ли еще ученые, которые посвящают целые главы своих трудов рассмотрению трудностей в своих построениях и возражений против своих теорий?

Таким образом, мы получаем положительный ответ и на третий вопрос.

7. Морфологические подходы к исследованию систем социального строя (популяций и экосистем) обнаруживают определенные формы их организации и те же ступени эволюции, что и системы организменного строя (Мамкаев, 2004б). Состояние организации систем социального строя во многом определяет характер их взаимодействия со своими элементами — организмами. Большой вклад в становление морфологии экосистем внес В. Н. Беклемишев. Он не только разработал методологические основы морфологии как самостоятельной науки (что было сделано в отношении систем организменного строя), но и применил морфологические подходы к исследованию биогеоценозов (Беклемишев, 1970). Так, им подробно рассмотрены: пространственная и функциональная структура популяций (с. 226–238), основные понятия биоценологии, с описанием сукцессий (с. 53–89), типы биоценозов, с выделением архитектурных комплексов (с. 155–180). Эти разработки имеют основополагающее значение для развития эволюционной теории, поскольку сложность взаимодействий между организмами и биогеоценозами,

которые они составляют, можно достаточно полно охарактеризовать лишь с учетом форм и степени организации последних.

8. Выявлены принципы организации (и самоорганизации!) открытых неравновесных систем (Пригожин, Стенгерс, 2003; Мамкаев, 2004б), к которым относятся не только биологические системы, но и некоторые неживые. Тем самым показаны общие черты в организованности и эволюции живых и неживых систем. Открытые (динамические) неравновесные системы возникают и существуют при поступлении энергии, которая достигает определенного порога. При этом элементы начинают вести себя согласованно (когерентно), возникает «порядок из хаоса». С установлением новых классов неустойчивых динамических систем стала возможна сравнительная характеристика жизни и биологических систем среди множества открытых неравновесных систем. Жизнь есть процесс существования открытых неравновесных систем, которые характеризуются изначальной гетерогенностью молекулярного состава с обязательным наличием полимеров — нуклеиновых кислот и белков. В. Н. Беклемишев рассматривал жизнь как морфопроцесс. Соответственно: жизнь — морфопроцесс, характеризующийся синтезом ДНК, РНК и белков, идущим по матричному принципу (репликация, транскрипция, трансляция); на основе этих механизмов происходят рост и умножение систем (их онтогенезы и филогенезы); сохранение системной организованности и морфогенезы осуществляются с помощью коммуникационных связей, действующих по сигнальному принципу.

Выявленные способы организации биологических систем и закономерности их эволюции дают основание для морфологической трактовки принципа отбора: отбор (как естественный, так и искусственный) — это взаимодействие между социальными системами (популяциями, экосистемами, биогеоценозами) и составляющими их организмами. Популяции и биогеоценозы, в соответствии со своей организацией, предъявляют организмам определенные требования. Но, в свою очередь, организмы, в соответствии со своими морфофункциональными характеристиками, также воздействуют на экосистемы. Экосистема не только элиминирует организмы, но и в соответствии со своей организацией предоставляет им определенные «должности», открывает перед ними определенные эволюционные возможности. Селекция не только «отбор», но и «подбор». Виды имеют «профессии» (потенциально возможные — «фундаментальные» экологические ниши популяций), экосистемы предоставляют им «лицензии» (Старобогатов, Левченко, 1993). Согласно «лицензии» популяция занимает в экосистеме определенную должность (это «реализованная» экологическая ниша популяции).

Сходные регуляторные механизмы имеются и в подсистемах организмов. Они также базируются на «социальной» (колониальной) природе многоклеточных организмов. К таким механизмам относится «физиологический отбор» В. А. Догеля (1954), клеточные формообразовательные механизмы, работающие по селективному принципу (в морфогенезах нервной системы, колониальных гидроидов и т. п.; подр. см.: Мамкаев, 2004б).

В результате многолетних целенаправленных исследований Дарвин представил стройную, хорошо обоснованную научную теорию. Вместе с тем перед ним стояла и другая, не менее трудная задача: сделать новаторскую эволюционную концепцию доступной для понимания современников, при помощи понятных читателю ассоциаций и метафор придать предлагаемому теоретическому построению образность

и наглядность (Юдин, 2009, с. 402–405). Дарвин сам указывает, что применяет выражение «борьба за существование», заимствованное у Мальтуса, в широком и метафорическом виде (Дарвин, 1991, с. 67). В наше время образность, наглядность теории должна достигаться с помощью других ассоциаций и метафор, поскольку сейчас преобладает системный образ мышления.

Вместе с тем положение о конкуренции имеет принципиальное значение для дарвиновской теории. Конкуренция рассматривается как неперемнная составная часть в механизме естественного отбора. В частности, требует обсуждения положение И. И. Шмальгаузена (1972) о ведущем значении в эволюции внутривидовой конкуренции, что справедливо далеко не всегда, поскольку достаточно выражены и внутривидовые регуляторные механизмы. Проникновение в новые адаптивные зоны — это не бегство, избавляющее от конкуренции. Скорее здесь действует принцип «природа не терпит пустоты»: как только появляется новая среда, доступная для обитания, она заселяется; как только появляются новообразования, которые годятся как «изобретения», они берутся на вооружение, используются для проникновения в ранее недоступную среду обитания. Можно привести яркие примеры естественного отбора («подбора»!) без конкуренции: при заселении новых сред обитания (акватории, территории, интерстициаль, новые организмы-хозяева, воздушная среда), в условиях обилия пищевых ресурсов (например, при наличии обильных бактериальных матов в архее). Велика также роль возникающих межвидовых связей, на основе которых нередко развиваются тесные симбиогенетические отношения, имеющие первостепенное эволюционное значение.

Принципиально важна для эволюционной теории проблема движущих сил, вызывающих повышение организованности биологических систем. Какова роль межсистемных взаимодействий — между биогеоценозами и составляющими их организмами? Какова роль естественного отбора? Есть ли некие внутренние законы системной организованности, стимулирующие возникновение «порядка из хаоса» и дальнейший системогенез? Что касается механизмов отбора (и подбора), то для установления ароморфного характера эволюции, безусловно, важна активная роль организмов в экосистемах. Вместе с тем, как отмечал И. И. Шмальгаузен (1972), для морфологического прогресса (ароморфной эволюции) большое значение имеют появляющиеся у организмов конструктивные возможности для повышении уровня их активности при овладении жизненными средствами (значение активности он неоднократно подчеркивает). В связи с этим стоит вспомнить Ламарка — приобретенные особенности поведения (активное использование имеющихся ресурсов) не передаются по наследству, но темпераменты — наследуются. Отсюда — «природная сообразительность» (вспомним хотя бы опыты Ж. А. Фабра с навозниками, в которых нашелся «настырный» жук, продолжавший попытки снять навозный катыш с иглы до тех пор, пока, подталкивая вверх, не вытолкнул его с острия). В сущности, на такие механизмы эволюции обращал внимание Ж. Б. Ламарк (см.: Серавин, 1994). Если у животных ведущим фактором ароморфной эволюции является поведенческая и локомоторная активность, то у неподвижных растений и грибов аналогичная активность, прежде всего, в интенсивности процессов роста и химического воздействия на среду, в крупномасштабной средообразующей деятельности, материальные результаты которой служат последующим членам биогеоценозов («передаются по наследству»).

Предлагаемая расширенная формулировка принципа естественного отбора рассматривает конкуренцию как *вариант* в механизме естественного отбора.

Как показал А. Л. Тахтаджян (1998), принцип отбора можно представить в обобщенном виде — как универсальный регуляторный механизм (метод «проб и ошибок»), действующий в любых системах. «Сформулированный в научной форме впервые в биологии, он стал постепенно применяться и в других науках — астрономии, физике, химии, психологии, социологии, языкознании и т. д., хотя благодаря господству специализации выступает часто под разными названиями и с неодинаковой ясностью. Становится все более очевидным, что механизм отбора носит универсальный характер, то есть применим ко всем классам явлений и ко всем структурным уровням. В наиболее общей формулировке принцип отбора можно назвать *принципом дифференциального сохранения устойчивых форм*. Основная идея принципа отбора заключается в дифференциальном сохранении и соответственно дифференциальном уничтожении всех изменений, конечно, при условии, что отбору есть что дифференцировать, есть что отбирать» (Тахтаджян, 1998, с. 60).

А. Л. Тахтаджян подробно рассматривает разные формы механизма отбора, сопоставляя их проявление в самых разных системах, включая сферы человеческого общества, что помогает осознать место дарвиновского принципа отбора в многообразии регуляторных механизмов. В частности, он обращает внимание на то, что и Дарвин проводит определенную аналогию между эволюцией организмов и эволюцией языков (в XIV главе «Происхождения видов»). Эта разработка А. Л. Тахтаджяна заслуживает самого пристального внимания, так что отсылаю к его книге. Здесь же отмечу лишь аспекты, наиболее важные для рассматриваемой проблемы. Ученый обращает внимание на два типа репликаторов — это гены и мемы (mem — сокращение от греческого слова mīmēta, что значит «подражание, имитация»). Мемы передаются через коммуникацию, через «социальную наследственность», которая представлена не только в человеческом обществе, но и в биологических системах. Она, например, участвует в передаче звуковой коммуникации птиц и млекопитающих, в наследственной передаче приемов охоты, строительной деятельности и т. п. Роль передачи опыта, социальной наследственности в эволюции поведения, самой социальности уже не вызывает сомнения и, в сущности, отвечает основной идее Ламарка о наследовании приобретенных адаптивно значимых свойств организмов и популяций.

А. Л. Тахтаджян также обращает внимание на сформулированный А. А. Богдановым принцип цепного отбора: различные части сложной системы подвергаются действию отбора не сразу, а в определенной последовательности. Эта схема рассмотрена А. Н. Северцовым (1949) и В. А. Догелем (1954), которые различали эктосоматические и эндосоматические системы органов. В стабилизирующем отборе различаются два модуса — нормализующий и канализующий. Из движущего отбора выделяется диверсифицирующий (разнообразящий). Рассматриваются: матричный отбор при постоянной матрице, матричный отбор с переменной или комбинацией матриц, отбор на основе шумов в матрице, дрейф репликаторов и отбор. В результате складывается стройная картина регуляторных механизмов, в которой находится место и для дарвиновского отбора.

Широкая трактовка принципа отбора восходит к тектологии А. А. Богданова, которого цитирует А. Л. Тахтаджян (1998, с. 60): «ни один вопрос структурного развития, от общемирового до атомного, не может быть сколько-нибудь точно разрешен помимо этого универсального, проходящего по всем ступеням бытия применения

идеи подбора». Что касается «идеи подбора», то использованный А. А. Богдановым перевод слова *selection* ранее был широко распространен в отечественной литературе, начиная с первой публикации книги Дарвина на русском языке в переводе С. А. Рачинского (1864). Так, мы находим его в широко известных в свое время сводках и руководствах И. И. Мечникова, В. М. Шимкевича, Н. А. Холодковского, В. А. Фаусека, в переводе И. М. Сеченова («Происхождение человека и половой подбор»). О выборе слов для русского перевода дарвиновских терминов писал К. А. Тимирязев (см. 1949, с. 65). Он предпочел слово «отбор» (нравится ему и слово «выбор»), подчеркивая тем самым значение процедуры *отделения* (отделение объекта от совокупности ему подобных). Тимирязев отмечал, что слово «подбор» вошло в общее употребление, однако его настораживало то, что «выражения *подбор, подбирать* предполагают какую-то предвзятую цель, которую стремятся осуществлять». Но цель преследуется в процедуре искусственного отбора, в предпочтениях полового подбора, подразумевается она и при взаимодействии организмов друг с другом, в отношении их со средой обитания (цель как реактивность системы, направленная на ее сохранение). Выражения *отбор, отбирать* подразумевают выбраковку, ассоциируются с бытующими представлениями о конкуренции, борьбе за существование и тем самым односторонне отражают сложную картину экосистемных взаимодействий. Тогда как для теории эволюции важнее подчеркнуть процессы системогенеза, обратить внимание на механизмы *подбора* (начиная с подбора нуклеиновых оснований при копировании с матрицы ДНК).

В селективном значении многообразных экологических отношений помогает разобраться классификация биоценологических, «симфизиологических» связей, которую разработал В. Н. Беклемишев (1970, с. 90–138). Он подразделяет связи на топические, трофические, фабрические (связанные со строительной деятельностью) и форические (связанные с транспортировкой). При этом он различает простые симфизиологические связи и системы связей (соответственно, для каждого типа отношений подробно рассматривает как прямые, так и косвенные селективно значимые связи). В эту классификацию стоит включить также сигнальные (информационные) связи. Топическая и фабрическая деятельность многих животных и растений имеет большое средообразующее значение. Особо хочется обратить внимание на средообразующее значение приобретенных навыков строительства и самих сооружений, передаваемых по наследству. В этом тоже видится наследование по типу мемов («эпигенетическое наследование»), что созвучно с идеей Ламарка о наследственной передаче адаптивно значимых приобретений.

В статье 1957 г. В. Н. Беклемишев (см.: Беклемишев, 1970, с. 90–138) представил развернутую программу самостоятельного раздела биоценологии, который он обозначил как физиологию живого покрова, или симфизиологию. «Предмет симфизиологии представляют все процессы взаимодействия между отдельными организмами или биоценозами и между ними и средой, ведущие к поддержанию существования живого покрова Земли или к обратимым его изменениям». Собственно симфизиологические процессы подразделяются на три основные группы: круговорот форм, круговорот веществ и круговорот энергии. «Круговорот форм образует все процессы, обуславливающие состав биоценозов и его циклические изменения. Сюда относятся: а) процессы взаимодействия между особями одного вида, влияющие на численность и биологический состав видовых популяций, входящих в биоценоз (внутривидовые взаимодействия); б) процессы взаимодействия между особями различных видов,

влияющие на видовой состав и структуру биоценоза, а также на биологический состав и численность входящих в него видовых популяций (межвидовые связи); в) процессы обмена живыми особями (на вегетативной или пропаторной стадии их жизненных циклов) между биоценозами, обуславливающие степень тектологической замкнутости отдельных биоценозов и, обратно, их внешние связи». Таким образом, представлена общая схема взаимодействий. В этом проявляется морфологический (системный!) подход к рассмотрению экологических отношений, что резко контрастирует с органоцентрической идеологией, выраженной в метафорах «конкуренция», «борьба за существование». Очевидно, что методология, развиваемая В. Н. Беклемишевым, весьма перспективна для разработки эволюционной теории.

Теория естественного отбора уже давно перестала быть тихогенетической. Современная теория селектогенеза учитывает системную организованность живых существ и сообществ. По существу, это теория системогенеза. Она учитывает регуляторные механизмы, включающие обратные связи, стабилизирующие системы (отрицательные обратные связи) или усиливающие те или иные отношения, обуславливающие новые связи — ведущие к преобразованию систем (так действуют положительные обратные связи). Эти связи образуют сложные регуляторные сети, работающие и в онтогенезах, при реализации наследственной информации, и в процессах взаимодействия систем организменного и социального строя. На этом (т. е. на системном характере теории селектогенеза) не акцентируется внимание, а, на мой взгляд, именно морфологический (системный) подход к рассмотрению эволюционных процессов превращает теорию естественного отбора (дарвинизм) в непротиворечивую теорию эволюции, учитывающую закономерный (хотя и вероятностный) характер эволюционных процессов.

Морфологическая концепция естественного отбора не противоречит теории селектогенеза — не заменяет, а дополняет ее.

Работа поддержана РФФИ (грант № 09-04-01309-а).

Литература

- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. : Наука, 1970. 502 с.
- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л. : Наука, 1977. 387 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Л. : Наука, 1991. 539 с.
- Догель В. А. Интересные конвергенции в строении головного органа *Trichonymphidae*, стрекательных капсул *Polykrikos* и спермиев десятиногих раков // Труды Петроградского общества естествоиспытателей. 1920. Т. 51. Вып. 1. Протоколы заседаний. С. 15–25, 37–45.
- Догель В. А. Некоторые перспективы развития советской сравнительно анатомии в связи с ее достижениями за последнее время // Природа. 1937. № 11. С. 40–53.
- Догель В. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 1. Л. : Учпедгиз, 1938. 400 с.
- Догель В. А. К вопросу о случайности и необходимости в зоологическом освещении // Зоологический журнал. 1952. Т. 31. Вып. 1. С. 47–55.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л. : Изд-во ЛГУ, 1954. 368 с.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений : иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М. : МГУ, 2005. 254 с.

- Инге-Вечтомов С. Г. Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы / гл. ред. А. Ф. Алимов. М. ; СПб. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 74–88.
- Инге-Вечтомов С. Г. Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. междунар. науч. конф. СПб. : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009. С. 51–53.
- Иорданский Н. Н. Эволюция жизни. М. : Изд. центр «Академия», 2001. 425 с.
- Коваленко Е. Е. Альтернатива концепции Ч. Дарвина // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке : сб. науч. тр. / под ред. Г. С. Левита [и др.]. СПб. : Fineday press, 2003. С. 192–217.
- Мамкаев Ю. В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология // под ред. Э. И. Воробьевой, А. А. Вронского. Киев : Наукова думка, 1991. С. 33–55.
- Мамкаев Ю. В. Эволюционное значение морфогенетических механизмов // Биология моря. 2004а. Т. 30. № 6. С. 415–422.
- Мамкаев Ю. В. Дарвинизм и номогенез // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы / гл. ред. А. Ф. Алимов. М. ; СПб. : Т-во науч. изд. КМК, 2004б. С. 114–143.
- Мамкаев Ю. В. К морфологической характеристике цестод // Проблемы цестодологии : сб. науч. тр. / под ред. А. К. Галкина, В. Д. Гуляева, Е. В. Дубининой. 2005. Вып. 3. СПб. : ЗИН РАН, 2005. С. 187–205.
- Мамкаев Ю. В. Морфологическое осмысливание естественного отбора // Современные проблемы биологической эволюции : мат-лы конф. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сент. 2007 г. М. : Изд-во ГДМ, 2007. С. 21–22.
- Мамкаев Ю. В. Роль морфогенетических механизмов в формировании конструкций организмов // Вестник Тверского государственного университета. 2008а. № 25 (85). Сер. биол. и экол. Вып. 9. С. 139–147.
- Мамкаев Ю. В. Плоские черви: морфологические особенности и положение в системе билатерий // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Сер. 1. 2008б. № 97. С. 123–130.
- Мамкаев Ю. В. Филогенетическое значение морфогенезов (рекапитуляции и формообразование) // Известия РАН. Сер. биол. 2009а. № 2. С. 1–9.
- Мамкаев Ю. В. Морфологическая концепция естественного отбора // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. междунар. науч. конф. СПб. : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009б. С. 170–173.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. М. : Едиториал УРСС, 2003. 431 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Собрание сочинений. Т. 5. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. 371 с.
- Северцов А. С. Теория эволюции. М. : Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2005. 380 с.
- Серавин Л. Н. Похвальное слово Жану Батисту Ламарку // Вестник Санкт-Петербургского университета. 1994. Сер. 3. Вып. 4 (№ 24). С. 3–16.
- Старобогатов Я. И., Левченко В. Ф. Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. Вып. 4. С. 389–407.
- Тахтаджян А. Л. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб. : СПХФА, 1998. 118 с.
- Тимирязев К. А. Краткий очерк теории Дарвина. М. : Сельхозгиз, 1949. 158 с.
- Черепанов Г. О. Панцирь черепах: онтогенез и эволюция. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2005. 183 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции — снижение энтропии // Закономерности прогрессивной эволюции / под ред. К. М. Завадского. Л. : ЛО ИИЕТ, 1972. С. 5–24.

Юдин Б. Г. «Происхождение видов» как объясняющая теория // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. междунар. науч. конф. СПб. : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009. С. 402–405.

Мамкаев Ю. V. Nomogenesis. Trends end stages in the morphological evolution of systems // Rivista di Biologia (Biology Forum — English Edition). 1989. Vol. 82. № 3/4. P. 363–364.

Мамкаев Ю. V. Evolution of morphogeneses and the influence of formative mechanisms on constructive characteristics of organs and organisms // Proceedings of the Zoological Institute RAS. (Zoological sessions. Annual reports 2003). 2004. P. 141–150.

Morphological Foundations of Evolutionary Theory

Yu. V. Mamkaev

Zoological Institute RAS
Saint-Petersburg, Russia: morphol@zin.ru

An understanding of interrelationship between random and regular processes in the evolutionary history of biological systems is a necessary prerequisite for further development of evolutionary theory. The theory of natural selection assigns a leading (“creative”) role in evolution to the ecological factors. These factors determine the adaptive value of hereditary changes by affecting the survival of the populations, and, therefore, define their subsequent evolutionary fate. The heredity itself, on the other hand, is non-directional, unpredictable and produces a chaotic diversity of variations, only a few of which are potentially useful. If evolution is based upon random processes (i. e. browsing through a great number of variants), the probability of acquiring traits useful for life-sustenance and adaptively valuable in various ecological situations is very low. The morphology, however, reveals certain evolutionary patterns and regularities, i. e. nomogenetic factors of evolution. They operate within the systems of various structural levels and various formations (both organismal and social, i. e. ecological) and prompt us to rethink the general concept of natural selection. The morphology examines organization types and levels of biological systems both in static and dynamic terms. The morphological approach highlights the role of constructional characteristics of organismal and social systems in evolution and evolutionary significance of “construction technologies.” The forms of organization of biological systems and patterns of their evolution revealed through this approach give support for morphological interpretation of selection: the selection (both natural and artificial) is an interaction between social systems (populations, ecosystems, and biogeocoenoses), and the organisms that form these systems. Populations and biogeocoenoses, in accordance with their organization, impose certain requirements on organisms. The organisms, in accordance with their morpho-functional characteristics and as a result of the form-building “inventions,” also make their impact on the ecosystems. Morphogeneses enable the organisms to acquire certain “professions.” Ecosystems, in accordance with their organization, provide these organisms with certain “occupations” and open for them new evolutionary possibilities: selection is not merely a “selection,” but also is a “fitting” process.

This work is supported by RFBR Grant 09-04-01309-a.

Keywords: genes, darwinism, natural selection, constructional types, memes, morphological spectrum method, morphological patterns of evolution, selectogenesis, evolutionary theory, types of selection, ecosystems.

МНОГОКЛЕТОЧНОЕ ЖИВОТНОЕ КИМБЕРЕЛЛА: ПРИМЕР ИНТЕРПРЕТАЦИИ ВЕНДСКИХ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ

А. Ю. Иванцов

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Москва, Россия: ivancov@paleo.ru

Описывается и интерпретируется шесть групп ископаемых остатков *Kimberella quadrata*, представляющих отпечатки тел в различных формах сохранности (в т. ч. группа экземпляров, удлинённых более чем в два раза по сравнению с обычными), а также следы питания и слизистые выделения. На ископаемом материале показывается, что кимберелла обладала твердыми склеритами, возможно, арагонитового состава, и что ее голова была вооружена несколькими изолированными зубами. Предполагается, что она имела «мантию» со склеритами, широкую ногу, приспособленную для ползания, мощную кольцевую (?) и продольную мускулатуру. Делается заключение о том, что кимберелла представляет собой раннюю «предмоллюсковую» стадию эволюции трохофорных животных.

Ключевые слова: *Kimberella*, проблематические многоклеточные, венд.

Из всех свидетельств развития органического мира палеонтологические представляются наиболее важными, поскольку только они доставляют конкретные образцы давно вымерших организмов и прервавшихся эволюционных направлений. Однако чем дальше по времени отстоят от нас обнаруженные ископаемые остатки, тем сложнее их идентифицировать. Малая информативность одних ископаемых или, наоборот, изобилие малопонятных признаков у других часто приводят к тому, что результатом исследования становится не строгая, базирующаяся на ясно обозначенных принципах реконструкция, а более или менее обоснованная интерпретация. При этом если остатки фрагментированы или встречаются в разных формах сохранности, возможно, что каждая их группа будет восстановлена по-разному, и вместо одного организма мы получим серию различных и весьма странных существ. Однако интерпретации по ограниченному набору данных — это необходимая стадия в исследовании всех загадочных ископаемых. По мере накопления нового ископаемого материала и дополнительной информации представления об организации исследуемого существа неизбежно модифицируются, а их обоснование становится все более строгим. Известен случай динокарид, изолированные фрагменты тел которых первоначально были описаны: щупальце как рак, туловище — голотурия, а ротовой аппарат — медуза (Collins, 1996). Особые трудности возникают при изучении позднедокембрийских (вендских) Metazoa, поскольку имеется принципиальное различие в типе сохранности ископаемых этого периода и всех последующих. В биотах фанерозоя существенную роль играли и играют животные-деструкторы. Благодаря их деятельности в ископаемое состояние за редким исключением переходят лишь твердые и трудно разрушаемые фрагменты тел отмерших организмов. В докембрийских сообществах животных-деструкторов либо не существовало совсем, либо их деятельность была незаметна; а твердые и химически стойкие элементы в составе тел у существ того времени были развиты слабо. Поэтому в ископаемое состояние тогда переходили и сохранялись в виде отпечатков преимущественно мягкие ткани тел. Местонахождений — лагерьштеттов, подобных тем, в которых фиксировались

остатки кембрийских мягкотелых, в докембрии также не обнаружено. В венде, по-видимому, существовал особый способ фиксации ископаемых — на погребенных микробиальных матах (Gehling, 1999). Это тафономическое различие создает почти непреодолимые трудности для проведения реконструкции вендских животных. Несмотря на 70-летнюю историю изучения, мы пока не поняли толком механизма образования их отпечатков; и даже такой принципиальный вопрос, какая сторона захороненного тела формировала отпечаток, может быть предметом дискуссии.

Пример длинной цепочки противоречивых интерпретаций ископаемых остатков одного вендского животного дает история изучения кимбереллы *Kimberella quadrata* (Glaessner, Wade, 1966). Первые плохо сохранившиеся отпечатки сжатых тел кимберелл были обнаружены в Южной Австралии и первоначально рассматривались как остатки сифонофор или лежавших на боку кубомедуз (Glaessner, Deily, 1959; Wade, 1972; Jenkins, 1992). В найденных там же загадочных следах, как оказалось впоследствии, принадлежавших кимберелле, видели следы передвижения членистоногих (Jenkins, 1992) или спикулы губок (Fedonkin, Vickers-Rich, 2007). Только после масштабных раскопок в венде юго-восточного Беломорья (Архангельская область, местонахождения Зимние горы, Солза и др.) удалось связать вместе все разновидности ее сохранности. Уже изучение первых материалов, происходящих из Зимнегорского местонахождения, показало, что это был бентосный, вероятно, подвижный, сложно построенный организм, близкий по уровню организации к трехслойным животным, возможно, к раковинным моллюскам (Fedonkin, Waggoner, 1997). Дальнейшие сборы и исследования, казалось бы, только подтверждали и детализировали эту гипотезу. Были найдены следы передвижения, обнаружены признаки плотной, возможно, минерализованной раковины, доказана принадлежность кимберелле своеобразных следов питания (Иванцов, Федонкин, 2001; Ivantsov, Fedonkin 2001; Seilacher et al., 2003), анализ которых привел к предположению о наличии у животного хоботка с двумя зубами (Fedonkin, 2003; Fedonkin et al., 2007). И все же ввести в круг изучения все варианты сохранности кимбереллы тогда не удалось. В частности, неучтенными оказались сильно вытянутые экземпляры. Но именно их присутствие делало ненужным в реконструкции хоботок и маловероятной — жесткую раковину (Иванцов, 2009б).

Ископаемые остатки кимберелл в венде Архангельской области представлены отпечатками на плоскостях напластования слоев горных пород. Чаще всего они встречаются на контакте песчаника (сверху) и аргиллита (снизу). Отпечатки внешние (образованные от внешней стороны ископаемого) и в то же время односторонние, поскольку сохраняет их только песчаник, а не аргиллит. Механизм формирования таких отпечатков пока еще не выяснен во всех деталях; но для реконструкции решающее значение имеет вопрос, какая сторона тела захороненного организма сформировала отпечаток: нижняя, верхняя или обе одновременно? Проще предположить, что отпечаток, находящийся на подошве слоя осадка, перекрывавшего тело сверху, дала именно верхняя сторона. Тогда на нем должна быть отображена топография верхней стороны тела животного в вывернутом («негативном») рельефе. Такой отпечаток — это не точный, во всех возможных подробностях слепок исключительно верхней стороны. На нем могут также проявиться отдельные элементы внутренней анатомии животного, некоторые детали строения нижней стороны его тела и даже рельеф дна, находившегося под ним. Но только если они сильно отличаются по плотности от своего окружения, и не напрямую, а как отражение на верхней поверхности

ископаемого. Да и на верхней стороне преимущественно сохраняются лишь самые плотные, резистентные образования, а тонкие покровы и мягкие выросты могут исчезать без следа. Части тела, сильно выступающие и далеко уходящие в глубину перекрывающего осадка, могут не сохраняться. Это говорит о том, что фоссилизация происходила преимущественно вблизи границы раздела песчаник — аргиллит.

Расширенный обзор и детальный анализ разнообразного ископаемого материала, представленного в беломорской коллекции остатков кимбереллы, проведены в коллективной статье (Fedonkin et al., 2007). Поэтому здесь будут рассмотрены лишь ключевые моменты исследования. Поскольку рельеф ископаемого на отпечатке противоположен, «вывернут» сравнительно с рельефом исходного тела, для облегчения восприятия деталей строения окаменелостей, в работе будут обсуждаться вместо естественных отпечатков латексные слепки с них (за исключением одного образца — табл. 2, фиг. 9).

Остатки тел кимберелл разнообразны и сильно различаются между собой по форме и деталям морфологии. Общим для них является концентрическое зональное строение, с увеличением высоты от зоны к зоне. На всех отпечатках четко выделяются три зоны: внешняя, средняя и внутренняя (рис. 2, *а*; табл. 1, фиг. 2). Поверхность ископаемого в пределах внешней зоны ровная или с покатостью к наружному краю и гладкая, лишь иногда несущая поперечные складки. Средняя, более высокая, зона почти всегда покрыта складками, наиболее грубыми вблизи внешнего ее края, имеющего фестончатый характер. В некоторых случаях на ее поверхности видны мелкие бугорки, а складки ослаблены или отсутствуют. Внутренняя, выпуклая зона может быть гладкой, но чаще всего она несет грубые поперечные складки и изредка — бугорки. Один из концов ископаемого всегда одинаковым образом закруглен; на другом обычно обособляется выступ, отделенный от основного тела более или менее глубокими вырезками бокового края (табл. 1, фиг. 13).

Выделяются четыре основные группы «телесных» остатков кимбереллы: 1) эллиптические, с более или менее выпрямленными боками и внутренней зоной, несущей грубые поперечные складки, изредка гладкой (рис. 2, *а–в*; табл. 1, фиг. 1–9); 2) узкие и длинные, более чем в два раза превышающие по длине обычные экземпляры, с гладкой внутренней зоной (рис. 2, *г*; табл. 2, фиг. 1–4); 3 и 4) широкие, каплевидных очертаний, иногда почти круглые; с многочисленными мелкими бугорками на поверхности внутренней и средней зон. Различие между последними группами состоит в том, что у ископаемых четвертой группы (табл. 1, фиг. 10) нет внешней зоны и выступ не обособляется. Принадлежность этих ископаемых кимберелле доказывают члены третьей группы, имеющие как бугорки, так и внешнюю зону и ясно выраженный выступ (рис. 2, *д*; табл. 1, фиг. 11–13).

Совместно с остатками тел кимберелл встречаются ископаемые иного рода, иногда их продолжающие: 5) веерообразные комплексы тонких длинных борозд и 6) плоские, слабо выступающие над окружением ленты (описание рельефа дается по латексному слепку; на породе первые выглядят как узкие гребни, а вторые — как удлинённые впадины (табл. 2, фиг. 9)). Веера борозд всегда встречаются большими скоплениями, иногда покрывая всю доступную наблюдению поверхность слоя (табл. 2, фиг. 5–7, 9). Строго говоря, веер сложен не отдельными бороздами, а несколькими пучками их, близкими по ширине к телу кимбереллы. Борозды в пучке либо почти параллельны между собой, либо явственно сближаются к одному из его



Kimberella quadrata (Glaessner, Wade, 1966) из отложений позднего венда Архангельской области; латексные слепки с естественных отпечатков (фиг. 1–6 и 10–13 — Зимнегорское местонахождение, фиг. 7–9 — Солзинское местонахождение)

Фиг. 1–9 — ископаемые первой группы, в «мантии» которых были растворены гипотетические минеральные (арагонитовые?) склериты: 1 — экз. ПИН, № 3993/5136 (×1), 2 — экз.

ПИН, № 3993/4006 (×3), 3 — экз. ПИН, № 3993/5600 (×3); 4–6 — на этих образцах отчетливо видна морфология внутренней зоны, поперечные и продольные складки которой интерпретируются как остатки пучков соответственно кольцевой (?) и продольной мускулатуры; стреловидная структура в головной области, сохранившаяся на многих экземплярах из этого скопления, возможно, отражает строение околоротовой мускулатуры, ее поперечная часть находится на месте предполагаемого зубного аппарата; изгиб складок вблизи основания отсутствующей головы на фиг. 4, 5 образовался из-за ее поворота вверх: 4 — экз. ПИН, № 3993/5563 (×3), 5 — экз. ПИН, № 3993/5598 (×3), 6 — экз. ПИН, № 3993/5665; 7–9 — четкие гребни, пересекающие поперек среднюю зону экземпляра с фиг. 9, располагались на нижней стороне «мантии» и были сложены из уплотненного органического вещества; мелкие бугорки в левой верхней части образца — возможные остатки склеритов: 7 — экз. ПИН, № 4853/362 (×2,5), 8 — экз. ПИН, № 4853/314 (×4), 9 — экз. ПИН, № 4853/375 (×4).

Фиг. 10 — ископаемое четвертой группы, все периферические части тела которого были втянуты под «мантию»; экз. ПИН, № 3993/5599 (×4).

Фиг. 11–13 — ископаемые третьей группы, в «мантии» которых на момент литификации породы содержались склериты; ткани экземпляра с фиг. 12 разложились сильнее, из-за чего стали заметны фестончатое уплотнение края «мантии» и удлиненная форма заваленных набок склеритов: 11 — экз. ПИН, № 3993/5585 (×4), 12 — экз. ПИН, № 3993/5575 (×3), 13 — экз. ПИН, № 3993/5570 (×5).

концов. Веера часто наложены друг на друга и образуют вереницы, в которых все они ориентированы в одном общем направлении, а узкий конец каждого перекрыт и стерт широким концом соседнего. Принадлежность их кимберелле была доказана после обнаружения серии образцов, на которых тело кимбереллы лежит в точке схождения борозд. Предполагается, что борозды были оставлены животным на кровле подстилавшего тело слоя (Иванцов, Федонкин, 2001; Ivantsov, Fedonkin 2001).

Ископаемые шестой группы могут располагаться изолированно, но чаще всего образуют агрегаты с телесными остатками и пучками борозд. В наиболее характерном случае лента одним концом касается отпечатка первой или второй группы со стороны их выступа, как бы продолжает и «стекает» с него; а на другом конце она выполаживается и «растворяется» над узкой стороной пучка борозд (рис. 2, е; табл. 2, фиг. 5–8). Основные признаки этих ископаемых: негативный и низкий рельеф отпечатков, сглаженная поверхность, выполаживание к краям и, в особенности, к концам. На них не наблюдается зональность и отсутствуют фестоны.

Не вызывает сомнения, что пучки и веера борозд на подстиляющем отпечатки материале — это следы, а то, что они принадлежат именно кимберелле, доказывают агрегаты отпечатков. Во многих тафономических случаях (возможно, во всех) подстиляющим материалом служил субстрат обитания кимберелл — микробиальный мат. Ниже него находился глинистый и алевролитистый ил, как в венде Архангельской области, и иногда песок, как в эдиакарии Южной Австралии (Gehling, 1999). Вещество самого мата при захоронении в терригенных породах разлагалось бесследно, а в ископаемое состояние переходил только слепок с его верхней поверхности. Именно кровля микробиального мата несла следы питания кимберелл, а также и других вендских активно передвигавшихся животных — проартикулят (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2008). Причина, по которой кимберелла систематически оставляла радиальные борозды на микробиальном мате может быть только одна — сбор пищи (Fendonkin et al., 2007; Seilacher et al., 2003). Оставаясь на одном месте и подгребая к себе со всех сторон частицы верхнего слоя мата, животное

формировало сходящийся веер борозд. Благодаря ассоциации следов питания с отпечатками тела мы можем определить, что оральный конец его располагался со стороны выступа и что кимберелла передвигалось аборальным концом вперед (об этом свидетельствует также стирание в веренице вееров именно узких, обращенных ко рту концов). Выступ, на котором находился рот, далее называется головой.

На крупных образцах с Зимних гор и из Эдиакары борозды в веерах часто попарно сближены. Поэтому Геллинг и Р. Дженкинс предположили, что они оставлены клешневидными конечностями какого-то неизвестного трилобитоподобного членистоногого (Gehling, 1991; Jenkins, 1992). М. А. Федонкин считает, что это след действия одиночной сопряженной пары зубов, находившихся на конце длинного выдвигавшегося хоботка (Fedonkin, 2003; Fedonkin et al., 2007). Слабым местом этой гипотезы является отсутствие среди следов питания кимбереллы изолированных пар борозд, и пар, идущих вкрест общего радиального расположения их в веере. В длинных лентах, состоящих из сотен борозд, оставленных передвигавшимся животным, мы видим следующие друг за другом пучки борозд и состоящие из пучков веера, но никогда — лесенку из бороздок. Не случайно «трилобит» на рисунке Дженкинса царапает грунт сразу несколькими конечностями (рис. 1, б). Подвижное животное с длинным и гибким, изгибающимся во все стороны хоботком должно было оставлять более хаотические следы. Расстояние между парами борозд близко к расстоянию между бороздами в паре, поэтому выделить отдельную пару часто бывает невозможно. Кроме того, весь пучок в целом обычно был слегка погружен в осадок и поэтому выглядит на отпечатке как невысокий выступ. Все это может означать, что углубление в мат производилось не отдельными зубами, а более крупным образованием, оснащенным несколькими зубами, возможно попарно сближенными. Ширина одиночного пучка в проксимальной его части примерно равна ширине тела кимбереллы (табл. 2, фиг. 6) и, соответственно, значительно превышает ширину головы сжатых ископаемых первой группы (табл. 1, фиг. 6–9). Но она сопоставима с шириной головы расправленных ископаемых второй группы (табл. 2, фиг. 1–3). Очевидно, что размеры головы могли сильно увеличиваться. На ископаемых первой, третьей и четвертой групп она полностью сокращена, а на ископаемых второй группы — расправлена. Переход от широкой части туловища к суженной и к голове у длинных экземпляров плавный. На укороченных он отмечен резким перегибом края внутренней зоны — «плечиками». Этот перегиб, а также то, что внутренняя зона укороченных экземпляров слегка расширена в сторону головы (табл. 1, фиг. 7, 8), может свидетельствовать об очень плотном сжатии или даже некотором стягивании участка, связывавшего широкую часть тела и голову. У длинных экземпляров этот участок подвергнут наибольшему растяжению (табл. 2, фиг. 2). Он был подвижен, из-за чего голова сдвигалась с плоскости фоссилизации и на отпечатках обычно не сохранялась (табл. 1, фиг. 1, 2, 4, 5). Расширяющаяся голова вместе с удлиняющимся подвижным участком тела и были, вероятно, тем самым органом, оставлявшим пучки борозд на микробильном мате. Рот, скорее всего, находился на нижней (брюшной) стороне головы. Перед ротовым отверстием располагалось несколько зубов, не сохранившихся в ископаемом состоянии (см. ниже). Сокращая тело и сжимая голову, животное проводило зубами по субстрату, оставляя на нем пучок сходящихся борозд, а затем заглатывало собранный таким способом комок пищевых частиц.

По предположению Федонкина, кимберелла обладала плотной раковиной (рис. 1) (Fedonkin, Waggoner, 1997; Федонкин, 2001; Fedonkin, 2003; Fedonkin et al., 2007). Образование, очень похожее на бугристую с фестончатыми краями раковину, можно увидеть на ископаемых третьей и четвертой групп (рис. 2, д; табл. 1, фиг. 10–13). Однако многие признаки отпечатков свидетельствуют против единой раковины. Это и широкое разнообразие контуров, от эллиптических до круглых,

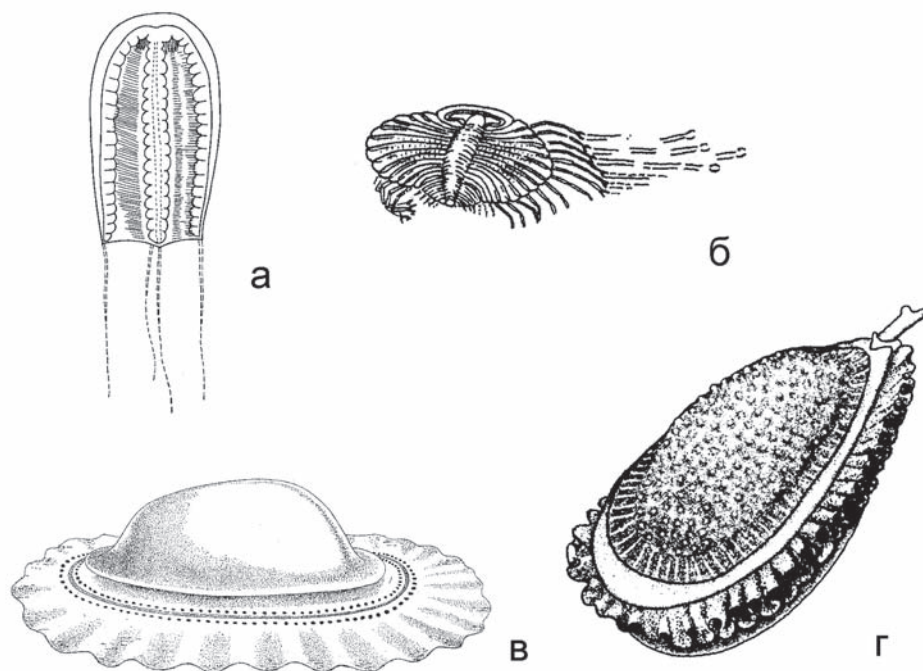


Рис. 1. Эволюция представлений о кимберелле (*Kimberella quadrata* (Glaessner et Wade, 1966)): а — четырехлучевая медуза (Wade, 1972); б — гипотетическое трилобитовидное членистоногое как продуцент следов питания кимбереллы (Jenkins, 1992); в — мягкотелое билатеральное животное, обладающее раковиной (Fedonkin, 2001); г — моллюск, имеющий раковину, складчатую дыхательную полосу, спрятанную под ней ногу и выдвигающийся хоботок (Fedonkin et al, 2007).

и перегнутые почти пополам, и сильно вытянутые экземпляры. Отсутствие следов нарастания также не характерно для раковины (Fedonkin et al., 2007). Боковой край тела животного, вместе с частью «раковины» мог сгибаться и складываться вдвое (табл. 1, фиг. 13); а ее свод у крупных экземпляров обычно втянут в толщу перекрывающего осадка и либо сжат до размеров щели, либо исчезает с поверхности напластования (Fedonkin, Waggoner, 1997; Fedonkin et al., 2007). Для отпечатков всех размеров типично подобное исчезновение головы (рис. 2, а; табл. 1, фиг. 1, 2, 4). Судя по изогнутым складкам ближней части тела (табл. 1, фиг. 4, 5), она была задрана вверх, в толщу перекрывающего песчаного осадка. Но на тех

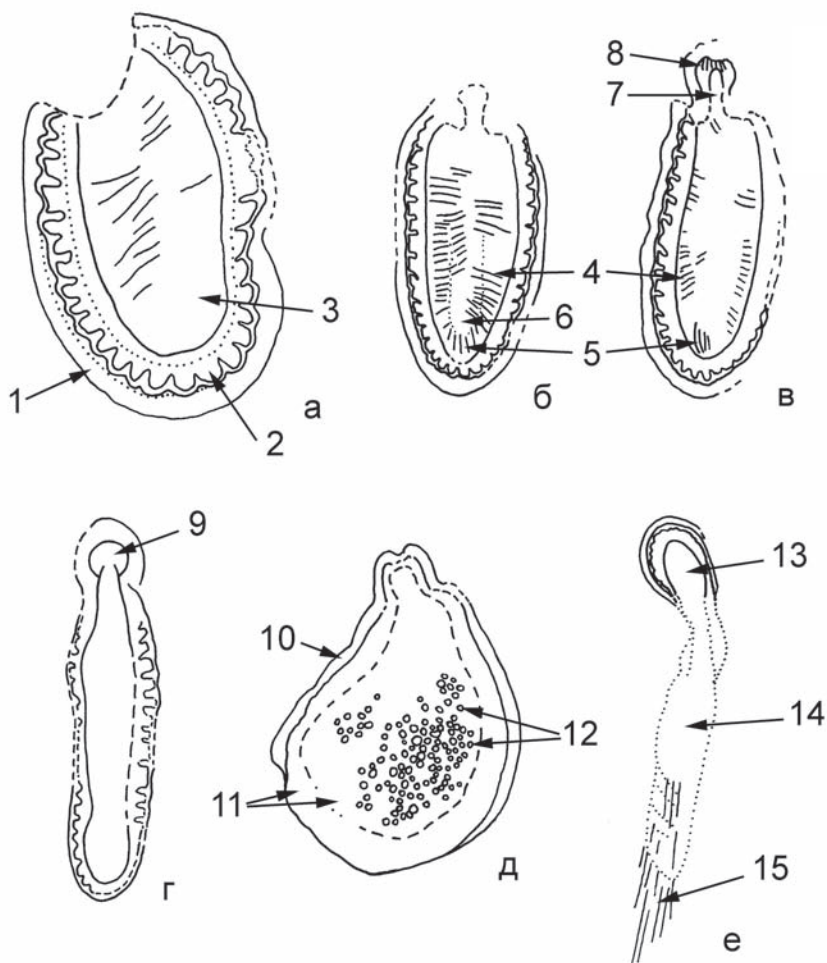
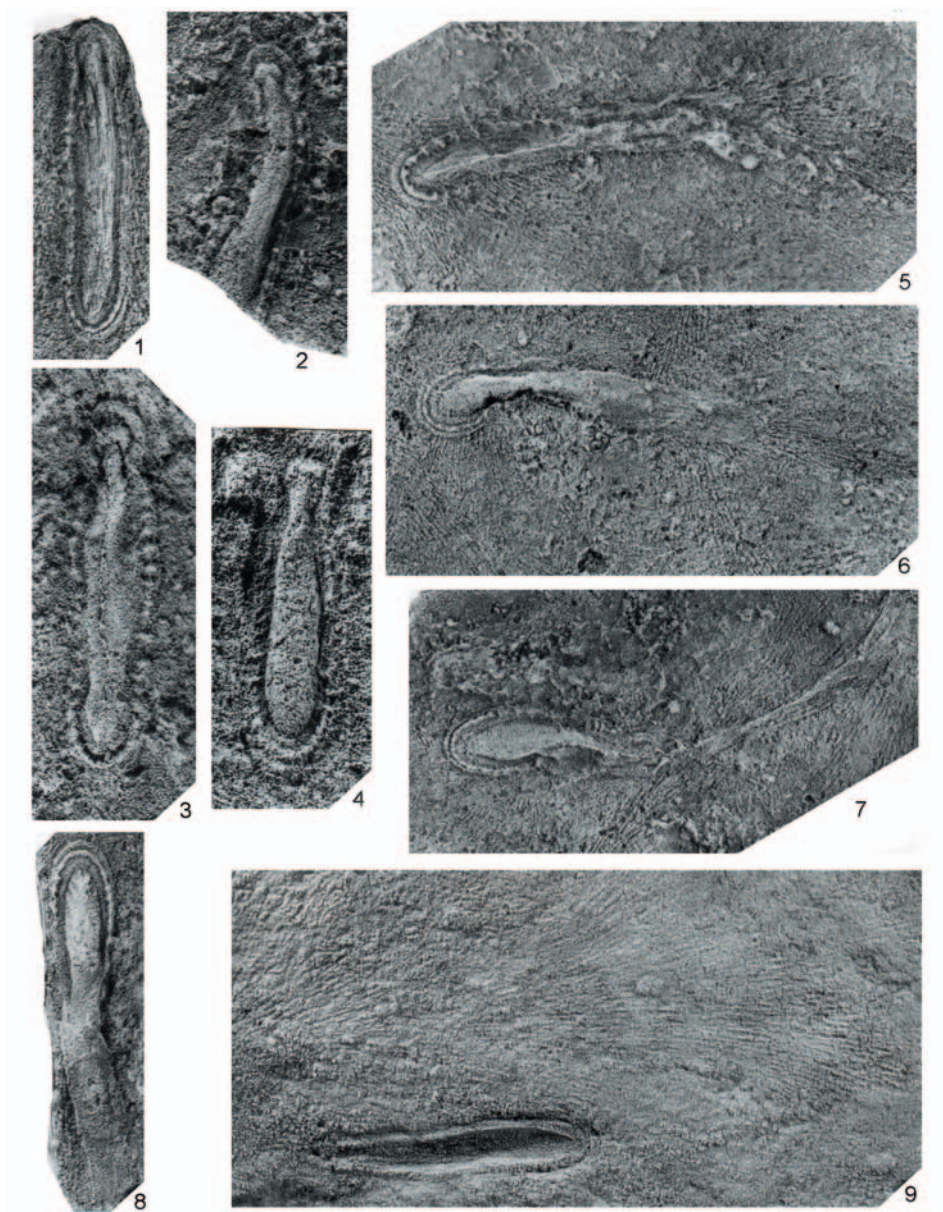


Рис. 2. Кимберелла, прорисовка по фотографиям: *а* — ископаемое первой группы с растворенными склеритами (по табл. I, фиг. 2); голова образца не сохранилась, потому что была поднята вверх, в толщу песчаного осадка, засыпавшего тело, пунктиром показаны границы предполагаемой продольной полости, лежавшей под фестончатой частью средней зоны; по таким экземплярам кимберелла была реконструирована как лежащая на боку кубомедуза (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Jenkins, 1992); *б, в* — ископаемые первой группы (по табл. 1, фиг. 5, 6 соответственно); растворение склеритов и связанное с ним утонение «мантии» делает ее практически невидимой в центральной части отпечатка, благодаря чему отчетливо проявляется строение верхней стороны мускульного мешка; *г* — ископаемое второй группы (по табл. 2, фиг. 3); *д* — ископаемое третьей группы (по табл. 1, фиг. 11); благодаря тому, что на момент литификации сохранившегося отпечаток песчаного осадка карбонатные склериты не были растворены и «мантия» оставалась плотной, не проявились фестоны на ее крае и остались невидимыми лежавшие ниже структуры; *е* — агрегат из ископаемых первой, пятой и шестой групп (по табл. 2, фиг. 6); подобные агрегаты не только демонстрируют взаимосвязь разных ископаемых, но и показывают, что кимберелла передвигалась аборальным концом вперед.

Обозначения: 1 — внешняя, 2 — средняя, 3 — внутренняя зоны, 4 — пучки поперечной (кольцевой?) мускулатуры, 5 — пучок продольной мускулатуры, переходящий в 6 — ленту, 7 — осевой тяж головы, 8 — порции мускулов зубного аппарата (?), 9 — околоротовая мускульная (?) складка, 10 — краевая часть ноги (внешняя зона), 11 — «мантия» (средняя и внутренняя зоны), 12 — вершины склеритов, располагавшихся перпендикулярно к поверхности отпечатка, 13 — тело без головного отдела, 14 — слизистый, вероятно, армированный минеральными частицами чехол, скрывающий голову, 15 — пучок борозд питания.

ископаемых остатках, где голова сохранилась хорошо, видно, что она несла такие же бугорки, что и тело, и что она не была отделена от него каким-либо швом (рис. 2, д; табл. 1, фиг. 11, 13). Очевидно, что легко сгибались сами покровы. Эти факты не оставляют сомнения в том, что в теле кимбереллы не было больших плотных образований. С другой стороны, экземпляры с бугорками явно проще, несут меньше разнообразных тонких деталей, чем экземпляры со складками; по-видимому, их покровы были плотнее. Чередующееся появление в центральной зоне ископаемых то бугорков, то грубых складок можно объяснить, если предположить, что ядрами бугорков были сгустки твердого, но плохо сохраняющегося после смерти животного вещества. Таким веществом мог быть арагонит, очевидно, не имевший шансов сохраниться в терригенном осадке, к тому же насыщенном сероводородом (Gehling, 2005). Эти сгустки (склериты) располагались в покровных тканях в пределах средней и внутренней зон ископаемого (рис. 3; табл. 1, фиг. 11–13). Возможно, их форма была удлиненной и веретеновидной; именно такими они иногда выглядят на участках с сильными посмертными перегибами покровов (табл. 1, фиг. 12). Если это верно, то при жизни кимбереллы эти удлиненные склериты были ориентированы длинной осью перпендикулярно верхней поверхности тела. В том случае, когда фиксация отпечатка происходила до растворения минеральных склеритов, на нем сохранялись элементы строения практически только внешних покровов. Растворение же склеритов давало возможность проявиться на отпечатке другим образованиям, лежавшим глубже в теле кимбереллы, в том числе фестонам, которые на экземплярах без бугорков выглядят гораздо более четкими. Изолированных покровов, или отдельно лежавших раковин, за которые были признаны ископаемые четвертой группы (Fedonkin et al., 2007), мы не находим. Так, по-видимому, сохраняются тела, находившиеся в максимально сжатом состоянии, с подогнутой головой и втянутыми краями внешней зоны (табл. 1, фиг. 10). Поэтому эти экземпляры всегда широкие и даже почти круглые. Таким образом, тело кимбереллы в пределах центральной и средней зон имело гибкие и эластичные покровы — «мантию», несущую рассеянные склериты из твердого, возможно, минерального вещества (арагонита?) (Иванцов, 2009а, б).

Различные детали строения внутренней зоны наблюдаются в том случае, если минеральные компоненты покровов были растворены. Наиболее подробно она может быть рассмотрена на ископаемых первой группы. Покрывающие ее грубые правильные складки интерпретируются как отображения на поверхности ископаемого пучков мускульных волокон (Fedonkin et al., 2007). Бороздки между складками соответствуют промежуткам между самыми мощными пучками (рис. 2, а–в; табл. 1, фиг. 4–6). То, что эти бороздки углубляются к краям зоны, может означать, что пучки



Kimberella quadrata (Glaessner, Wade, 1966) из отложений позднего венда Архангельской области (Солзинское местонахождение).

Фиг. 1–8 — латексные слепки с естественных отпечатков: 1–4 — ископаемые второй группы, зафиксированные в вытянутом состоянии; фиг. 2 показывает, что растягивалась преимущественно часть тела, примыкающая к голове: 1 — экз. ПИН, № 4853/360 ($\times 2$), 2 — экз. ПИН, № 4853/336 ($\times 2,5$), 3 — экз. ПИН, № 4853/337 ($\times 3$), 4 — экз. ПИН, № 4853/357 ($\times 5$); 5–8 — агрегаты из ископаемых первой группы (короткие отпечатки тел с растворенными

склеритами), пятой (пучки борозд питания на поверхности микробиального мата) и шестой (слизистые, уплотненные минеральными частицами ленты, отходившие от головного конца тела животного): 5 — экз. ПИН, № 4853/318 ($\times 2$), 6 — экз. ПИН, № 4853/334 ($\times 1,5$), 7 — экз. ПИН, № 4853/323 ($\times 1,5$), 8 — экз. ПИН, № 4853/348 ($\times 2$).

Фиг. 9 — отпечаток удлинённого экземпляра кимбереллы без ушедшего в породу головного конца и веер из наложенных друг на друга пучков борозд питания (на породе, в вывернутом рельефе, имеющих вид гребней), экз. ПИН, № 4853/313 ($\times 2$).

заворачивались на брюшную сторону и, возможно, были кольцевыми (рис. 3). Вблизи аборального конца четко обособляется продольный пучок, переходящий в широкую, занимающую треть ширины внутренней зоны, ленту. Эта лента лежит ниже видимых поперечных мускульных пучков, слегка искривляя их на отпечатке. Около головы она теряется, уходя ниже, в глубь тела (или распадаясь на отдельные тяжи?). Ее окончанием может быть тонкий тяж, идущий по оси головы (рис. 2, в; табл. 1, фиг. 6) и составляющий основу стреловидного образования на образцах из Солзинского местонахождения (табл. 1, фиг. 7, 8). Боковые части этого образования были интерпретированы ранее как приротовые железы (Fedonkin et al., 2007). На сжатых экземплярах они имеют вид коротких выпуклых валиков, отходящих в стороны и слегка назад от осевого тяжа (табл. 1, фиг. 7, 8) и действительно напоминают формой и расположением слюнные железы некоторых моллюсков (Руперт и др., 2008). Но на вытянутых экземплярах они сливаются в широкую складку, окружающую спереди и с боков оральное окончание осевого тяжа (табл. 2, фиг. 1–4). Трудно ожидать, чтобы железы всегда сохранялись в виде плотных комков и сильно выступающих складок. Более вероятно, на мой взгляд, связать это образование с той же гипотетической мускульной системой. Возможно, так сохраняется кольцо околоротовой мускулатуры, связанное с пищесборным аппаратом. На экземплярах с Зимних гор это образование не имеет ярко выраженной стрелоподобной формы и скорее напоминает луковицу, обращенную тупым концом вперед (рис. 2, в; табл. 1, фиг. 6). На его тупом конце наблюдаются продольные, слегка сходящиеся дистально бороздки, возможно, разделявшие пучки радиальных мускульных волокон пищесборного аппарата либо сами зубы. Отпечатки зубов в виде коротких валиков, возможно, видны в передней части головы и другого экземпляра (табл. 1, фиг. 3). Но это исключение. Твердые зубы не сохраняются на отпечатках потому, что были закрыты мускулистой частью головы, а на ископаемых третьей и четвертой групп еще и плотной «мантией». К тому же, как и у склеритов «мантии», в их составе могла преобладать минеральная компонента, неустойчивая в данной диагенетической обстановке.

Внешняя, гладкая зона «телесных» ископаемых интерпретируется здесь как боковая часть тела кимбереллы, выступающая за пределы «мантии» и лежащая ниже нее (рис. 3). Возможно, что это край единого образования, боковое продолжение вентральной части мускульного мешка. Слабые поперечные складки, иногда наблюдаемые на поверхности зоны, не только свидетельствуют об относительной мягкости слагавшего ее вещества, но и, возможно, говорят о ее способности к волнообразному сокращению (табл. 1, фиг. 1). Аналогом этого образования может быть нога моллюсков. Назначением его могло быть закрепление на грунте и перемещение животного, а головная его часть могла участвовать в сборе пищи. На многих образцах на этом образовании вблизи границы средней зоны можно видеть продольное углубление (табл. 1, фиг. 1, 9, 12; табл. 2, фиг. 1, 5–8). На других образцах видно,

что это углубление заходило в глубь тела в средней зоне — коллапс ее приводил к провалу фестончатой области (рис. 2, *а*; табл. 1, фиг. 2). По-видимому, здесь находилась полость, открывавшаяся наружу щелью, и фестончатая область составляла ее своды. Поскольку ребра и края фестонов, хоть и в разной степени четкости, присутствуют на отпечатках всех групп, они не были минерализованными, но слагались из плотного и достаточно устойчивого органического вещества. Ребра фестонов могли служить для укрепления сводов полости или разделения ее на ряд полузамкнутых камер (табл. 1, фиг. 9). Несмотря на то что край «мантии» иногда был сдвинут, так что щелевидное устье полости приоткрывалось, глубоко внутрь ее осадок никогда не попадал. Это может свидетельствовать о том, что край «мантии» в стрессовой ситуации всегда прижимался к ноге, либо что сама щель закрывалась чем-то изнутри. К сожалению, ископаемые остатки не сохранили дыхательного аппарата кимбереллы. Но место для него есть. В продольной полости, лежащей под фестончатой зоной, могли находиться жабры, а отдельные их пластинки — крепиться к ребрам фестонов (рис. 3), конечно, если газообмен не осуществлялся всей поверхностью тела.

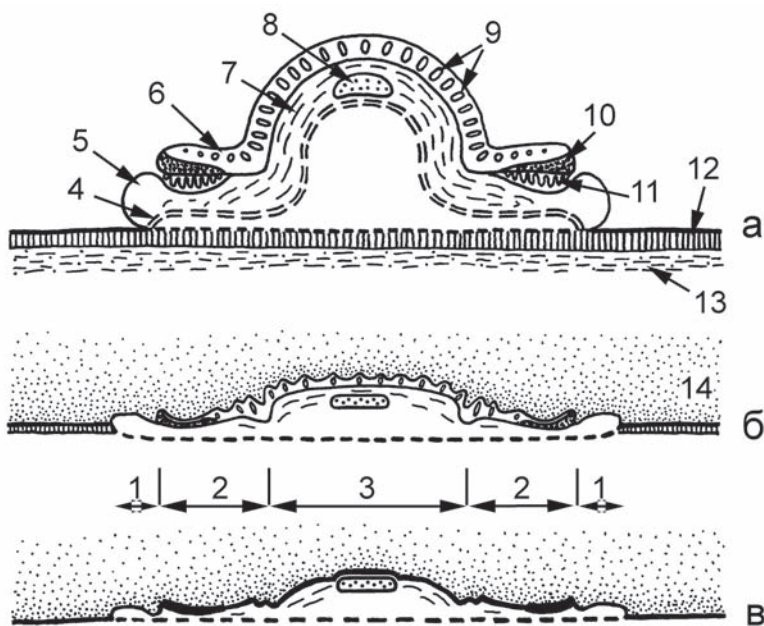


Рис. 3. Реконструкция некоторых элементов строения тела кимбереллы (в поперечном сечении): *а* — тело в прижизненном виде, *б* — оно же, сдавленное под грузом осадка (продуцирует отпечаток третьей группы), *в* — с растворенными склеритами и частично разрушенными тканями (продуцирует отпечатки первой и второй групп). Обозначения: 1 — внешняя, 2 — средняя, 3 — внутренняя зоны отпечатков, 4 — граница наблюдаемых или восстанавливаемых структур, 5 — нога, 6 — «мантия», 7 — поперечная мускулатура, 8 — спинная лента продольных мускульных тяжей, 9 — склериты, 10 — зона уплотненного вещества, формирующая на отпечатке ребра и края фестонов, 11 — гипотетические жабры, 12 — микробиальный мат, 13 — глинистый ил, 14 — песчаный осадок, засыпавший тело.

Ископаемые шестой группы (плоские выступающие ленты) обычно выглядят как продолжение ископаемых первой и второй групп и сохраняются как «телесные» остатки — в виде негативных отпечатков (рис. 2, *e*; табл. 2, фиг. 5–8). Не встречено ни одного образца, на котором лента была бы отделена от остатков тела бороздками питания, зато обратный вариант, когда лента соединяет бороздки питания с телом, реализуется довольно часто. Очевидно, что она была сформирована непосредственно перед гибелью животного. Там, где высота лент минимальна и сквозь них просвечивает структура поверхности мата, видно, что никакой специфической деформации мата под ними не было (табл. 2, фиг. 6). Невыдержанность ширины, резкие сужения и расширения лент (табл. 2, фиг. 5–7) противоречат сделанному нами ранее предположению, что исходно это были норки, сделанные животным в перекрывающем осадке (Fedonkin et al., 2007). Кажется более вероятным, что так сохранился чехол из слизи, в большом количестве выделенный животным в стрессовой ситуации — внезапно окруженным облаком взмученного, обедненного кислородом осадка. Некоторую плотность слизи могли придать обломочные частицы из облака, налипшие на нее и поглощенные ею. Длина ленты определенная, близкая к длине вытянутого тела кимбереллы. Можно предположить, что животное было застигнуто в состоянии растяжения и сжалось, выделив слизь, уже под осадком. То, как чехол обволакивает тело, полностью скрывая голову и прилегающие к ней части, показывает, что слизь выделялась всей или только спинной его поверхностью. Возможно, что животное в спокойном состоянии тоже продуцировало слизь, например при движении по субстрату; но никаких ископаемых остатков таких выделений не сохранилось.

О том, что кимберелла передвигалась, свидетельствуют вереницы вееров питания и длинные слизистые ленты. Но каким образом это осуществлялось, найденные ископаемые сказать не могут, поскольку само передвижение не сопровождалось грубым воздействием на микробиальный мат (Seilacher et al., 2003). Механизмом движения кимбереллы в обычной обстановке могла быть ундуляция краев и нижней стороны тела. Вариации сохранности внешней зоны этому не противоречат. Для функционирования своеобразного пищеворного органа кимбереллы была нужна достаточно устойчивая опора. Значит, животное было способно закрепляться на субстрате, возможно, присасываясь к нему нижней стороной. Это подтверждает и сама возможность подвижному животному задержаться на мате во время бурного тафономического события, приведшего к его захоронению. Кимберелла могла также пробиваться сквозь осадок, о чем говорят слизистые следы, особенно не сопровождающиеся отпечатком тела (животное смогло уйти с фиксирующей отпечатки поверхности). По-видимому, при необходимости быстрого и усиленного движения она могла передвигаться, растягивая и сокращая свое тело за счет развитой мускулатуры (рис. 4).

Сочетания таких реконструированных признаков, как спинная покровная структура («мантия»), упрочненная карбонатными склеритами, широкое брюшное двигательное образование (нога), твердые зубы в ротовом аппарате, достаточно для сопоставления кимбереллы с моллюсками, что делалось и раньше. Однако в изложенной интерпретации она не похожа на примитивных раковинных моллюсков, вроде моно- и полиплакофор, с которыми ее часто сравнивают (Fedonkin et al., 2007; Trusler et al., 2007). Способность сильно вытягивать тело сближает кимбереллу с гастроподами и другими высшими моллюсками, а карбонатные склериты в покровах — с соленогастрами, полиплакофорами и гастроподами. Зубной аппарат в виде

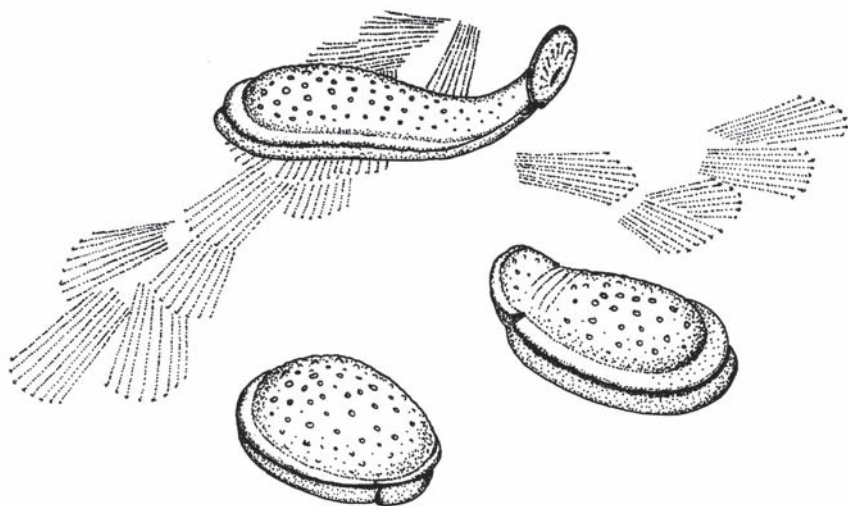


Рис. 4. Кимберелла, общая реконструкция (из: Иванцов, 2009б).

веера одинаковых простых зубов не имеет аналогов у современных и даже кембрийских моллюсков, если к таковым относится *Wiwaxia* и *Odontogryphus* (Scheltema et al., 2003; Caron et al., 2006). Можно видеть и некоторые черты сходства кимбереллы с сипункулидами (червеобразная форма тела, мощная продольная и кольцевая (?) мускулатура, сжимающийся или даже втягивающийся предголовной участок). Скорее всего, кимберелла имеет отношение к какой-то очень ранней стадии эволюции трохофорных животных, когда не только не произошло разделение моллюсков на аплакофор и тестарий (Nielsen, 2001), но даже еще не обособились и сами моллюски (Руперт и др., 2008; Иванцов, 2009а, б). Несмотря на явную недоработку деталей, предложенная интерпретация наиболее адекватна ископаемому материалу и является самой обоснованной из всех созданных к настоящему времени для вендских организмов.

Исследование проведено при поддержке грантов РФФИ 08-05-00801, НШ-4156.2008.5 и программы 18 президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы». Фотографии выполнены в ПИН РАН А.В. Мазиным, все образцы хранятся в ПИН РАН, кол. № 3993 и 4953.

Литература

- Иванцов А. Ю. Проартикуляты — вымерший в докембрии тип многоклеточных животных // Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. Ч. 1: Труды С.-Петерб. об-ва естествоисп. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2008. Сер. 1. Т. 97. С. 32–42.
- Иванцов А. Ю. Надежность реконструкций — корневая проблема палеонтологии докембрийских Metazoa // Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. междунар. науч. конф. СПб. : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009а. С. 155–157.
- Иванцов А. Ю. Новая реконструкция кимбереллы — проблематического вендского многоклеточного животного // Палеонтологический журнал. 2009б. № 6. С. 3–12.

- Иванцов А. Ю., Малаховская Я. Е. Гигантские следы вендских животных // Доклады РАН. 2002. Т. 385. № 3. С. 382–386.
- Иванцов А. Ю., Федонкин М. А. Следы самостоятельного передвижения — финальное доказательство животной природы эдиакарских организмов. // Эволюция жизни на Земле : мат-лы II Междунар. симпозиума 12–15 нояб. 2001 г. Томск, 2001. С. 133–137.
- Руперт Э. Э., Фокс Р. С., Барнс Р. Д. Зоология беспозвоночных. Функциональные и эволюционные аспекты. 7-е изд. Т. 2 : Низшие целомические животные / пер. с англ. под ред. А. А. Добровольского и А. И. Грановича. М. : Академия, 2008. 437 с.
- Федонкин М. А. Колодец в прошлое глубиной 600 миллионов лет // Наука в России. 2001. № 6. С. 4–15.
- Caron J.-B., Scheltema A., Schander C., Rudkin D., 2006. A soft-bodied mollusc with radula from the Middle Cambrian Burgess Shale // Nature. Vol. 442. P. 159–163.
- Collins D. H. The “evolution” of *Anomalocaris* and its classification in the arthropod class Dinocarida (nov.) and order Radiodonta (nov.) // Journal of Paleontology. 1996. Vol. 70. P. 280–293.
- Fedonkin M. A. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // Paleontological Research. 2003. Vol. 7. P. 9–41.
- Fedonkin M. A., Simonetta A., Ivantsov A. Yu. New data on *Kimberella*, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications // The Rise and Fall of the Ediacaran Biota / eds. by P. Vickers-Rich, P. Komarower. L. : The London Geological Society Spec. Publ., 2007. Vol. 286. P. 157–179.
- Fedonkin M. A., Vickers-Rich P. First Trace of Motion // The Rise of Animals: Evolution and Diversification of Kindom Animalia. Baltimore : John Hopkins Univ. Press, 2007. P. 205–217.
- Fedonkin M. A., Waggoner B. M. The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism // Nature. 1997. Vol. 388. P. 868–871.
- Gehling J. G. The case of Ediacaran fossil roots to the metazoan tree // The World of Martin F. Glaessner / ed. by B. Radhakrishna // Memoir of the Geological Society of India. 1991. Vol. 20. P. 181–224.
- Gehling J. G. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks // Palaeos. 1999. Vol. 14. P. 40–57.
- Gehling J. G. Ediacara organisms: relating form to function // Evolving Form and Function: Fossils and Development. Proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher / ed. D. Briggs. New Haven : Yale Univ. Press, 2005. P. 43–66.
- Glaessner M. F., Deily B. The geology and Late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve // Records of the South Australian Museum. 1959. Vol. 13. P. 369–401.
- Glaessner M. F., Wade M. The late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia // Palaeontology. 1966. Vol. 9. P. 599–628.
- Ivantsov A. Yu., Fedonkin M. A. Locomotion trails of the Vendian invertebrates preserved with the producer's body fossils, White Sea, Russia // North American Paleontology. Convention. Abstract. Berkeley : PaleoBios, 2001. Vol. 21. P. 72.
- Jenkins R. J. F. Functional and ecological aspects of Ediacaran assemblages // Origin and Early Evolution of the Metazoa / eds. J. Lipps, P. Signor. N. Y. : Plenum Press, 1992. P. 131–176.
- Nielsen C. Animal Evolution. Interrelationships of the Living Phyla. Oxford : Oxford Univ. Press, 2001. 563 p.
- Seilacher A., Grazhdankin D., Leguta A. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists // Paleontological Research. 2003. Vol. 7. № 1. P. 43–54.
- Scheltema A. H., Kerth K., Kuzurian A. M. Original molluscan radula: comparison among Aplacophora, Polyplacophora, Gastropoda, and the Cambrian fossil *Wiwaxia corrugata* // Journal of the Morphology. 2003. Vol. 257. P. 219–244.
- Trusler P., Stilwell J., Vickers-Rich P. Comment: future research directions for further analysis of *Kimberella* // The Rise and Fall of the Ediacaran Biota / eds. P. Vickers-Rich, P. Komarower. L. : The London Geological Society. Spec. Publ., 2007. Vol. 286. P. 181–185.

Wade M. Hydrozoa and Scyphozoa and other medusoids from the Precambrian Ediacara fauna, South Australia // Palaeontology. 1972. Vol. 15. P. 197–225.

The Metazoan Kimberella: Example of Vendian Fossils Interpretation

A. Yu. Ivantsov

Paleontological Institute RAS
Moscow, Russia: ivancov@paleo.ru

Six groups of fossils of *Kimberella quadrata* are described and interpreted. They represent the imprints of the body in different types of preservation (including the group of specimens which are elongated more than twice in comparison with the common ones) and also the feeding traces and mucus secretions. The fossil material proves that *Kimberella* had hard sclerites probably of aragonite composition and her head was armed with several isolated teeth. *Kimberella* is suggested to have “the mantle” with sclerites, wide foot suited for crawling and the strong circular and longitudinal musculature. We can make the conclusion that *Kimberella* represents early “premollusc” stage of the trochophoran animals’ evolution.

Keywords: *Kimberella*, problematic metazoan, Vendian.

О СТАНОВЛЕНИИ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ ДО ПОЯВЛЕНИЯ ЭУКАРИОТ

Е. Л. Сумина, Д. Л. Сумин***

*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Москва, Россия: stromatolit@list.ru;

**независимый исследователь
Москва, Россия: ул. Жебрунова, д. 5, кв. 44

Традиционно процессы морфогенеза рассматривались на многоклеточных эукариотах, ныне известных из отложений возрастом около 2 млрд лет. Однако в палеонтологической летописи встречаются находки строматолитов — первых ископаемых макроскопических размеров. Строматолиты имеют достаточно четко диагностируемые морфологические признаки, устойчивые во времени, а их эволюция носит направленный и необратимый характер. Экспериментальное изучение потенциального строматолитообразователя — цианобактериальной пленки, показало наличие дифференцировки, корреляций, зачатков внутренней среды, что в совокупности указывает на наличие процессов морфогенеза, но на прокариотной основе. Поскольку древнейшие строматолиты известны, начиная с рубежа 3,5 млрд лет, можно говорить о становлении морфогенетических процессов задолго до появления первых эукариот.

Ключевые слова: многоклеточные эукариоты, прокариоты, морфогенез, строматолиты, цианобактериальная пленка.

В течение длительного времени изучение окружающего мира опиралось на бытовой опыт, на те возможности, которые предоставлял сам организм в сочетании с достаточно низкими темпами развития человеческого общества, что давало исследователям ограниченный сравнительный материал. Общими представлениями о мире была его неизменность, а непосредственной базой наблюдений служили многоклеточные эукариоты как организмы, в целом соответствующие исследователю по размерам. Опосредованно взаимодействовал человек и с бактериальным миром, однако структура бактериальных процессов была недоступной для наблюдений. Увеличение темпов развития европейского общества, начиная с XVII в., расширило базу для сравнений и обобщений. Исследователи на протяжении своей жизни начали сталкиваться с возникающими вновь явлениями, что подготовило к пониманию возможности возникновения новообразований в окружающем их мире.

В эмбриологии эта тенденция проявилась в постепенной смене преформистских взглядов, преобладающих вплоть до XVIII в., эпигенетическими. Впервые термин «эпигенез» ввел в 1651 г. У. Гарвей. Эпигенетическому пониманию процессов становления формы насчитывается более 300 лет — одним из первых на возникновение новых структур организма в процессе его развития обратил внимание К. Ф. Вольф, изучая закономерности развития куриного эмбриона. Схожих взглядов придерживались И. Ф. Блюменбах, исследовавший галлы растений и гидру, Х. Пандер, изучавший зародыш цыпленка, К. Э. фон Бэр, установивший единство плана строения зародышей разных классов позвоночных (рыб, амфибий и пресмыкающихся). А. О. Ковалевским было продемонстрировано сходство в развитии позвоночных и беспозвоночных животных на примере сравнительного

изучения ланцетника и асцидий. Г. Шпеман на результатах экспериментов с зародышем тритона сформулировал явление эмбриональной индукции, показав, что при взаимодействии частей зародыша детерминируется направление их последующей дифференцировки. В. Гис предпринимал попытки исследования механических сил, вызывающих изменения формы развивающегося зародыша, то есть, по сути, процессов морфогенеза (Белоусов, 2005).

Даже такой краткий исторический экскурс показывает, что представления о природе морфогенеза были получены исключительно на многоклеточных эукариотах, а из них — на такой достаточно узкой (в определенном смысле) сравнительной базе, как позвоночные животные.

В дальнейшем возникло впечатление, что возможность возникновения структур более высоких уровней организации связана с достижением структурами более низких уровней организации определенной сложности. Это выразилось в представлении, что для того, чтобы иметь многоклеточное тело, необходимо иметь сложно устроенные клетки и сложный наследственный аппарат. В рамках такой логики морфогенез в макроскопических масштабах ограничивался только многоклеточными эукариотами, так как прокариоты не имеют для этого ни достаточно емкого наследственного аппарата, ни достаточно сложных клеток. Более того, способность эукариот создавать крупные дифференцированные многоклеточные тела считалась их уникальным свойством. Поскольку любыми гипотезами признается происхождение эукариот от прокариотного предка, вполне логичным было представить ряд усложнения от прокариотных к эукариотным клеткам и от них — к крупным многоклеточным организмам. Размеры важны, поскольку они в широком диапазоне отражают характер внутренней структурной организации.

Вопросы происхождения, в частности вопросы происхождения многоклеточных, являются центральными на любом этапе развития науки. Однако неонтологические исследования дают только косвенные данные для решения этого вопроса. Прямые данные о возникновении и становлении группы, казалось бы, могли дать палеонтологические находки. Разнообразные и многочисленные достоверные остатки древнейших организмов макроскопических размеров известны с начала фанерозоя (570 млн лет), но к этому рубежу разнообразие и развитие организмов достигло такого уровня, что было очевидно — история самих организмов начинается значительно раньше (Федонкин, 2000). Обнаруженные позже находки докембрийских организмов, причем макроскопических размеров и по умолчанию эукариотных, были вполне ожидаемым явлением.

Наиболее древние находки ископаемых макроскопических размеров, попавшие в поле зрения исследователей, строматолиты. Сейчас древнейшие строматолиты встречены в отложениях возрастом 3,5 млрд лет. Первые остатки строматолитов были определены как *Stromatopora concentrica*. На ранних этапах изучения строматолитовые постройки большинством исследователей относились к скелетам животных, принадлежащим губкам и кораллам. Первые их названия указывали на животное происхождение лишь в общих чертах — *Cryptozoon* и *Archaeozoon*. Сходство с губками отметил Г. Гюрих, описывая наблюдаемые структуры под названием спонгиостромиды. Н. Саломон описал строматолиты под названием *Evinospongia*. Дж. Штейнман определил одну из форм как коралл. Здесь важно отметить, что исходя из общей оценки морфологической организации описываемых остатков, исследователи сопоставляли сложность организмов-строматолитообразователей

с наиболее просто устроенными многоклеточными животными, имеющими скелет. В отличие от этих исследователей, Э. Кальковский отнес строматолитовые постройки к образованиям растительного происхождения, указывая на мхи и миксомицеты как на возможных их образвателей.

Однако в 1914 г. Ч. Уолкотт в слоях строматолита обнаружил цепочки сферических клеток, которые он сравнил с синезелеными водорослями. Главным следствием работ Ч. Уолкотта стало, вопреки предшествующим, широко утвердившееся мнение о строматолитообразователях как безъядерных организмах.

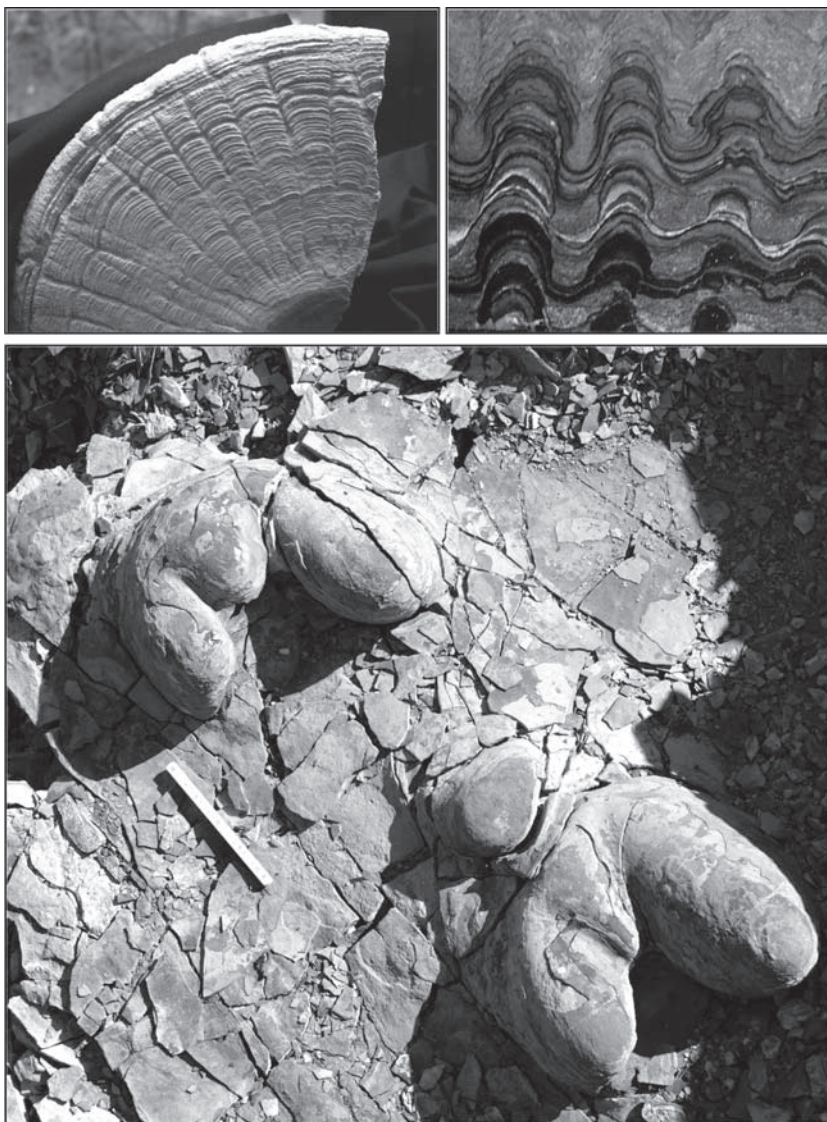
Таким образом, в результате работ Уолкотта то, что казалось дофанерозойской историей эукариотных организмов, было выведено из состава эукариот и приобрело независимый и проблематичный статус. Конечно, предположение о гораздо более древней, чем кембрийская, истории многоклеточных эукариот впоследствии подтвердилось сначала обнаружением эдиакарской фауны, а позднее и более древних находок. Насколько это возможно, палеонтологически было подтверждено нарастание морфологической сложности многоклеточных эукариот в течение геологического времени. Одновременно стало очевидным, что существуют две параллельно развивающиеся группы макроскопических объектов — эукариот и прокариот (строматолитов), морфогенетические возможности которых вполне сопоставимы. Признание такой картины полностью разрушает приведенную выше логику последовательного возникновения уровней организации по достижении предыдущими определенной сложности.

Очевидно, что строматолиты как палеонтологические объекты были выделены на основании того, что степень их морфологической организованности, оформленности качественно выше, чем у образований неорганического происхождения, к которым их относили некоторые исследователи (табл. 1). Таким же образом были выделены остальные ископаемые, в том числе и те, которые являются остатками организмов, не имеющих современных представителей. Сама возможность выделения различных групп ископаемых основана на том, что целостность и соподчиненность строения минеральных образований задается целостностью функций образовавшего их мягкого тела. Этот принцип был сформулирован Ж. Кювье в виде закона корреляции частей организма. Следствием наличия корреляции является ограничение числа наборов признаков, что находит отражение в числе таксонов.

Для решения вопроса о сходстве строматолитов и скелетов (как таковых) характеристика степени корреляции признаков является весьма важной, поскольку теоретически возможное количество сочетаний признаков будет значительно больше, чем реально существующих жизнеспособных форм, что указывает на наличие морфогенетического контроля со стороны мягкого тела, направление действия которого определяется приспособлением организма к среде обитания. Строматолиты в таком случае могут быть рассмотрены как минеральные образования, формирующиеся в соответствии с адаптивными потребностями некоего целостного организма, структуры и функции частей мягкого тела которого будут скоррелированы с таковыми его опорного минерального образования.

Применение такого подхода приведено в таблице 2. Несмотря на кажущуюся невыразительность общего морфологического облика строматолитов, их постройки имеют по крайней мере 7 категорий признаков: форма постройки, характер ветвления, форма слоя, микроструктура, характер бокового ограничения, форма арки, характер боковой поверхности. Сами признаки достаточно четко диагностируются

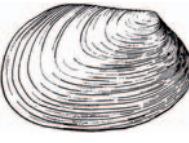
Ископаемые строматолиты



Вверху — продольные сечения (фото Е. Л. Суминой). Внизу — строматолиты со сложным лопастным контуром, вид сверху (фото Ю. В. Шуваловой)

и проявляют необходимую устойчивость для выделения таксономических подразделений. Наиболее уверенно устанавливаемые таксоны строматолитов — формальные рода и виды — по своему объему и характеру соподчиненности проявляют большое сходство с родами и видами многоклеточных эукариот, что будет видно из дальнейшего анализа.

**Параметры сравнения морфогенетических возможностей
строматолитообразователя (цианобактериальной пленки)
и некоторых групп беспозвоночных животных**

Группы организмов Параметры сравнения	Строматолиты	Кораллы	Двустворчатые моллюски	Аммониты
				
Количество родов	70	560	430	430
Группы признаков	7	55	30	35
Отношение	10	10	14	12

Если сопоставить количество родов наиболее изученных ископаемых столбчатых построек с таковым относительно просто устроенных скелетов животных (кораллов, двустворчатых и головоногих моллюсков (аммониты)), можно выявить следующие показатели. Для сравнения было подсчитано число таксонов наиболее изученных — столбчатых — строматолитов рифейского возраста в ранге формального рода, известных с территории бывшего СССР и представителей ископаемых (также с территории бывшего СССР) многоклеточных эукариот, образующих макроскопические скелеты. У строматолитов выделяют 7 основных групп диагностических признаков, у кораллов — около 55 (строение септ, днищ, эпитеки и т. д.), у двустворчатых моллюсков — около 30 (форма раковины, тип замка и т. д.), у аммонитов — около 35 (форма раковины, строение лопастной линии и т. д.). Отношение количества родов к количеству групп признаков (фактически — степень корреляции) у строматолитов равно 10, у кораллов — также 10, у двустворчатых — 14 и у аммонитов — 12.

Отношение показателей таксономического разнообразия (число родов) и сложности морфологии (число групп признаков) представителей этих четырех групп ископаемых очень близки. Приведенное сравнение говорит о высокой степени корреляции признаков строматолитов, не уступающей таковой у кораллов и лишь немного уступающей ей у моллюсков. Высокая степень корреляции у строматолитов иллюстрируется тем, что количество таксонов (т. е. реальных вариантов сочетаний признаков) значительно, на несколько порядков, ниже, чем теоретически допустимое количество сочетаний значений признаков при их независимом изменении. Фактором, обеспечивающим такую зависимость, может быть только мягкое тело организма, строящего скелет. Применительно к строматолитам присутствие корреляции указывает на то, что между строматолитообразователем (цианобакте-

риальной пленкой) и минеральной составляющей осуществляется морфогенетическое взаимодействие, аналогичное взаимодействию между мягким телом и скелетом у высших организмов.

Строматолиты, как правило, встречаются не в виде единичных построек, а образуют скопления — биогермы, характеризующиеся закономерным изменением морфологии слагающих их построек от центра к периферии и от основания до кровли. Эта закономерность была названа И. Н. Крыловым биогермными рядами. Взаимные переходы различных форм строматолитов в рамках одного биогерма и одинаковая микроструктура могут быть косвенными указаниями на организменный уровень целостности пленки. Вероятно, эти переходные морфотипы являются выражением нормы реакции, что само по себе является организменным свойством. Для выявления границ морфологического разнообразия реальных видов строматолитообразователей выяснение широты нормы реакции и входящих в нее жизненных форм является чрезвычайно важным. Естественной характеристикой вида в этой ситуации будут не признаки какого-либо одного формального таксона, а совокупность построек нескольких таксонов, связанных между собой непрерывными переходами, что и наблюдается в биогермах. Эволюционное развитие в данном случае будет выражаться не только в изменении строения построек одного типа, но и в изменении набора типов построек, входящих в норму реакции (табл. 3).

Таблица 3

Соотношение встречаемости сложных и простых типов построек в биогермах строматолитов*

Основные формы, образующие биогермы	Наличие облекания	Присутствие в биогерме пластовых форм
<i>Gymnosolen ramsayi</i>	есть	нет
<i>Minjaria uralica</i>	есть	нет
<i>Patomia ossica</i>	есть	редко
<i>Ilicta composita</i>	есть	нет
<i>Linella ukka</i>	стенка непостоянная	нет
<i>Jacutophyton ramosum</i>	частичное	нет
<i>Inzeria tjomusi</i>	частичное	присутствие возможно
<i>Baicalia baicalica</i>	частичное	редко
<i>Kussiella kussiensis</i>	нет	часто
<i>Jurusania cylindrica</i>	нет	часто

* По данным из: Крылов, 1975.

Из таблицы видно, что в биогермах, образованных преимущественно морфологически сложными формами с хорошо развитым облеканием, примитивные пластовые постройки не встречаются и только в одном случае встречаются редко. Не наблюдается пластовых построек и в биогермах, образованных сложными столбиками

Jacutophyton. В двух случаях из трех в биогермах, сложенных постройками с частичным облеканием, пластовые постройки иногда могут присутствовать. В биогермах же, состоящих из форм без облекания, пластовые постройки встречаются часто.

Здесь может быть предложена следующая интерпретация. Один реальный вид может быть представлен рядом построек формальных видов, которые в сумме составляют его норму реакции. Каждый из формальных видов, указанных в левом столбце, является частью нормы реакции, свойственный реально существовавшему виду строматолитообразователя. Норма реакции каждого реального вида целостна. Реальные виды, имеющие в рамках нормы реакции сложные постройки, например с облеканием или со сложным ветвлением, как у рода *Jacutophyton*, не образуют простых построек пластового типа. И наоборот — те организмы, в норму реакции которых входят пластовые постройки, не образуют сложных.

Таким образом, биогермные ряды являются своеобразными указателями определенного уровня целостности строматолитообразователей, поскольку границы их нормы реакции не бесконечны и, вероятнее всего, ограничены свойствами наследственности.

Целостность биологических объектов можно наблюдать не только в их статических состояниях, но и в динамике, что прослеживается на протяжении геологического времени как эволюция. Эволюция детерминирована двумя группами факторов — возможностями организма и его потребностями в приспособлении к условиям среды (т. е. приобретении максимальной независимости от последних).

Успешное использование строматолитов в биостратиграфических исследованиях должно предполагать наличие у них комплекса свойств, характеризующих определенную целостность, выражающуюся в иерархичности строения, дифференцированности на отдельные морфологически выделенные участки, связи их между собой, в наличии приспособительного смысла, направленной и необратимой их смене во времени.

Как упоминалось ранее, форма строматолита является непосредственным отражением формы строматолитообразователя. Принимая, что строматолиты образуются в результате жизнедеятельности сообщества¹ бентосных нитчатых цианобактерий, необходимо отметить, что сами нитчатые цианобактерии являются микроскопическими фотосинтетиками и по этой причине не могут существовать как индивидуальные организмы, поскольку будут погребены осадком даже при минимальном его взмучивании. Вероятно, благодаря действию этого и других факторов цианобактерии существуют в виде макроскопических пленок, целостность которых активно поддерживается составляющими их микроорганизмами как путем их направленного движения, так и путем выделения слизистого матрикса. Благодаря этому сообщество не может рассматриваться как простая сумма индивидуальных микроорганизмов, а представляет собой индивидуум более высокого уровня организации, чем входящие в него элементы (Кондратьева, 1995), что подтверждается видовой специфичностью облика сообществ цианобактерий.

Природа цианобактериальной пленки как структуры организменного уровня целостности выявлена экспериментальными данными (Сумина, 2006). Обнаружение явления морфогенеза в пленке показывает, что она способна контролировать

¹ «Сообщество» в значении: компактное поселение самостоятельных элементов (нитей цианобактерий) без определения его уровня целостности.

свою форму и направленно изменять ее в зависимости от условий среды. Таким образом, форма строматолита, точнее, форма каждого его слоя, является достаточно полным отражением функциональной формы пленки, а изменение формы слоев, как в процессе нарастания отдельного строматолита, так и при смене комплексов строматолитов во времени, является отражением изменения пленкой своей формы в ответ на изменения факторов среды.

Поскольку строматолитообразователь обладает функциями целого, эволюционные изменения строматолитов могут быть рассмотрены с точки зрения их приспособительного значения.

Можно предположить, что основными тенденциями развития строматолитообразователя как бентосного макроскопического фотосинтетика в условиях интенсивного осадконакопления могут быть — уход из зоны взмучивания осадка, удаление осадка с поверхности, сохранение относительной поверхности фотосинтеза, поддержание оптимальной формы (табл. 4). Эти потребности реализуются, как правило, при карбонатном осадконакоплении, поскольку в таких условиях пленка имеет возможность использовать биогенный карбонат, выпадающий в результате изъятия из среды растворенной в ней углекислоты, и вовлекать его в морфогенетические преобразования, компенсирующие отрицательное влияние выпадения хемогенного осадка.

В случае образования строматолита жизненные потребности строматолитообразователя будут выражаться в общем увеличении высоты постройки, т. е. высоты слоя, увеличении крутизны арки, возникновении ветвления, упрочении постройки, определяемой расположением агрегатов карбонатных зерен в слое.

Таблица 4

**Соотношение потребностей строматолитообразователя
и направлений эволюции основных черт строения ископаемых строматолитов**

Строматолитообразователь	Строматолит
Уход из зоны взмучивания осадка	Увеличение высоты постройки (высоты слоя)
Удаление осадка с поверхности	Увеличение крутизны арки
Сохранение и увеличение относительной поверхности фотосинтеза	Возникновение ветвления, в том числе активного
Поддержание оптимальной формы	Упрочнение постройки, определяемое расположением агрегатов карбонатных зерен в слое (усложнение микроструктуры)

Основным биологически значимым результатом биостратиграфического изучения строматолитов является установление того факта, что эволюция строматолитов имеет тенденции, сходные с таковыми у представителей фауны и флоры (объектов несомненной организменной природы) на протяжении фанерозоя.

Тенденция направленного изменения морфологических черт строматолитов, обеспечивающая потребности строматолитообразователей, может быть прослежена, начиная с самых древних находок.

Характерным для архея морфотипом являются псевдостолбчатые постройки. Наряду с ними отмечены постройки, представляющие собой, по-видимому, полный переходный ряд от псевдостолбчатых к собственно столбчатым постройкам. Возможно, такой набор форм отражал процесс становления морфотипа столбчатых строматолитов на базе построек пластового типа. Вероятнее всего, ведущим механизмом эволюционных преобразований было выделение в пределах единой минерализующейся пленки, образующей пластовой строматолит, элементов ее строения, повышающих устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов среды, в частности засыпанию осадком. Такими элементами могут быть положительные структуры рельефа, позволяющие производить разгрузку осадка в промежутках между ними. Впоследствии чередование положительных и отрицательных структур приобретает унаследованный характер (рис. 1). Вероятным путем морфологического прогресса будет, очевидно, увеличение крутизны положительных структур рельефа и расстояний между ними (б). Развитие такой организации поверхности позволяет эффективно предотвращать засыпание осадком одних участков, но делает невозможным обитание пленки на других. В дальнейшем эволюционные преобразования могут быть связаны с разделением первоначально единой пленки на отдельные участки, занимающие только возвышенные части поверхности при ограничении роста пленки в понижениях (в). Результатом этого процесса должно быть появление столбчатого морфотипа (г), что является следствием возникновения морфогенетического контроля отдельных участков пленки над своей формой и своими границами. Дальнейшим развитием такого контроля является появление ветвящихся строматолитов (д), деление арки которых ограничивает размер отдельных столбиков при их росте и позволяет пленке сохранять достаточно большую относительную поверхность. Морфогенетический контроль формы построек в этом ряду проявляется раньше, чем морфогенетический контроль размеров.

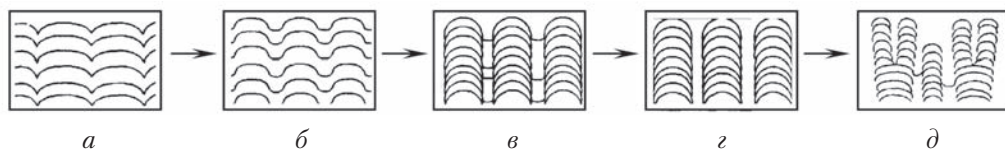


Рис. 1. Возможное направление морфологической эволюции архейских строматолитов, связанное с выделением столбчатых структур (по данным из: Hofmann, 2000)

Эволюционная направленность изменений строматолитов и соподчиненность изменения их морфологических признаков прослеживается на разных иерархических уровнях их строения одновременно (табл. 5). Наблюдается усложнение формы построек, связанное с изменением характера ветвления и формы строматолитовых столбиков — от простых по форме пассивноветвящихся построек до активноветвящихся со сложными столбиками; характер боковой поверхности столбиков — от неровной бахромчатой до полного многократного облекания; микроструктура слоев — от простых пластинчатых до сложных — сгустковых и

шестоватых. Приведенные данные показывают не только направленность эволюции, но и взаимосвязь изменений, касающихся разных групп признаков. Одновременно и согласованно меняются общая морфология постройки, отдельных ее частей и микроструктура. Здесь возможно провести аналогию с тремя различными иерархическими уровнями организации индивидуумов многоклеточных эукариот — организменным, «органным» и тканевым. Организменному уровню может соответствовать общая форма постройки, «органному» — особенности строения отдельных ее частей, тканевому — микроструктурные особенности слоев. Согласованность в усложнении структур, принадлежащих различным уровням организации строматолитовой постройки, может быть показателем высокой целостности строматолитообразователей.

Рассмотрим функциональный смысл описанных выше изменений.

Таблица 5

Закономерное изменение черт строения строматолитов на протяжении рифея*

Рифей			Признаки	Форма постройки	Боковое ограничение столбика	Микроструктура
Возраст						
Верхний	Средний	Верхняя подсвита	Юсмастакская свита			
			Нижняя подсвита			
	Нижний	Котуйканская свита				

* По данным из: В. А. Комар, 1966

Общей тенденцией эволюционного преобразования построек явилось увеличение крутизны арки и высоты слоя, что позволяло строматолитообразователям как бентосным сообществам выходить из зоны придонного волнения и взмучивания. Как следствие увеличения арки возникает облекание боковой поверхности столбика и образование стенки. Несмотря на то что облекание само по себе является важным морфогенетическим приобретением, поскольку резко упрочняет постройку и дает возможность образования сложных ветвящихся форм, в отношении увеличения высоты арки оно явно вторично и является его следствием.

Само увеличение крутизны арки является показателем увеличения удельной фотосинтетической продукции, поскольку выпадение биогенного карбоната каль-

ция является побочным продуктом фотосинтеза. Наиболее интересным в наблюдаемом эволюционном ряду является то, что при приобретении строматолитообразователями избыточного материала (карбоната), который может быть использован в дальнейших морфогенетических построениях, в морфогенез он вовлекается спустя некоторое время (рис. 2).

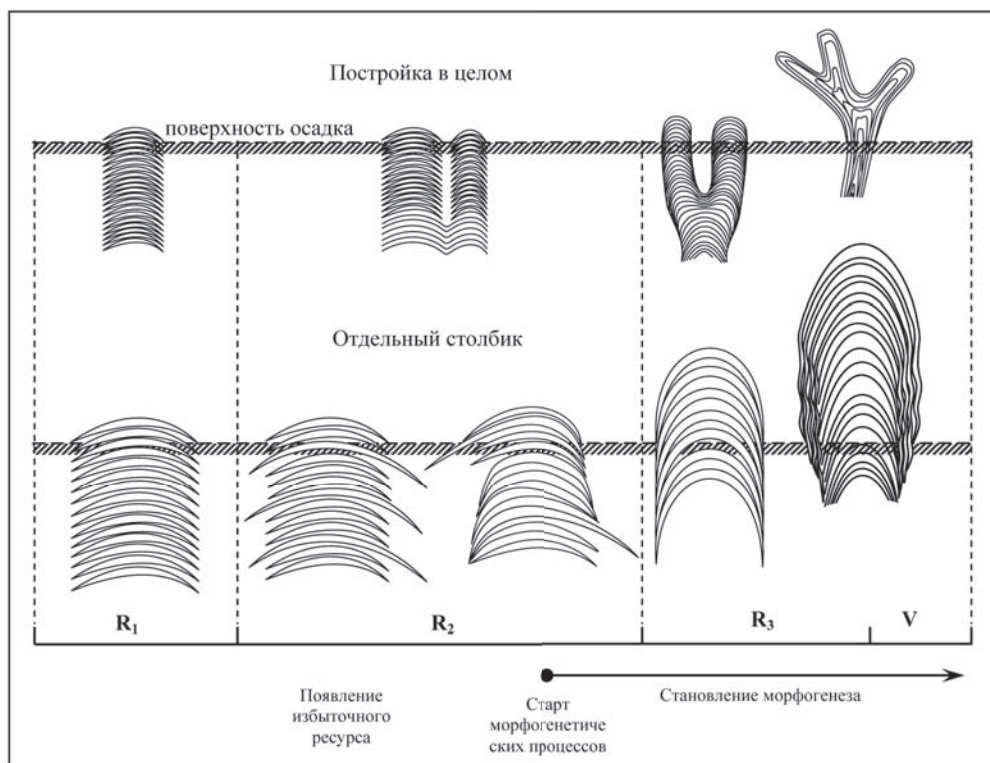


Рис. 2. Морфогенетические преобразования рифейских столбчатых строматолитов (временная шкала дана вне масштаба)

На ископаемом материале можно наблюдать становление данной морфогенетической реакции в ее развитии (рис. 2). Вероятно, наиболее простым типом столбчатого строматолита является постройка с практически плоской или слабо выпуклой аркой и без облекания. Прижизненно такой строматолит возвышался над осадком не более чем на высоту одного слоя, то есть около 5 мм. Можно предполагать, что в этом случае продукции карбоната хватало лишь на то, чтобы обеспечить небольшое возвышение над поверхностью осадка и скорость роста строматолита не превышала скорости осадконакопления.

В верхних горизонтах нижнего рифея появляются строматолиты, у которых отдельные слои выходят за пределы боковой поверхности столбиков. Это указывает на повышение удельной продукции фотосинтеза и скорости роста самих строматолитообразователей, которые в отдельные благоприятные периоды, например

связанные с локальным уменьшением скорости осадконакопления, захватывали близлежащие поверхности осадка. Такое изменение формы боковой поверхности столбика не было связано с изменением формы слоев, то есть фактически происходило без морфологического усложнения всей постройки, хотя строматолитообразователю удавалось на некоторое время увеличить свою поверхность. Это приводило к образованию столбика, из которого в разные стороны выступали редкие карнизы.

У более поздних форм появляется такая особенность строения столбика, как облекание, то есть охватывание выпшележащими слоями нижележащих. В этом случае происходит принципиальное изменение формы слоя, при котором избыточный осадок расходуется для увеличения не горизонтальной поверхности (карнизов), а вертикальной. Это приводит к подъему постройки над осадком, позволяет строматолиту увеличивать высоту со скоростями более высокими, чем темпы осадконакопления, и обеспечивает постройку достаточной внутренней прочностью. Все перечисленные морфологические преобразования на базе облекания позволяют образовывать высокие (высота выступающей над осадком части постройки), сложно разветвленные постройки, что и наблюдается в верхнем рифее.

Процесс преобразования формы слоя показывает, как в рамках предыдущих, более простых морфотипов появляется избыточный ресурс, инициирующий следующий этап морфологического усложнения построек, повышающий в конечном итоге степень независимости строматолитообразователя от неблагоприятных факторов среды.

Эти изменения макроскопических черт строения строматолитов обнаруживают коррелятивную связь с изменениями на микроструктурном уровне, определяющем прочность постройки и, таким образом, ее морфогенетические возможности.

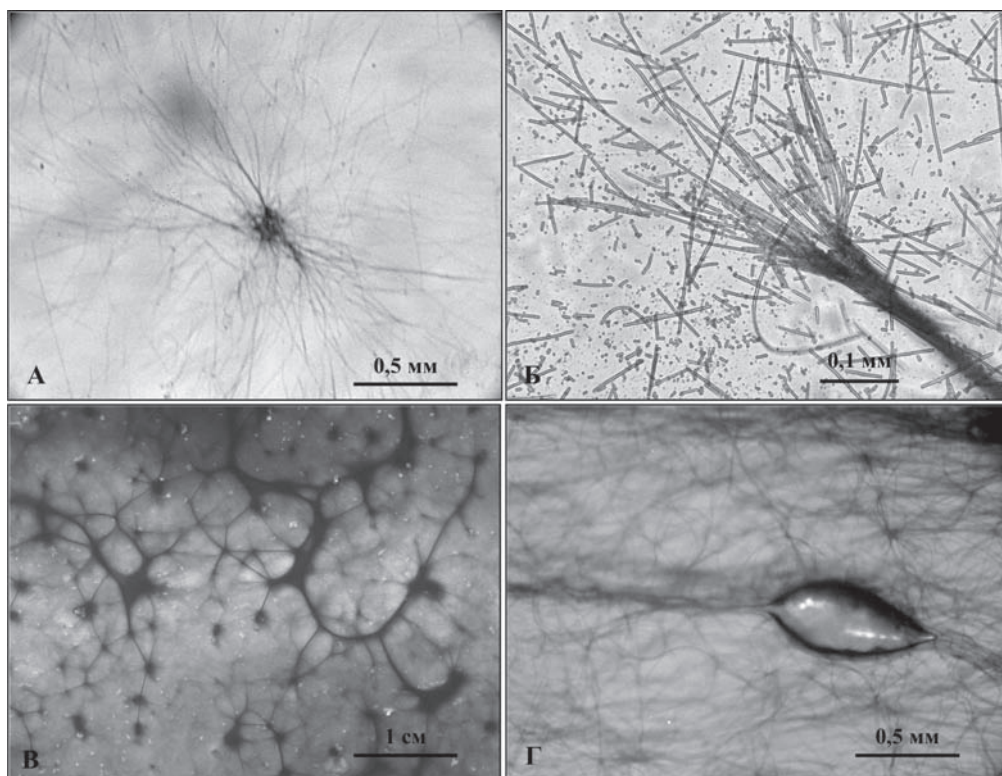
По-видимому, тип микроструктуры характеризует способность строматолитообразователя воздействовать на перераспределение выпадающего осадка, т. е. в широком смысле характеризует эволюционный уровень развития организма. При образовании наиболее простого ленточного типа осадок выпадал непрерывным ровным слоем и сохранялся в структуре строматолита, не подвергаясь какой-либо переработке. Пленка возобновляла фотосинтез после того, как цианобактерии проползали через слой выпавшего осадка и вновь располагались на его поверхности. На стадии проползания сообщество уязвимо, так как отдельные нити не связаны друг с другом и могут быть легко смыты вместе с рыхлым осадком. По этой причине, возможно, отбор происходил в сторону тех форм, у которых эта стадия занимала возможно меньшее время. Вероятно, более эволюционно продвинутые формы приобретали способность к перераспределению осадочного материала по своей поверхности. На начальных стадиях становления этой способности в едином слое выпавшего осадка образовывались разрывы, позволявшие пленке продолжать фотосинтез без стадии проползания. Этому эволюционному этапу может соответствовать штриховатый тип микроструктуры. Дальнейшее развитие этой способности могло привести к образованию из материала нескольких слоев выпавшего осадка компактных скоплений, что отвечает сгустковому типу микроструктуры. При таком распределении осадка стадия проползания занимала минимальное время, поскольку проползание могло осуществляться не индивидуальными нитями, а их группами.

Образование сложных типов микроструктур, особой ткани стенки и изменение толщины слоев перед ветвлением предполагает наличие у строматолитообразователя ферментативных механизмов, позволяющих ему осуществлять тонкое управление биоминерализацией. Это предположение подтверждается обнаружением у нитчатой цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* фермента карбоангидразы, управляющего карбонатной биоминерализацией при образовании скелетов одноклеточных и многоклеточных эукариот, в частности у кокколитофорид и кораллов (Куприянова и др., 2004).

Приведенные выше предположения о становлении и развитии морфогенетических реакций при образовании строматолита основаны на экспериментальных данных по изучению аналогичных реакций у потенциального строматолитообразователя — цианобактериальной пленки (Сумина, 2006) (табл. 6).

Таблица 6

Структуры, образуемые цианобактериальной пленкой



А — многолучевой агрегат; Б — тяж; В — комплекс тяжи — многолучевые агрегаты; Г — комплекс тяж — оболочка газового пузыря

Пленка сложена нитчатыми цианобактериями, которые входят в нее в качестве элементов целостной структуры более высокого ранга. Пленка является

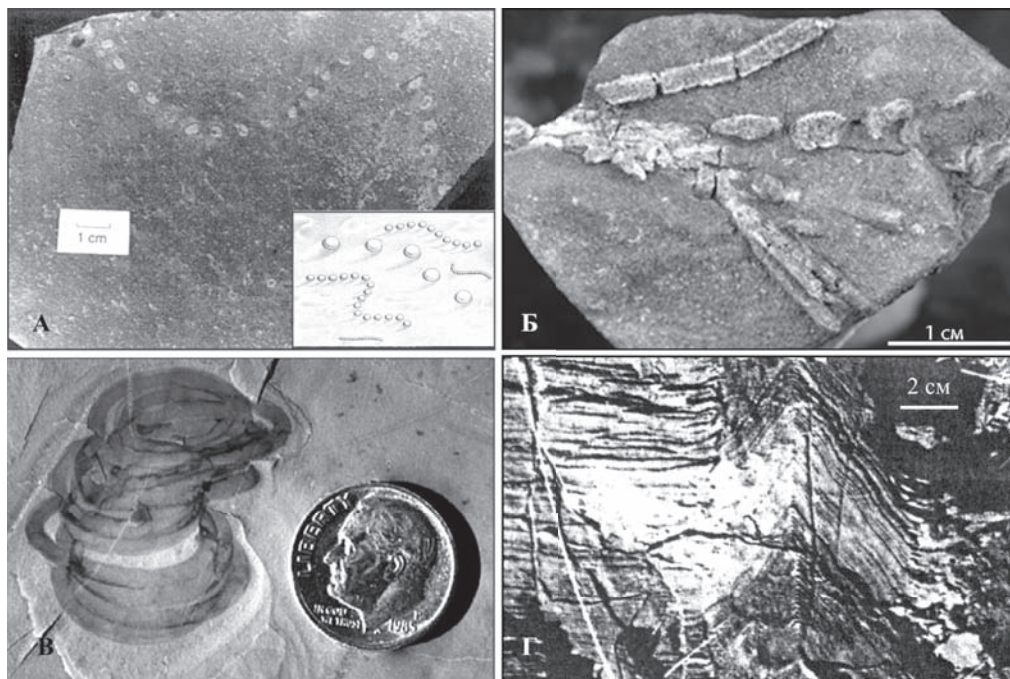
не случайным скоплением нитей, а образуется в результате последовательной смены стадий. В ней выделен ряд структур, возникающих путем перегруппировки нитей, образование и взаимодействие которых имеют выраженный функциональный смысл. По-видимому, основная функция пленки сводится к объединению нитей в структурное и функциональное целое. Структуры, названные многолучевыми агрегатами, обладают информационными свойствами и образуются перед сложными перегруппировками нитей. Такие структуры, как тяжи, образуются при изменении пленкой своего положения в пространстве. При образовании структур отмечено явление корреляции, например в структурных парах тяжи — оболочки газовых пузырей, тяжи — многолучевые агрегаты. Эти и некоторые другие особенности позволяют предполагать у пленки наличие явлений морфогенеза и, таким образом, рассматривать ее в качестве объекта организменного уровня целостности.

Несмотря на очевидные структурные различия и механизмы их реализации, нельзя не отметить принципиального сходства самого процесса морфогенеза и его составляющих на прокариотной и эукариотной основе. К ним относятся дифференцировки, корреляции, наличие явлений, подобных онтогенезу, элементов контроля над состоянием внутренней среды. Однако необходимо отметить, что цианобактериальная пленка в предлагаемой организменной трактовке отличается от других организмов рядом особенностей: дифференцировки являются обратимыми; у нее отсутствуют постоянные размеры и границы; образование структур в большинстве случаев взаимно не обусловлено в пространстве и времени; отсутствуют развитая внутренняя среда и дифференциация элементов, из которых образуются структуры пленки.

Сопоставляя время появления в геологической летописи двух групп макроскопических организмов (прокариотных и эукариотных) и уже на основании этого имея возможность сравнить степень развития морфогенетических процессов, нужно отметить, во-первых, что они сопоставимы, во-вторых, у прокариот эти процессы проявляются значительно раньше (более чем на 1,5 млрд лет) и, в-третьих, что у прокариот они, исходя из внешней морфологии, развиты в большей степени.

Наиболее древними многоклеточными эукариотами в настоящее время считаются обнаруженные в последние десятилетия *Grypania* (2,1 млрд лет), *Udokania* (1,9 млрд лет) и *Horodyskia* (1,8 млрд лет) (Розанов, 2004). Эти ископаемые, которые вполне соответствуют представлениям о наиболее примитивных многоклеточных эукариотах, обладают оформленностью строения не в большей степени, чем не только современные им строматолиты, но даже и наиболее древние постройки возрастом около 3,5 млрд лет. Более того, у эукариотных остатков морфологическая сложность иногда менее выражена, чем у строматолитов, например, из отложений группы Варравуна (Западная Австралия), поскольку помимо типичных для строматолитов округлых очертаний есть формы, имеющие участки как с прямолинейной составляющей, так и четко выраженными угловыми переходами между ними. По-видимому, в морфогенезе происходит согласование двух видов участков с прямолинейными составляющими — плоских базальных и конических вертикальных, и двух видов угловых переходов. Важно то, что эти формы являются унаследованными и повторяемыми (табл. 7).

Таким образом, возможность осуществлять морфогенез в макроскопических масштабах не является уникальным свойством эукариот, не связана со сложностью



А–В — возможные древнейшие эукариоты: А — *Horodyskia* (Fedonkin, Yochelson, 2002); Б — *Udokania* (Саютина, Вильмова, 1990); В — *Gyrania* (Walter et al., 1990); Г — палеоархейский строматолит (около 3,5 млрд лет), формация Варравуна, Западная Австралия (Hofmann, 2000).

их строения и, вероятнее всего, была приобретена эукариотами от прокариотных предков при происхождении.

Работа поддержана грантом РФФИ №08-04-00484.

Литература

- Белоусов Л. В. Основы общей эмбриологии. М. : Наука, 2005. С. 16–32.
- Комар В. А. Строматолиты верхнедокембрийских отложений севера Сибирской платформы и их стратиграфическое значение. М. : Наука, 1966. 122 с.
- Кондратьева Н. В. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Прокариотические водоросли / НАН Украины ; Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного. Киев, 1995. Вып. 1. Ч. 1. 235 с.
- Крылов И. Н. Строматолиты рифея и фанерозоя СССР. М., 1975. 243 с.
- Куприянова Е. В. и др. Карбоангидраза алкалофильной цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* // Микробиология. 2004. Т. 74. № 3. С. 307–311.
- Розанов А. Ю. Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Современные проблемы геологии : Тр. ГИН РАН. Вып. 565 / под ред. Ю. О. Гаврилова, М.Д. Хуторского. М. : Наука, 2004. С. 448–462.

- Саютина Т. А., Вильмова Е. С.* К вопросу о природе удоканий из докембрийских отложений удоканского комплекса // Палеонтологический журнал. 1990. № 1. С. 100–104.
- Сумина Е. Л.* Поведение нитчатых цианобактерий в лабораторной культуре // Микробиология. 2006. Т. 75. № 4. С. 532–537.
- Федонкин М. А.* Холодная заря животной жизни // Природа. 2000. № 9. С. 3–11.
- Fedonkin M., Yochelson E. L.* Middle Proterozoic (1.5 Ga) Horodyskia moniliformis Yochelson and Fedonkin, the oldest known tissue-grade colonial eucaryote // Smithsonian Contributions to Paleobiology. 2002. Vol. 94. P. 1–29.
- Hofmann H. J.* Archean stromatolites as microbial archives // Microbial Sediments / Hg. von R. E. Riding, S. M. Arwamik. Heidelberg : Springer-Verlag, 2000. P. 315–326.

To Morphogenetic Processes Occurrence Before the Eucaryots Appearance

E. L. Sumina, D. L. Sumin***

*Borissyak Palaeontological Institute RAS
Moscow, Russia: stromatolit@list.ru;

**Independent researcher
Moscow, Russia: Zhebrunova str., 5, 44

Morphogenetic processes are traditionally studied on multicellular eucaryots, now the known from 1.9 billion years deposits. But in the paleontology are known the stromatolites finds being first of macroscopic fossils. The stromatolites posses of a well diagnostic morphological time-stable signs and its evolution seems to have the directed and irreversible character. The experimental study of cyanobacterial film as a probable stromatolite-former indicated the presence of differentiation, correlations, elements of internal environment. All of them are the features of morphogenesis, but on procaryot base. As a most ancient stromatolites are known up to 3.5 billion years. We can assume that the morphogenetic processes had been accuring long before early eukaryotes have appeared.

Keywords: multicellular eucaryots, procaryots, morphogenesis, stromatolites, cyanobacterial film.

ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ ВЕНДСКИХ СЕДЕНТАРНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Е. А. Серезжникова

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Москва, Россия: serezhnikova@paleo.ru

По результатам исследования монотопных рядов (выборки фоссилий с поверхности единого слоя) и обобщения известных ранее данных о тафономии и морфологии вендских макроорганизмов предполагается, что в вендское время сложилось большинство стратегий прикрепления седентарного бентоса: 1) свободное обитание с возможной органической цементацией; 2) закрепление на поверхности дна с помощью каблучков прирастания и разнообразных инкрустаций; 3) фиксация нижних частей неглубоким погружением в осадок; 4) заякоривание в субстрате дисковидными и ризоидоподобными прикрепительными органами; 5) частичное погружение и обитание в осадке. Аноксия, сероводородное заражение — типичные для некоторых вендских субстратов условия — неблагоприятны для большинства рецентных организмов; вариант обитания в подобных обстановках — развитие в клетках, тканях или окружающих слизистых покровах сульфатредуцирующих или метанотрофных бактерий, как у современных симбиотрофных животных; о развитии симбиотрофии среди вендских организмов свидетельствует ряд косвенных признаков.

Ключевые слова: докембрий, венд, эдиакарская фауна, тафономия, палеоэкология.

Введение

Изучение вендских макроорганизмов во взаимодействии с уникальной средой их обитания дает возможность пополнить знания об одном из самых своеобразных этапов в истории развития жизни на Земле — венде — терминальном периоде докембрия, установленном академиком Б. С. Соколовым в 50-е гг. XX в. Специфическими особенностями бентали вендских морей называют обширное развитие микробиальных пленок на поверхности дна, низкую степень сортировки осадка, слабую переработку грунта донными организмами и, как следствие, резкий переход от аэрированной среды в толще воды к бескислородным обстановкам внутри осадка. Поверхности бактериальных пленок не характерны для обитания нынешних эвкариотных организмов; однако трудно понять структуру палеосообщества, не сравнив его с современным: без реконструкции способов питания, ярусности в распределении и т. п. Важным критерием в оценке достоверности таких сравнений служит установление специфических взаимоотношений «организм—субстрат» для неактуалистических вендских биоценозов. Как известно, фиксация на дне — важный аспект биологии и экологии бентосных организмов. Из-за бедности диагностическими признаками прикрепительных структур и разобщения частей организмов при захоронении эти образования не всегда кажутся значимым объектом исследования. Тем не менее анализ прикрепительных адаптаций позволяет охарактеризовать особенности морфологии, а поскольку прикрепительные органы чаще всего сохраняются *in situ*, можно установить место организмов в биотопе, проследить смену сообществ во времени и обнаружить возможные аналогии с фаунами фанерозоя.

Материал и методика

Вендские фоссилии обладают широким спектром тафономической изменчивости, поэтому детальное исследование и сравнение форм сохранности организмов сначала в пределах одного слоя, а затем и в удаленных местонахождениях можно называть основной методикой познания их морфологии и образа жизни. Подобный подход — сбор однотипных образцов из одного слоя и построение из них «монотопных рядов» — давно и широко используется для палеоботанических объектов (Harris, 1932; термин С. В. Мейена, 1966). Исследование докембрийского материала по этой схеме стало возможным благодаря широкомасштабным послойным раскопкам, которые впервые на вендских местонахождениях применил А. Ю. Иванцов (ПИН РАН) в конце 1990-х гг. Как и при работе на археологических объектах, в фоссилииеносных слоях выбирается перспективный участок в несколько квадратных метров, удаляются почвенный слой и пустая порода, а затем постепенно, пласт за пластом аккуратно снимаются, моются и просматриваются плитки песчаника и алевролита. Каждая вновь обнажающаяся площадка раскопа чаще всего представляет собой плиту, расщепленную трещинами будинажа наподобие мозаики; далее в лабораторных условиях из этой мозаики складываются фрагменты поверхности ископаемого дна. Этот метод трудоемкий и кропотливый, но в последние годы наиболее перспективные коллекции в Юго-Восточном Беломорье собираются именно так.

Тафономический и морфофункциональный анализ основных эволюционных типов вендского седентарного бентоса

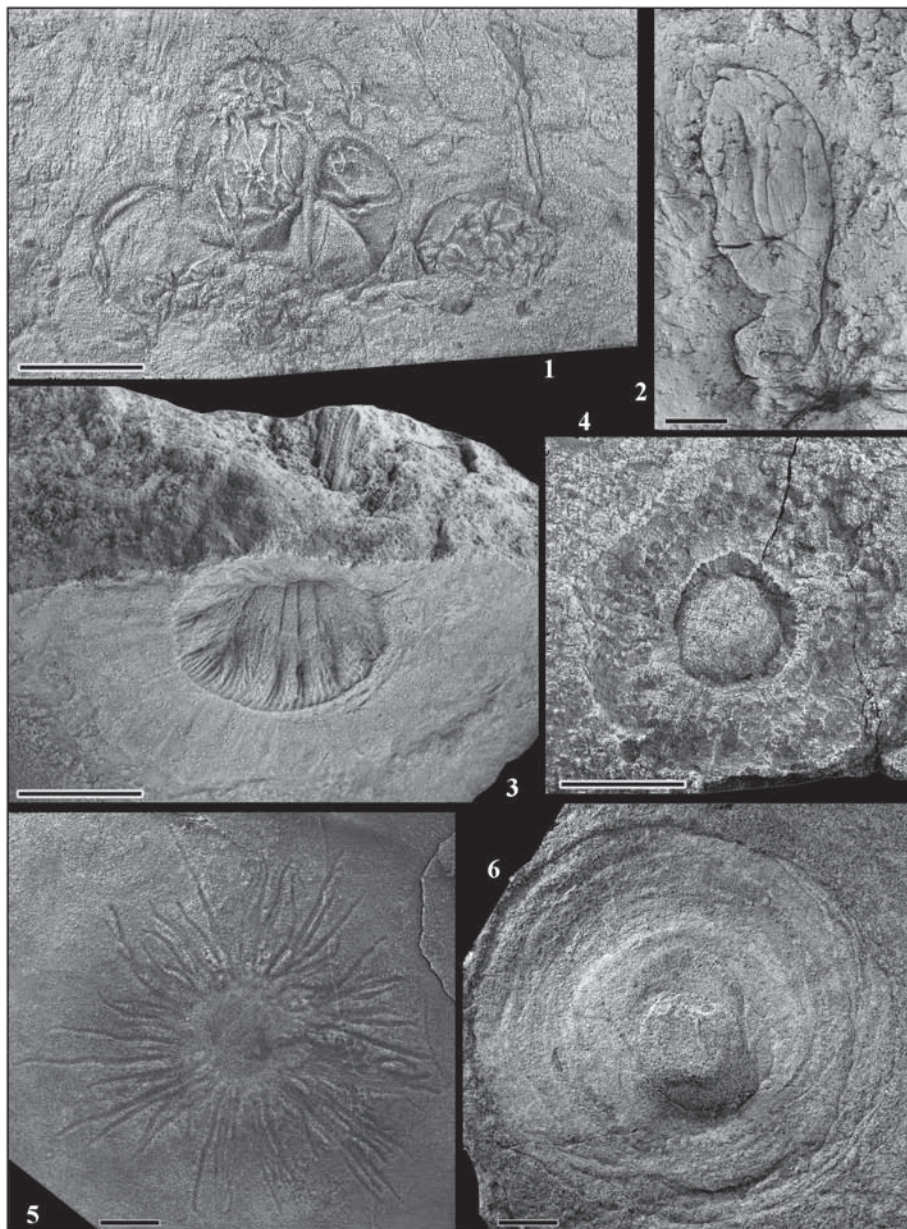
Очевидно, что обоснование представлений о внутреннем строении ископаемого организма нуждается в понимании процессов фоссилизации; описанию тафономических особенностей, как правило, отводится значительная часть публикаций по палеонтологии венда. Поскольку в современных условиях седиментации «эдиакарский» стиль сохранности организмов невозможен (Gehling, 1999), достоверность интерпретации зависит от корректного дешифрирования не только морфологических, но и тафономических признаков окаменелостей. На массовом материале из раскопок были проанализированы формы сохранности некоторых вендских седентарных организмов с разными стратегиями закрепления на разных батиметрических уровнях относительно поверхности субстрата. Большинство представителей вендского бентоса реконструируют и систематизируют неоднозначно, поэтому показалось излишним привести описание форм сохранности и их интерпретации: именно на их основе были составлены суждения о морфологии и месте в структуре сообщества. Поскольку для некоторых из приведенных форм характерны морфологические признаки губок и кишечнополостных, на нынешний момент нет резона рассматривать их систематически в пределах современных типов. Организмы сгруппированы по экологическому принципу — расположению относительно поверхности покрытого бактериальной пленкой субстрата, что впервые для вендского бентоса предложил А. Зейлахер, обосновав своеобразие эдиакарских обстановок и их абсолютное несходство с фанерозойскими (Seilacher, 1999).

Среди **организмов, свободно лежавших на поверхности субстрата со стратегией органической цементации**, можно назвать *Fedomia* Serezhnikova et Ivantsov, 2007 из верховской свиты Солзинского местонахождения Онежского полуострова,

сохраняющихся в виде простых односторонних негативных отпечатков (Serezhnikova, Ivantsov, 2007). Ориктоценоз этого местонахождения представлен многочисленными и разнообразными бентосными формами, в том числе и подвижными, что позволяет сделать заключение о прижизненном расположении организмов на поверхности осадка. Монотопный ряд *Fedomia* включает: 1) мелкие отпечатки с грубой нерегулярной складчатостью и выпуклыми незакономерно расположенными звездчатыми структурами; 2) плоские отпечатки с редкими негативными звездчатыми структурами и системой узких продольных субпараллельных борозд на поверхности; 3) уплощенные отпечатки с системой звездчатых негативных структур, которые располагаются на поверхности в виде более или менее упорядоченной сетки. В целом, остатки *Fedomia* — почти плоские негативные отпечатки овальных тел на подошве слоя, складчатые в той или иной степени, с характерными звездчатыми структурами (табл. 1, фиг. 1). Принимая во внимание названные формы сохранности, *Fedomia* реконструированы как губки с архаическими признаками — тонкой гладкой стенкой, однослойной незакономерно построенной и непрочно связанной скелетной решеткой, органическими спикулами. Хотя род *Fedomia* и непротиворечиво рассматривать среди Porifera, его не удастся поместить в рамки какого-либо фанерозойского таксона надродового уровня: 1) не были обнаружены трехмерные формы сохранности; 2) на отпечатках нет следов перфорации стенок; 3) спикুলоподобные образования не имеют выдержанного размера, непостоянна длина их лучей и углов между лучами; 4) спикুলоподобные элементы не встречаются на поверхности породы отдельно от отпечатков ископаемых. Тем не менее *Fedomia* — один из редчайших эдиакарских родов макрофауны, который можно сопоставить с родом из фанерозоя: мы сравнили его с *Eiffelia globosa* Walcott, 1920, таксоном, который в последних публикациях рассматривается как ключевой в понимании филогенетических отношений ранних губок (Botting, Butterfield, 2005).

Организмы со стратегией прикрепления к поверхности субстрата — *Vaveliksia* (Fedonkin, 1983) из ергинской свиты Зимнего берега Белого моря — губкоподобные мешковидные формы, сохраняющиеся на одной поверхности с остатками подвижного бентоса, в том числе следовыми площадками *Kimberella* и *Dickinsonia* (Иванцов и др., 2004). Большинство экземпляров *Vaveliksia* представляет собой односторонние позитивные отпечатки на подошве слоя неправильно-овальных тел, вытянутых в различной степени и выступающих над поверхностью содержащего их песчаника, с набором вариантов продольных и концентрических структур (табл. 1, фиг. 2). Вблизи одного из концов, либо непосредственно являясь его продолжением, либо на небольшом расстоянии, располагается округлая структура с вмятиной в центре и кольцевым возвышением по краю. На основании анализа представительных выборок, в противовес прежней интерпретации как кишечнополостных, предложено реконструировать *Vaveliksia* как губкоподобные формы с **дисковидными каблучками прирастания**, с мягкими либо построенными из включенных в органический матрикс частицами осадка стенками.

По-видимому, описанные выше формы — наиболее вероятные кандидаты на роль древних губок. Этому не противоречат и сведения о наличии в докембрийских породах биомаркеров губок без различимых макро- и микроостатков (McCaffrey et al., 1994). Хотя при обсуждении сомнительных губкоподобных форм было справедливо замечено, что пока на отпечатках не найдено спикул или каких-либо других



Фиг. 1. *Fedomia mikhaili* Serezhnikova et Ivantsov, 2007, экз. ПИН, № 4853/478-1, 2 (голотип), 3, 4; Архангельская область, Онежский п-ов, р. Солза, верхний венд, верховская свита.

Фиг. 2. *Vaveliksia vana* Serezhnikova, 2004, экз. ПИН, № 3993- 5222; Зимний берег Белого моря, район Зимнегорского маяка; верхний венд, ергинская свита.

Фиг. 3, 4. *Palaeophragmodictya spinosa* Serezhnikova, 2007, 3 — экз. ПИН, № 4853/418, 4 — экз. ПИН, № 4853/425; Архангельская обл., Онежский п-ов, р. Солза; верхний венд, верховская свита.

Фиг. 5. *Hiemalora pleiomorphus* Vodanjud, 1989, экз. ПИН, № 3995/251 (подошва слоя); северо-восток Сибирской платформы, Оленекское поднятие, венд, хорбусуонкская серия, хатыспытская свита.

Фиг. 6. *Ediacaria flindersi* Sprigg, 1947, экз. ПИН, № 3993/5287; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, верховская свита.

Масштабный отрезок — 1 см.

отчетливых скелетных элементов, можно с равной степенью вероятности считать такие организмы губками или отрицать такую интерпретацию (Xiao et al., 2002).

Организмы со стратегией инкрустации поверхности субстрата — *Palaeophragmodictya* Gehling et Rigby, 1996 из верховской свиты Солзинского местонахождения Онежского полуострова; обычные для них формы сохранности — комплексные отпечатки с изменчивым знаком рельефа (табл. 1, фиг. 3, 4). Представителей этого впервые описанного в докембрии по макроостаткам рода губок (Gehling, Rigby, 1996) на основании новых беломорских находок предложено интерпретировать как проблематичные организмы, у которых в форме *Palaeophragmodictya* фоссилизированы лишь прикрепительные диски (Сережникова, 2007а). Несмотря на то что у них описаны черты морфологии, присущие губкам (сетчатая решетка на поверхности диска, игольчатые радиальные структуры), общий план строения сближает их с кишечнополостными (в широком смысле). Беломорские *Palaeophragmodictya*, по-видимому, первые из найденных в докембрии седентарных организмов с элементами билатеральной симметрии, прослеженной в онтогенезе. Отсутствие регулярности в появлении радиальных элементов значительно понижает вероятность их родства с кишечнополостными, либо следует признать, что в венде кишечнополостные еще не приобрели свойственной им в последующие эпохи регулярности. Если уровень организации беломорских *Palaeophragmodictya* все же соответствует уровню кишечнополостных, то первичность их билатеральной симметрии может служить весомым аргументом в пользу гипотезы об изначальной билатеральности Cnidaria, согласующейся с выводами сравнительной анатомии и эмбриологии (Малахов, 2004).

Организмы со стратегией закоривания с помощью прикрепительных дисков — например, *Ediacaria* Sprigg, 1947 из верховской свиты Зимнего берега Белого моря, сохранившиеся комплексно, как отпечатки поверхности (табл. 1, фиг. 6) и ядра. «Циклические» формы, подобные *Ediacaria*, — сборная и проблематичная группа организмов, распространенных в классических вендских местонахождениях практически повсеместно; недавно большинство их объединено под родовым названием *Aspidella* Billings, 1872 (Gehling et al., 2000). На основании анализа беломорской коллекции *Ediacaria* интерпретированы как прикрепительные образования, прижизненно находившиеся под слоями осадка — фрагменты организмов неясного систематического положения, возможно, уровня организации кишечнополостных, с конечным, но неопределенным числом радиальных элементов, вероятным вегетативным размножением и циклическим ростом (Сережникова, 2005б). Если бы в Зимнегорском местонахождении у эдиакарий не сохранились заполненные осадком стебли, из которых при литификации образовались внутренние ядра, морфотип *Ediacaria* вполне бы уложился в таковой микробных колоний, недавно описанных Д. В. Гражданкиным и Г. Гердес (Grazhdankin, Gerdes, 2007). Поэтому сравнение морфологии остатков без восстановления тафономических переходов и онтогенетических изменений не всегда кажется убедительным. Очень трудно доказать

на разрозненных плоских округлых отпечатках, были ли они микробными колониями, поверхностями прикрепительных дисков и т. д.

Организмы со стратегией корневого закрепления в толще осадка — *Hiemalora* Fedonkin, 1982 из хатыспытской свиты северо-востока Сибирской платформы, сохраняющиеся в виде оттисков одной и той же поверхности в негативном и позитивном выражении (табл. 1, фиг. 5). Находки, определяемые как *Hiemalora*, описаны из множества вендских местонахождений, но нет уверенности, что все они представляют единственный таксон. Такие формы, как *Medusina filamentis* Sprigg, 1949, *Mawsonites spriggi* Glaessner et Wade, 1966, *Eoporpita medusa*, Wade 1972, *Hiemalora stellaris* Fedonkin, 1982, *Hiemalora pleiomorphus* Vodanjud, 1989 и др. — проблематичная группа организмов с характерными радиально расположенными образованиями, без других ярко выраженных диагностических признаков, поэтому известны самые противоречивые их реконструкции. Так, например, они представлялись в разное время медузоидами, остатками тел неизвестных животных, следами ползания, органами прикрепления стоявших на морском дне организмов, медузами, остатками простейших, близких к фораминиферам класса Xenophyophoria. По результатам исследования сибирской коллекции *Hiemalora* предложено реконструировать подобные остатки как базальные прикрепительные диски организмов неясного систематического положения, возможно, уровня организации Spongia или Coelenterata; прижизненно радиальные выросты этих дисков располагались в толще осадка, пронизывая разные его горизонты (Серезникова, 2005а). Недавно в верхнедокембрийских отложениях Концепшн (Conception) и Сент Джонс (St. John's) острова Ньюфаундленд обнаружены остатки перовидных организмов с базальной частью в виде прикрепительного диска с радиальными выростами (Hofmann et al., 2008) — как у рода *Hiemalora* из хатыспытской свиты Оленекского поднятия.

В целом, наиболее распространенными в венде прикрепительными приспособлениями были сложные инкрустации, комплексные диски и многоуровневые ризоиды (рис. 1), причем организмам — их обладателям — трудно найти аналогии среди современных животных. С другой стороны, все эти типы широко известны среди водных растений, которые активно используют субстрат не только для механического закрепления, но и для извлечения из него питательных веществ (например, Carpenter, 1990). С точки зрения биологической целесообразности не исключена аналогия функций сложных прикрепительных приспособлений вендских организмов и корневой системы растений, хотя, следуя принципам А. А. Любищева, морфологические структуры биологических объектов «лишь в частных случаях определяются выполняемыми функциями, а в более общем случае подчиняются некоторым математическим законам гармонии. В многообразии форм есть своя, не зависящая от функции упорядоченность» (цит. по: Мейен и др., 1977). Так, например, среди первых пельматозойных иглокожих описаны весьма разнообразные прикрепительные образования, трактуемые лишь как органы для удержания на (в) субстрате (Brett, 1981). Согласно тафономическим наблюдениям и морфологическим особенностям, при жизни прикрепительные структуры вендских организмов располагались и на поверхности субстратов, вставляя в бактериальные маты, и в толще осадков, иногда довольно рыхлых. Таким образом, разные части прикрепленных организмов взаимодействовали с принципиально разными факторами среды. Верхняя, наддонная, часть пребывала в аэрированной водной среде,

а погруженный в той или иной мере в осадок прикрепительный орган находился в условиях постоянной аноксии, что требовало соответствующих физиологических (биохимических) средств защиты от факторов химически агрессивной среды. По-видимому, такую роль могли играть симбиотические микроорганизмы (строгие или факультативные анаэробы), предположительно населявшие ткани прикрепительных органов (Сережникова, 2005а, б, 2007б).

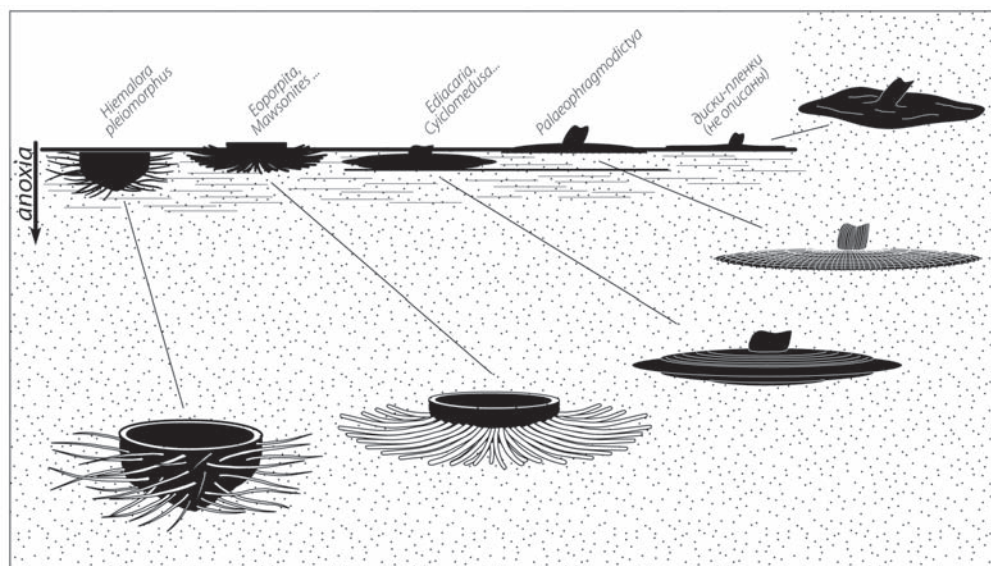


Рис. 1. Морфотипы вендских прикрепительных структур (схематические реконструкции, сделанные по материалам из обнажений верхнего венда Юго-Восточного Беломорья и Оленекского поднятия Сибирской платформы; по данным из: Сережникова, 2007б)

Симбиотические взаимодействия среди древнейших организмов относятся к вопросам проблематичным: бывшее присутствие связей непросто доказывать на ископаемом материале из-за очевидных ограничений, налагаемых неполнотой палеонтологической летописи. Тем не менее такую исследовательскую задачу необходимо ставить хотя бы потому, что согласно теории симбиогенеза симбиоз должен был являться весьма значимым процессом при становлении сложных биологических систем. Например, для современных губок установлено, что штаммы их симбиотических бактерий являются специфичными, они не обнаруживаются в окружающей воде, а у организмов из разных географических областей показывают иммунологическую совместимость. На основании этих фактов был сделан вывод о формировании симбиотических отношений на заре становления современных классов, то есть в докембрии (Wilkinson, 1984). О возможном присутствии симбионтов у докембрийских организмов ранее упоминалось неоднократно (Бурзин, 1993; McMenamin, 1998; Seilacher, 1999; Fedonkin, 2003 и др.). Ниже приведены некоторые косвенные признаки, вероятно, указывающие на непротиворечивость подобной трактовки, для сравнения, как антитезы, даются возможные «несимбиотические» объяснения этих признаков.

Разнообразие планов строения базальных органов, их сложная морфология, большая площадь соприкосновения с осадком. Прикрепительные диски по ярусному расположению в субстрате «копируют» корневую систему наземных растений, а по морфологии удивительно похожи на базальные диски бурых водорослей. Тем не менее вендские организмы большинством исследователей все же принято рассматривать как Metazoa, в том числе и из-за тафономических характеристик — вещество растительного происхождения сохраняется иначе. Радиальная симметрия и «медузоподобность» вендских «циклических» ископаемых были главными аргументами в пользу систематизации их как Coelenterata, однако при всей массе накопленного палеонтологического материала не известны отпечатки достоверных щупалец, ротового отверстия; лишь в единичных случаях наблюдаются следы внутренней (гастральной?) полости. Развитие различных выростов, пронизывающих осадок, пленочных поверхностей, увеличивающих площадь соприкосновения с осадком, можно рассматривать как признак симбиотрофности. *С другой стороны*, существование в высокодинамичных шельфовых обстановках и отсутствие каменного дна (hard-ground) современного облика могли быть ответственны за развитие сложных и разнообразных приспособлений для закрепления в субстрате.

Прижизненное положение в осадке. Аноксия, сероводородное заражение осадка, следы которого наблюдаются в вендских отложениях Юго-Восточного Беломорья (см., напр.: Dzik, 2003), являются неблагоприятными факторами для существования большинства организмов. Один из возможных вариантов существования в подобных обстановках — развитие в клетках, тканях или окружающих слизистых покровах, например, сульфатредуцирующих или метанотрофных бактерий, что характерно для многих современных организмов (см., напр.: Громов, 1998; Levin, 2003). Богатые органикой неаэрированные вендские осадки, по-видимому, служили источником соединений, пригодных для хемотрофного питания за счет окисления соответствующими бактериями соединений серы и/или метана. *С другой стороны*, от губительного воздействия среды могут предохранять мощные слизистые образования, наличие которых также не исключено у вендских организмов.

Гигантизм. Некоторые вендские прикрепительные структуры достигают значительных размеров, в целом гигантизм считается отличительной чертой представителей вендской биоты (Fedonkin, 2003). Гигантизм современных животных связан, в том числе, и с развитием бактериальных симбионтов, как, например, у большинства обитателей гидротермальных областей (см. Малахов, 1997), рифостроящих кораллов и др. *С другой стороны*, так называемый «полярный гигантизм» характерен для организмов холодноводных бассейнов и вызван изобилием микропланктона (Fedonkin, 1996).

Рост. Доказано, что некоторым эдиакарским организмам присущ неограниченный (Peterson et al., 2003) изометрический (Runnegar, 1982) рост, не характерный для многоклеточных животных, но свойственный грибам, микробным колониям. Если придерживаться взгляда о метазойной природе эдиакарских организмов, не стоит отказываться от предположения, что именно бактериальные симбионты придавали своеобразие процессам роста, делая их отличными от привычных «метазойных» схем. Циклический рост, например, у Anthozoa, связан с разной сезонной, дневной активностью симбионтов, а у бактериальных колоний он вызван суточными химическими циклами. Кроме того, вендские организмы с прикрепительными структурами, по-видимому, росли достаточно быстро, так как их остатки

часто находят в шельфовых фациях с высокими скоростями осадконакопления. *С другой стороны*, если речь идет об отдельных органах, изометрический рост имеет широкое распространение, а циклические процессы роста чаще всего связаны с чередованием климатических условий.

Преимущественная фоссилизация прикрепительных дисков. Трудности при систематизации вендских организмов возникают, в том числе, из-за разобщенности остатков, причем отдельные прикрепительные структуры, изредка с фрагментами стебля, сохраняются в большинстве ориктоценозов. Доказано, что микроорганизмы играют важную роль в процессах фоссилизации (Бактериальная палеонтология, 2002). Было обосновано предположение, что специфические симбиотические бактерии губок, например, ответственны за пиритизацию в процессе сульфат-редукции при разложении тканей (Reitner, Shuman-Kindel, 1997), поэтому не исключено, что гипотетические симбиотические бактерии прикрепительных дисков в какой-то мере содействовали их избирательной фоссилизации. *С другой стороны*, в обстановках развития бактериальных матов создаются исключительные условия для фоссилизации мягких тканей (Wilby et al., 1996), а высокие концентрации захороненного органического вещества и железа способствуют быстрой посмертной пиритизации (Petrovich, 2001). Кроме того, в высокодинамичных обстановках прикрепительные структуры, например, ордовикских стебельчатых иглокожих, ветвистых мшанок и прочих также сохраняются преимущественно и отдельно от верхних частей.

Резкая смена фаунистических комплексов по разрезу отмечается повсеместно как характерная особенность вендских и эдиакарских разрезов (Федонкин, 1985, Gehling et al., 2000). Возможными объяснениями этой картины, вероятно, являются как многофакторность условий, необходимых для создания «живых» субстратов, так и постепенное обеднение этих субстратов — снижение концентрации метана и/или сероводорода. *С другой стороны*, резкая смена комплексов по разрезу связана с жизнью в высокодинамичных обстановках, с катастрофическими событиями — штормами, вулканическими проявлениями и т. п. (см. напр.: Gehling, 1999). Кроме того, в аноксичных богатых органикой слоях условия для фоссилизации неблагоприятны, так как происходит очень быстрое разложение органического вещества (Petrovich, 2001), и таким образом создаются предпосылки для весьма избирательной фоссилизации.

Одновременное сокращение площадей микробильных поверхностей и исчезновение вендской биоты на границе кембрия свидетельствует о значительной зависимости вендских организмов от характера субстрата, а именно с началом кембрия связывают «революцию субстратов» (см., напр.: Seilacher, 1999). *С другой стороны*, с наступлением фанерозоя произошла глобальная перестройка биосферы, что было вызвано как внутренними, так и внешними факторами (см. напр.: Butterfield, 2007).

Неоднозначность систематизации. Вендские ископаемые характеризуются рядом специфических признаков, из-за которых появляется множество интерпретаций их облика и систематического положения. Может быть, именно симбиотическому взаимодействию с бактериями некоторые вендские ископаемые обязаны развитием этих специфических признаков. Так, например, установить систематическую принадлежность некоторых обитателей экстремальных обстановок по взрослым особям, без изучения личинок, не всегда возможно (Малахов, 1997); у современных вестиментифер только после внедрения бактерий в личинку происходит развитие симбиотрофного органа, трофосомы, с последующим апоптозом некоторых

тканей и органов, служивших личинке (Nussbaumer et al., 2006). С другой стороны, как многоклеточные животные, несколько отличающиеся от современных, большинство вендских организмов удастся систематизировать среди существующих типов (Glaessner, 1984, Федонкин, 1985). Своеобразное фрактальное строение и отсутствие очевидных современных аналогов многих представителей вендской биоты стало основанием для выделения их в новый тип гигантских многоядерных простейших (Seilacher et al., 2003). Особенности фоссилизации (незначительное по смертное уплотнение организмов), роста и морфологическое сходство (развитие концентрических колец и радиальных структур) не противоречат отнесению некоторых вендских организмов к лишайникам (Retallack, 1994), бактериальным колониям (Grazhdankin, Gerdes, 2007) или грибам (Peterson et al., 2003).

По-видимому, совокупность приведенных выше признаков может служить косвенным доказательством существования симбиотрофии у вендских организмов, а влиянию бактериальных симбионтов можно приписать развитие особенностей, дающих повод для разночтений при систематизации. Выводы подкреплены результатами исследований современных организмов, живущих в симбиозе с сульфатредуцирующими, метанотрофными, фотосинтезирующими бактериями, открытием взаимного влияния геномов симбионтов.

Сравнительная характеристика прикрепительных адаптаций вендского седентарного бентоса

Среди фанерозойских организмов известно 7 палеоэкологических стратегий прикрепления к субстрату (Thayer, 1975, 1983): 1) стратегия «снегоступа», препятствующая погружению организма в глубь осадка (“snowshoe” strategy); 2) стратегия «айсберга», при которой значительная часть организма находится в осадке (“iceberg” strategy); 3) стратегия заякоривания с помощью прикрепительных дисков (holdfast strategy); 4) стратегия прикрепления к твердому субстрату (hard substrate attachment strategy); 5) стратегия свободного обитания на поверхности осадка (resting strategy); 6) стратегия «шипа», при которой нижняя часть организма неглубоко погружена в осадок и зафиксирована в нем (“sticker” strategy); 7) стратегия прикрепления к поверхности осадка (sediment attachment strategy). В дальнейших работах по изучению особенностей прикрепления фанерозойских организмов (Dornbos, 2006; Dornbos et al., 2005,) установлено, что первые 4 из перечисленных типов характерны для мягких субстратов фанерозойского типа с отдельными обстановками развития твердых субстратов, а остальные — для микробиально консолидированных позднепротерозойских и раннесреднекембрийских субстратов.

По приведенным выше, в разделе об основных этологических типах вендского седентарного бентоса, данным и литературному обзору, основными стратегиями прикрепления в венде можно считать: 1) свободное обитание с возможной органической цементацией (*Fedomia*, Serezhnikova, Ivantsov, 2007); 2) закрепление на поверхности осадка с помощью каблучков прирастания (*Vaveliksia*, Иванцов и др., 2004) и разнообразных инкрустаций (*Palaeophragmodictya*, Серезникова, 2007а); 3) закрепление нижних частей неглубоким погружением в осадок (трубковидные *Cloudina*, по данным Seilacher, 1999 и конические *Thectardis*, по данным Clapham et al., 2004); 4) заякоривание в толще осадков дисковидными (*Ediacaria*, Серезникова, 2005б) и ризоидоподобными (*Hiemalora*, Серезникова, 2005а) прикрепительными

органами; 5) частичное погружение в осадок (*Nemiana*, по данным Leonov, 2007) и обитание в осадке (представители группы *Petalonama* — *Pteridinium*, *Namalia*, *Ernietta*, *Swartpuntia*, *Rangia*, по данным Grazhdankin, Seilacher, 2002, 2005). Таким образом, в вендских последовательностях были широко развиты не только «позднепротерозойские» (1–3), но и «фанерозойские» (4–6) способы обитания на мягких грунтах. Если данные по тафономии и морфологии упомянутых организмов интерпретированы корректно, можно заключить, что уже в венде сложилось большинство стратегий обитания на мягких и твердых грунтах.

Среди вендских прикрепительных адаптаций наблюдается ярусность: возможно, что чем более низкий структурный этаж был способен освоить организм, тем теснее была его связь с субстратом и тем более зависимым в отношении субстрата он был. Наиболее распространенная вендская стратегия закрепления — постоянное и прочное заякоривание вблизи поверхности и в толще осадка разнообразными прикрепительными органами (рис. 2). Большинству подобных форм трудно подобрать аналогии среди ныне живущих организмов (Seilacher et al., 2003 и др.). Напротив, черты сходства с фанерозойскими организмами можно найти лишь среди единичных таксонов (например, *Fedomia*), по-видимому, наиболее изолированных от микробиальных субстратов. Это вполне согласуется с выводами о кардинальном различии вендских и кембрийских экосистем (Seilacher, 1999; Butterfield, 2007). В течение относительно недолгого времени существования эдиакарских сообществ происходило изменение стратегии закрепления в грунте. Так, например, в хорошо изученных авалонских разрезах была реконструирована идеализированная сукцессия (Clapham et al., 2003): от вариантов с преимущественной инкрустацией поверхности — к максимальному разнообразию в среднем ряду и сокращению количества вариантов в терминальных частях, где основным типом становится закрепление с помощью дисков. Для седентарных организмов вендской биоты в целом можно

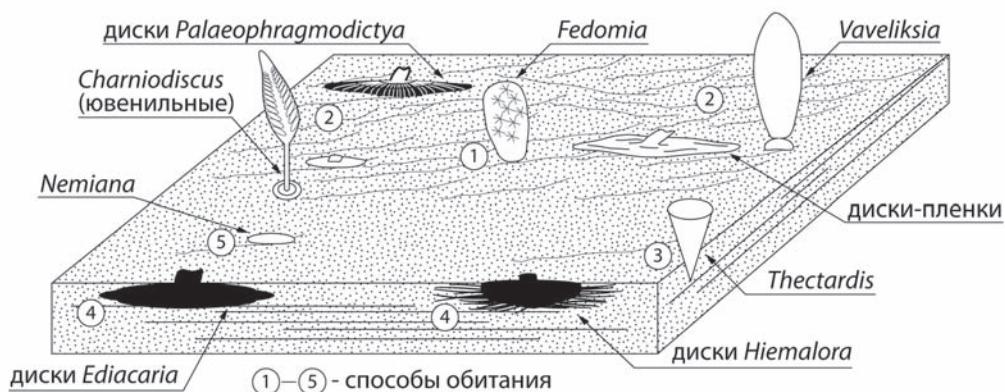


Рис. 2. Схема предполагаемых способов обитания вендских седентарных организмов: 1 — свободное обитание с возможной органической цементацией; 2 — закрепление на поверхности осадка с помощью каблукочков прирастания и разнообразных инкрустаций; 3 — фиксация нижних частей неглубоким погружением в осадок; 4 — заякоривание в толще осадков дисковидными и ризоидоподобными прикрепительными органами; 5 — частичное погружение и обитание в осадке

наблюдать сходный тренд: для ранних этапов (биота авалонского типа) характерно меньшее разнообразие, чем для последующих (биоты беломорского и эдиакарского типа), в дальнейшем число вариантов сокращается, а основной стратегией становится закрепление при помощи разнообразных дисков (биота сибирского типа) и в терминальных частях (биота намского типа) — стабилизация при погружении в осадок либо свободное обитание (в зависимости от авторских реконструкций). Некоторую недостоверность этой картине придает неопределенность трактовки большинства «циклических» ископаемых, которые встречаются и в самых древних, и в самых молодых вендских последовательностях, они могут быть остатками организмов неясного систематического положения либо органами прикрепления, что пока невозможно установить из-за неполноты летописи. Сходная схема описана у иглокожих, у которых известно несколько способов обитания на мягких грунтах — микробиаально зафиксированных и рыхлых, а также на твердых субстратах (см. напр.: Brett, 1981; Dornbos, 2006). Так, среди эдриоастероидей и криноидей раннего и среднего кембрия с разными схемами фиксации к карбону сохранились лишь группы, приспособленные к обитанию на твердых субстратах, что было объяснено увеличением биотурбации в мягких осадках и формированием твердых субстратов (Dornbos, 2006). Разнообразие способов прикрепления вендских организмов к концу протерозоя также сокращается; это может быть связано и с внутренними причинами развития системы признаков, и с изменениями вблизи вендо-кембрийской границы целого ряда факторов, описанных в классических трудах по палеонтологии докембрия (Соколов, 1972; Федонкин, 1985; Seilacher, 1999; Butterfield, 2007 и др.).

Выражаю искреннюю благодарность Б. С. Соколову, М. А. Федонкину, А. Ю. Иванцову (ПИН РАН) за предоставленный в мое распоряжение уникальный материал и разносторонние консультации, А. В. Мазину — за фотосъемку образцов. Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (пр. № 08-05-00801, 08-05-90211-Монг_а), программы Научные школы Российской Федерации НШ-4156.2008.5, программы «Проблемы зарождения биосферы Земли и ее эволюции» Президиума РАН П-15.

Литература

- Бактериальная палеонтология* / под ред. А. Ю. Розанова. М. : ПИН РАН, 2002. 188 с.
- Бурзин М. Б. Микробные бентосные сообщества позднего венда // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы / под ред. А. Ю. Розанова. М. : Наука, 1993. С. 282–293.
- Громов Б. В. Эндоситобионты клеток животных // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 2. С. 73–78.
- Иванцов А. Ю., Малаховская Я. Е., Сережникова Е. А. Некоторые проблематики из вендских отложений Юго-Восточного Беломорья // Палеонтологический журнал. 2004. № 1. С. 3–9.
- Малахов В. В. Вестиментиферы — автотрофные животные // Соросовский образовательный журнал. 1997. № 9. С. 18–26.
- Малахов В. В. Новые взгляды на происхождение билатерально симметричных животных // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 5. С. 335–346.
- Мейен С. В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). М. : Наука, 1966. 184 с.

- Мейен С. В., Соколов Б. С., Шрейдер Ю. А. Классическая и неклассическая биология. Феномен Любищева // Вестник АН СССР. 1977. № 10. С. 112–124.
- Серезжникова Е. А. Новая интерпретация ископаемых отпечатков *Niemaloga* из вендских отложений Оленекского поднятия (Северо-восток Сибирской платформы) // Бюллетень МОИП. Отд. геол. 2005а. Т. 80. Вып. 3. С. 26–32.
- Серезжникова Е. А. Вендские эдиакарии Зимнего берега Белого моря: новые находки и новые реконструкции // Палеонтологический журнал. 2005б. № 4. С. 46–55.
- Серезжникова Е. А. *Palaeophragmodictya spinosa* sp. nov. — новый билатеральный седентарный организм из венда Юго-Восточного Беломорья // Палеонтологический журнал. 2007а. № 4. С. 16–24.
- Серезжникова Е. А. Прикрепительные диски вендских организмов как симбиотрофные структуры // Рассвет и закат вендской (эдиакарской) биоты. Происхождение современной биосферы : Тр. Международной конференции по проекту 493 МПГК, 20–31 августа 2007 г. / под ред. М. А. Семихатова. М. : ГЕОС, 2007б. С. 28–33.
- Соколов Б. С. Вендский этап в истории Земли // XXIV сессия МГК : докл. совет. геол. 1972. С. 114–124.
- Федонкин М. А. Систематическое описание вендских Metazoa // Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1 : Палеонтология. М. : Наука, 1985. С. 70–106.
- Botting J. P., Butterfield N. J. Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil *Eiffelia globosa*, Walcott // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2005. Vol. 102. № 5. P. 1554–1559.
- Brett C. E. Terminology and functional morphology of attachment structures in pelmatozoan echinoderms // Lethaia. 1981. Vol. 14. P. 343–370.
- Butterfield N. J. Macroevolution and macroecology through deep time // Palaeontology. 2007. Vol. 50. Pt. 1. P. 41–55.
- Carpenter R. C. Competition among marine macroalgae: a physiological perspective // Journal of Phycology. 1990. Vol. 26. P. 6–12.
- Clapham M. E., Narbonne G. M., Gehling J. G. Paleocology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland // Paleobiology. 2003. Vol. 29. P. 527–544.
- Fedonkin M. A. Cold-water cradle of animal life // Paleontologicheskii Zhurnal (English version). 1996. Vol. 30. № 6. P. 669–673.
- Fedonkin M. A. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // Paleontological Research. 2003. Vol. 7. № 1. P. 9–41.
- Dornbos S. Q. Evolutionary palaeocology of early epifaunal echinoderms: Response to increasing bioturbation levels during the Cambrian radiation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2006. Vol. 237. P. 225–239.
- Dornbos S. Q., Bottjer D. J., Chen J. Y. Paleocology of benthic metazoans in the Early Cambrian Maotianshan Shale biota and Middle Cambrian Burgess Shale biota: evidence for the Cambrian substrate revolution // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2005. Vol. 220. P. 47–67.
- Dzik J. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities // Integrative & Comparative Biology. 2003. Vol. 43. P. 114–126.
- Gehling J. G. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks // Palaios. 1999. Vol. 14. № 1. P. 40–57.
- Gehling J. G., Narbonne G. M., Anderson M. M. The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella ter-ranovica* // Palaeontology. 2000. Vol. 43. Pt. 3. P. 427–456.
- Gehling J. G., Rigby J. K. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia // Journal of Paleontology. 1996. Vol. 70. № 2. P. 185–195.
- Glaessner M. F. The Dawn of Animal Life. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1984. 244 p.
- Grazhdankin D., Gerdes G. Ediacaran microbial colonies // Lethaia. 2007. Vol. 40. P. 201–210.

- Grazhdankin D., Seilacher A.* Underground Vendobionta from Namibia // *Palaeontology*. 2002. Vol. 45. Pt. 1. P. 57–78.
- Grazhdankin D., Seilacher A.* A re-examination of the Nama-type Vendian organism *Rangaea schneiderhoehni* // *Geological Magazin*. 2005. Vol. 142. № 4. P. 1–12.
- Harris T. M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Description of seed plants incertae sedis, together with a discussion of certain cycadophyte cuticles // *Medd. om Grønland*. 1932. Vol. 85. № 5. P. 1–133.
- Hofmann H. J., O'Brien S. J., King A. F.* Ediacaran biota on Bonavista peninsula, Newfoundland, Canada // *Journal of Paleontology*. 2008. Vol. 82. № 1. P. 1–36.
- Leonov M. V.* Comparative taphonomy of Vendian genera *Beltanelloides* and *Nemiana*: taxonomy and lifestyle // *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota* / eds. by P. Vickers-Rich, P. Komarower. Geological Society, London, Special Publications. 2007. Vol. 286. P. 259–267.
- Levin L. A.* Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia // *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 2003. Vol. 41. P. 1–45.
- McCaffrey M. A., Moldovan J. M., Lipton P. A., Summons R. E., Peters K. E.* Paleoenvironmental implications of novel C30 steranes in Precambrian to Cenozoic age petroleum and bitumen // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1994. Vol. 8. P. 529–532.
- McMenamin M. A. S.* The Garden of Ediacara: Discovering the First Complex Life. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1998. 295 p.
- Nussbaumer A. D., Fisher C. R., Bright M.* Horizontal endosymbiont transmission in hydrothermal vent tubeworms // *Nature*. 2006. Vol. 441. P. 345–348.
- Peterson K. J., Waggoner B., Hagadorn J. W.* A Fungal Analog for Newfoundland Ediacaran Fossils? // *Integrative and Comparative Biology*. 2003. Vol. 43. P. 127–136.
- Petrovich R.* Mechanisms of fossilization of the soft-bodied and lightly armored faunas of the Burgess shale and of some other classical localities // *American Journal of Science*. 2001. Vol. 301. P. 683–726.
- Reitner J., Shumann-Kindel G.* Pyrite in Mineralized Sponge Tissue — Product of Sulfate Reducing Sponge-related Bacteria? // *Facies*. 1997. Vol. 36. P. 272–284.
- Retallack G. J.* Were the Ediacaran fossils lichens? // *Paleobiology*. 1994. Vol. 20. P. 523–544.
- Runnegar B. N.* Oxygen requirements, biology and phylogenetic significance of the late Precambrian worm Dickinsonia, and the evolution of the burrowing habit // *Alcheringa*. 1982. V. 6. P. 223–229.
- Seilacher A.* Biomat-Related Lifestyles in the Precambrian // *Palaios*. 1999. Vol. 14. P. 86–93.
- Seilacher A., Grazhdankin D., Legouta A.* Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists // *Palaeontological Research*. 2003. Vol. 7. № 1. P. 43–54.
- Serezhnikova E. A., Ivantsov A. Yu.* *Fedomia mikhaili* — A new spicule-bearing organism of sponge grade from the Vendian (Ediacaran) of the White Sea, Russia // *Paleoworld*. 2007. Vol. 16. P. 319–324.
- Thayer C. W.* Morphologic adaptations of benthic invertebrates to soft substrata // *Journal of Marine Research*. 1975. Vol. 33. P. 177–189.
- Thayer C. W.* Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos // *Biotic Interactions in Recent and Fossil Communities* / ed. by M. J. S. Tevesz, P. L. McCall. N. Y. : Plenum Press, 1983. P. 479–625.
- Wilby P. R., Briggs D. E. G., Bernier P., Gaillard C.* Role of microbial mats in the fossilization of soft tissues // *Geology*. 1996. Vol. 24. № 9. P. 787–790.
- Wilkinson C. R.* Immunological evidence for the Precambrian origin of bacterial symbioses in marine sponges // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 1984. Vol. 220. P. 509–517.
- Xiao S., Yuan X., Steiner M., Knoll A.* Macroscopic carbonaceous compressions in a Terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohu biota, South China // *Journal of Paleontology*. 2002. Vol. 76. № 2. P. 347–376.

Attachment Adaptations of Vendian Sedentary Organisms

E. A. Serezhnikova

Palaeontological Institute, Russian Academy of Sciences
Moscow, Russia: serezhnikova@paleo.ru

Based on the results of taphonomic analysis of monotopic series, representative samples of specimens collected from a single fossiliferous layer we can conclude that most attachment adaptations to the substrate had already emerged in the Vendian time: 1) fixation on the substrate surface by the organic gluing; 2) attachment to the substrate with a sucker-like structures and peculiar incrustations; 3) fixation with pointed basal parts inserting into the microbially bound sediment; 4) anchoring into the sediment by discoidal and rhizoid-like holdfasts; 5) partial submergence into the sediment and infaunal life habit. Anoxia, a hydrosulphuric contamination of the sediment which traces are observed in the Vendian sediments of the South-Eastern White Sea Region, are unfavourable factors for the majority of living organisms. One of possible ways of existence in the like environments, is a development of sulfate-reducing or methanotrophic bacteria in cells, tissues or surrounding mucous coverings, which is characteristic of many recent organisms. Some indirect features allow us to interpret the attachment disks of Vendian organisms as symbiotrophic structures.

Keywords: Precambrian, Vendian, Ediacaran fauna, taphonomy, palaeoecology.

ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ФАНЕРОЗОЙСКОЙ БИОТЫ: ФАКТЫ И МОДЕЛИ

А. В. Марков, А. В. Коротаев***

*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Москва, Россия: markov_a@inbox.ru;

**Российский государственный гуманитарный университет
Москва, Россия: akorotayev@mail.ru

Динамика разнообразия фанерозойской биоты традиционно описывается при помощи экспоненциальных и логистических моделей, заимствованных из теории динамики популяций. Однако модель гиперболического, или квадратичного, роста коррелирует с реальными палеонтологическими данными лучше, чем экспоненциальные и логистические модели. По аналогии с макросоциологическими моделями, описывающими гиперболический рост населения Земли, а также на основе имеющихся палеонтологических данных мы предполагаем, что гиперболический рост биоразнообразия в фанерозое объясняется нелинейной положительной обратной связью второго порядка между ростом числа таксонов и усложнением структуры сообществ. Эта связь может реализовываться двояко. Рост таксономического богатства сообществ (альфа-разнообразия) может способствовать как снижению вероятности вымирания таксонов, входящих в эти сообщества, так и повышению вероятности появления новых таксонов. Реальность обоих механизмов подтверждается результатами математического анализа имеющихся глобальных палеонтологических баз данных. Гиперболический рост биоразнообразия свидетельствует о том, что важную роль в макроэволюции могут играть не только конкурентные, но и «кооперативные» взаимоотношения между эволюционирующимикладами. Макроэволюционная «кооперация» может проявляться как в повышении устойчивости сообществ, так и в том, что возникновение новых видов способствует появлению новых ниш, которые могут быть заполнены следующим «поколением» новых видов. Эволюция биоразнообразия, таким образом, может рассматриваться как самоускоряющийся, эскалационный процесс.

Ключевые слова: биоразнообразие, фанерозой, гиперболический рост, альфа-разнообразие, положительные обратные связи.

Работая над теорией естественного отбора, Дарвин опирался на ряд идей, разработанных в рамках общественных наук (труды Т. Мальтуса, Г. Спенсера, А. Смита). В дальнейшем заимствование идей чаще шло в обратном направлении: из биологии — в социальные науки. Однако и сегодня модели, разработанные социологами, могут найти применение в эволюционной биологии. Примером является модель гиперболического, или квадратичного, роста, широко применяемая в демографии и макросоциологии для описания долгосрочной динамики народонаселения (Foerster et al., 1960; Капица, 1992, 1999; Коротаев и др., 2005а, б; Kremer, 1993; Cohen, 1995; Johansen, Sornette, 2001). Гиперболический рост характерен для сложных нелинейных самоорганизующихся систем, связанных внутренними взаимодействиями. В данной статье рассматриваются факты, свидетельствующие о соответствии динамики разнообразия фанерозойской морской биоты (ФМБ) и фанерозойской континентальной биоты (ФКБ) модели гиперболического роста (Марков, Коротаев, 2007, 2008, 2009; Markov, Korotayev, 2007). Гиперболический рост биоразнообразия

позволяет предположить, что эволюция биоты представляет собой процесс с положительной обратной связью второго порядка. В развитии человечества до самого последнего времени подобная связь реализовалась благодаря научно-техническому и культурному прогрессу (включая прогрессивные изменения в структуре человеческих сообществ), который вплоть до 1970-х гг. способствовал росту населения и в свою очередь стимулировался этим ростом. В развитии биоты аналогичные связи, по-видимому, реализуются через прогрессивные изменения в структуре сообществ. Возможная природа этих связей рассматривается в настоящей статье.

Материалом для работы послужили сведения из следующих глобальных палеонтологических баз данных: 1) база данных Дж. Сепкоски (<http://strata.geology.wisc.edu/jack/>), содержащая сведения о стратиграфическом распространении родов фанерозойских морских животных; 2) сводка Сепкоски по стратиграфическому распространению семейств морских животных (Sepkoski, 1992); 3) база данных The Fossil Record — 2 (Benton, 1993), содержащая сведения о стратиграфическом распространении семейств ископаемых организмов (как морских, так и континентальных); 4) палеобиологическая база данных (The Paleobiology Database, ПБД), включающая детальную информацию о примерно 75 тысячах палеонтологических коллекций со всего мира (<http://paleodb.org/>). Каждая «коллекция» в ПБД содержит ископаемые одного возраста и из одного местонахождения и включает несколько «нахождений» (=список таксонов). Каждое «нахождение» представляет собой зарегистрированный факт присутствия того или иного рода в слое данного возраста в данном местонахождении. Подробные описания используемых массивов данных и методов количественного анализа, а также обсуждение проблемы достоверности палеонтологических данных (с выводом о допустимости их использования для анализа наиболее общих количественных закономерностей макроэволюции и динамики разнообразия) опубликованы нами ранее (Марков, Коротаев, 2007, 2008, 2009; Markov, 2009).

Краткий обзор моделей

Фанерозойская динамика биоразнообразия традиционно описывается при помощи ряда простых моделей, заимствованных из теории динамики популяций. Наиболее популярны экспоненциальные и логистические модели и их комбинации (Sepkoski, 1991; Sepkoski, Kendrick, 1993; Benton, 1999).

Экспоненциальные («экспансионистские») модели основаны на предположении, что рост числа родов в норме идет в геометрической прогрессии (скорость роста разнообразия прямо пропорциональна разнообразию): $dN/dt = kN$. В такой модели таксоны уподобляются особям, размножающимся в условиях избытка ресурсов, причем численность «потомства» прямо пропорциональна числу «родителей». В роли «ресурсов» выступают свободные экологические ниши. Главным фактором, сдерживающим рост разнообразия, представляется способность организмов осваивать новое экологическое пространство (Benton, 1995). Экспоненциальный рост характеризует развитие системы с положительной обратной связью первого порядка, которая в данном случае заключается в том, что каждый таксон является потенциальным предком новых таксонов — потомков. Рост числа «родителей» ведет к росту числа «потомков», что в свою очередь увеличивает число потенциальных «родителей» в следующем «поколении».

Логистические, или «равновесные», модели основаны на идее о том, что разнообразие не может расти до бесконечности, а должно асимптотически стремиться к некому пределу. В простейшем варианте предполагается, что при очень низком уровне разнообразия скорость роста постоянна, а по мере приближения к максимуму она снижается и выходит на плато (Benton, 1999): $dN/dt = k(N_{max} - N)$. В более сложном варианте предполагается, что при низком уровне разнообразия рост идет экспоненциально; по мере приближения к максимуму рост замедляется так же, как в предыдущем случае: $dN/dt = k(N_{max} - N)N$. Такая модель дает сигмоидальную траекторию роста разнообразия и представляет собой, фактически, совмещение двух предыдущих моделей. Логистический рост характеризует развитие системы с отрицательной обратной связью: с ростом разнообразия сокращается объем доступного экологического пространства (свободных ниш), что ведет к замедлению роста. Таксоны, как и в экспоненциальной модели, уподобляются размножающимся особям с той разницей, что их численность регулируется количеством «ресурсов» (ниш) (Марков, Наймарк, 1998; Sepkoski, 1991).

Иногда рассматриваются также стохастические (Марков, 2001; Sepkoski, 1994; Cornette, Lieberman, 2004) и колебательные, или периодические, модели (Марков, Наймарк, 1998; Алексеев и др., 2001; Раутиан, Сенников, 2001; Raup, Sepkoski, 1984; Rohde, Muller, 2005). Наличие в динамике биоразнообразия стохастических и периодических составляющих вовсе не исключает наличия в ней также и генерального тренда, который может быть описан, в частности, экспоненциальной, логистической или гиперболической моделью (Rohde, Muller, 2005; Марков, Коротаев, 2009).

По мнению М. Бентона (Benton, 1999), вопрос о предпочтении экспоненциальной или логистической модели затрагивает основу нашего понимания эволюции: эволюционирует ли вид, будучи зажатым в тесные рамки межвидовых взаимодействий (точка зрения «равновесия»), или же эволюция тормозится только способностью видов осваивать новое экологическое пространство (точка зрения «экспансионизма»). Дискуссия сосредоточилась на обсуждении плюсов и минусов экспоненциальных и логистических моделей, при этом другие типы моделей (в том числе гиперболическая) остались вне сферы внимания дискутирующих сторон (Benton, 1995; Courtillot, Gaudemer, 1996; Lane, Benton, 2003).

Корреляция реальных палеонтологических данных с экспоненциальными и логистическими моделями обычно невысока. Чтобы повысить ее, в ряде работ фанерозой подразделяется на отрезки, для каждого из которых подбирают подходящие параметры либо экспоненциальной, либо логистической модели (Sepkoski, 1991; Miller, 1998; Benton, 1999). Ясно, что при достаточно большом числе таких отрезков можно получить практически любую картину динамики разнообразия, в том числе и ту, которая реально наблюдается в летописи.

Модель гиперболического роста в приложении к биоразнообразию

Динамика разнообразия ФМБ коррелирует с гиперболической моделью лучше, чем с экспоненциальной, на уровне родов (рис. 1а), а также видов и семейств (Марков, Коротаев, 2007; Markov, Korotayev, 2007). Рассматривать всю фанерозойскую диверсификацию как единый экспоненциальный тренд предлагал М. Бентон (Benton, 1995). Однако простая гиперболическая модель описывает макродинамику числа семейств, родов и видов значительно лучше, чем экспоненциальная

(см. табл.). Существенно, что для получения приемлемых коэффициентов корреляции с экспоненциальными и логистическими моделями фанерозой приходилось резать на куски, подбирая для каждого свои параметры (см. выше), тогда как в случае с гиперболической моделью этого не требуется: вся фанерозойская история укладывается в единый гиперболический тренд.

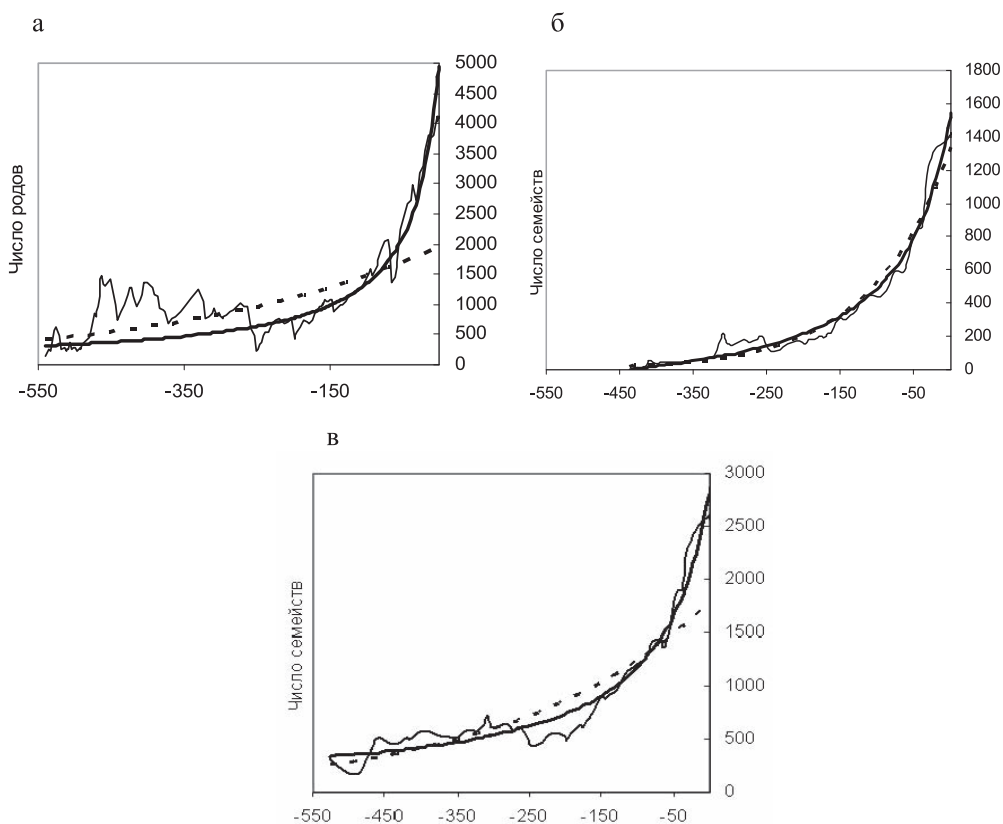


Рис. 1. Динамика разнообразия фанерозойской биоты: *а* — число родов морских организмов; *б* — число семейств континентальных организмов; *в* — общее число семейств (морские + континентальные). По горизонтальной оси — время до современности (млн лет). Толстая сплошная линия — гиперболический тренд, пунктир — экспоненциальный тренд (оптимальные параметры моделей подобраны методом наименьших квадратов)

Динамика числа семейств ФКБ хорошо описывается экспоненциальной моделью, однако простая гиперболическая модель описывает ее еще лучше (рис. 1 б; табл. 1). Это справедливо и для динамики числа родов, которую за неимением прямых данных можно реконструировать на основе закономерностей, прослеживающихся в численных соотношениях таксонов разного ранга в ископаемой летописи (Марков, 2003; Марков, Коротаев, 2008).

Соответствие динамики биоразнообразия экспоненциальной и гиперболической моделям на разных таксономических уровнях

	Таксономический уровень		
	Семейства	Роды	Виды
Биота			
Морская	0,77 / 0,56	0,85 / 0,46	<i>0,91 / 0,51</i>
Континентальная	0,95 / 0,87	<i>0,94 / 0,86</i>	?
Вся	0,96 / 0,80	<i>0,95 / 0,67</i>	?

Примечание: первое число в каждой клетке соответствует значению R^2 для гиперболической, второе — для экспоненциальной модели. Курсивом выделены значения, полученные не для эмпирических, а для реконструированных (гипотетических) графиков динамики разнообразия.

Совокупная динамика разнообразия всей фанерозойской биоты (морской и континентальной) на уровне семейств соответствует гиперболической модели намного лучше, чем экспоненциальной (рис. 1 а; табл. 1). На наш взгляд, максимальная корреляция именно совокупной динамики разнообразия всей биоты с гиперболической моделью отражает тот факт, что биосфера развивалась в фанерозое во многих отношениях как единая система, в которой эволюционные изменения отдельных элементов (в том числе диверсификация тех или иных групп) были взаимосвязаны.

Положительные обратные связи второго порядка в демографии и макросоциологии

Соответствие динамики разнообразия фанерозойской биоты модели гиперболического роста позволяет предположить существование в эволюции биоразнообразия положительной обратной связи второго порядка. Чтобы ответить на вопрос о возможной природе этой связи, целесообразно вначале рассмотреть другие системы, для которых характерен гиперболический рост. Одной из таких систем является человечество. Тот факт, что численность населения Земли в 1–1958 гг. н. э. росла гиперболически, был открыт еще фон Ферстером и его коллегами (Foerster et al., 1960). В дальнейшем было показано, что гиперболический рост населения мира прослеживается и в течение многих тысяч лет до н. э. (Капица, 1992, 1999; Kremer, 1993). Был предложен целый ряд математических моделей, объясняющих гиперболический рост населения Земли как результат нелинейной положительной связи второго порядка между демографическим и технологическим ростом (Подлазов, 2002; Коротаев и др., 2005а, б; Kremer, 1993; Cohen, 1995; Tsirel, 2004). Рассмотрим самую простую из этих моделей (Korotayev, 2005), близкую к предложенной ранее С. Цирелем (Tsirel, 2004). Блок-схема модели представлена на рис. 2 а. Модель исходит из следующих допущений:

1) на протяжении большей части существования человечества рост его численности на каждый данный момент времени был ограничен потолком несущей способности Земли, обусловленным наблюдаемым в данный момент уровнем

развития жизнеобеспечивающих технологий. Потолок несущей способности Земли повышался в результате развития жизнеобеспечивающих технологий. Следовательно, скорость роста численности человечества была прямо пропорциональна темпам роста уровня развития жизнеобеспечивающих технологий;

2) относительные темпы роста уровня развития жизнеобеспечивающих технологий прямо пропорциональны численности населения Земли («Чем больше людей, тем больше изобретателей»; при прочих равных условиях в 10 раз большее число людей будет в тенденции делать в 10 раз большее число сопоставимого уровня изобретений); при этом абсолютные темпы технологического развития также пропорциональны и самому уровню развития технологий (обоснование данного положения см.: Kuznets, 1960; Kremer, 1993; Jones, 1995, 2005 и др.).

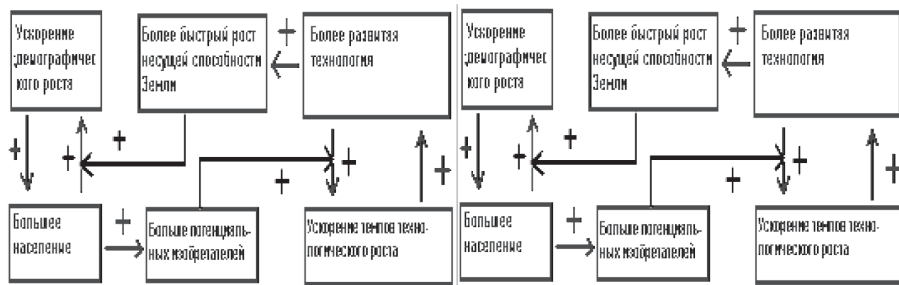
Эти допущения можно представить в виде математической модели, имеющей вид системы из двух дифференциальных уравнений, из которых следует, что скорость роста народонаселения должна расти пропорционально квадрату численности населения ($dN/dt = aN^2$). Результаты компьютерной симуляции с использованием такой модели показали высокую корреляцию между предсказанными и наблюдаемыми значениями величины народонаселения (Коротаев и др., 2007; Марков, Коротаев, 2009). Решением дифференциального уравнения $dN/dt = aN^2$ является гиперболическое уравнение вида $N_t = 1/a(t_0 - t)$. Таким образом, нелинейная положительная обратная связь второго порядка между демографическим и технологическим развитием генерирует именно гиперболическую динамику.

О природе положительных обратных связей, регулирующих рост биоразнообразия

Положительная обратная связь первого порядка в динамике популяций — это простейший принцип «больше родителей — больше потомков». Подобная связь может работать и в ходе биологической диверсификации, поскольку каждый таксон может стать предком других таксонов, и чем выше разнообразие, тем больше потенциальных предков. Подобная связь может порождать экспоненциальный рост. При гиперболическом росте должен существовать дополнительный ускоряющий механизм. Иными словами, увеличение числа таксонов должно создавать дополнительные стимулы для еще более быстрой диверсификации. В развитии человечества, как говорилось, эту роль выполняет связь между социально-технологическим и демографическим развитием.

Мы предполагаем, что гиперболический рост разнообразия объясняется аналогичным образом, а именно через положительную обратную связь между ростом разнообразия и структурой сообществ (больше родов — выше альфа-разнообразие, т. е. число родов в сообществе — сообщества становятся более устойчивыми — снижается темп вымирания родов — разнообразие растет быстрее). Возможен и второй механизм положительной обратной связи — через рост вероятности создания новых ниш и соответственно более высокий темп появления новых родов. Иными словами, мы предполагаем, что в сообществах с большим числом видов вероятность вымирания вида ниже, а вероятность появления нового вида — выше, чем в сообществах с небольшим числом видов (рис. 2 б).

а



б

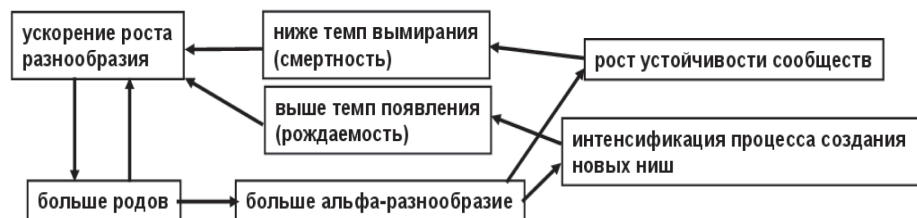


Рис. 2. Блок-схема положительных обратных связей, обеспечивающих гиперболический рост народонаселения (а) и биоразнообразия (б)

Усложнение сообществ может способствовать снижению темпов вымирания родов

Рассмотрим вначале первый механизм — через снижение вероятности вымирания. Действительно, рост родового разнообразия ФМБ шел во многом за счет увеличения средней продолжительности существования родов и постепенного накопления в биоте долгоживущих устойчивых родов (рис. 3; Марков, 2000, 2001, 2002). Средняя продолжительность существования семейств тоже неуклонно росла в течение фанерозоя как в ФМБ, так и в ФКБ (Марков, Коротаев, 2008, 2009). Таким образом, следует обсудить возможные причины роста устойчивости родов, проявляющегося в снижении их «смертности», в первую очередь те из них, которые связаны с ростом биоразнообразия. Вопрос можно сформулировать так: может ли рост биоразнообразия приводить к росту устойчивости родов, и если да, то почему?

Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что в течение фанерозоя происходило поэтапное усложнение структуры морских сообществ. Об этом свидетельствует, в частности, ступенчатый рост альфа-разнообразия (среднего числа видов и родов в сообществе). Р. Бамбах (Bambach, 1977) и Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1988) проанализировали видовые списки нескольких сотен хорошо изученных фанерозойских бентосных сообществ и обнаружили, что альфа-разнообразие в венде

и кембрии было невысоким и мало менялось со временем, несмотря на резкие изменения таксономического состава биоты. Вторая «ступень» соответствует длительному интервалу от начала ордовика до мела; в течение этого интервала альфа-разнообразие было примерно в 1,5 раза выше, чем в кембрии, и почти не менялось со временем. Последний крупный «скачок» произошел в палеогене, когда альфа-разнообразие выросло вдвое и стабилизировалось на этом новом уровне.

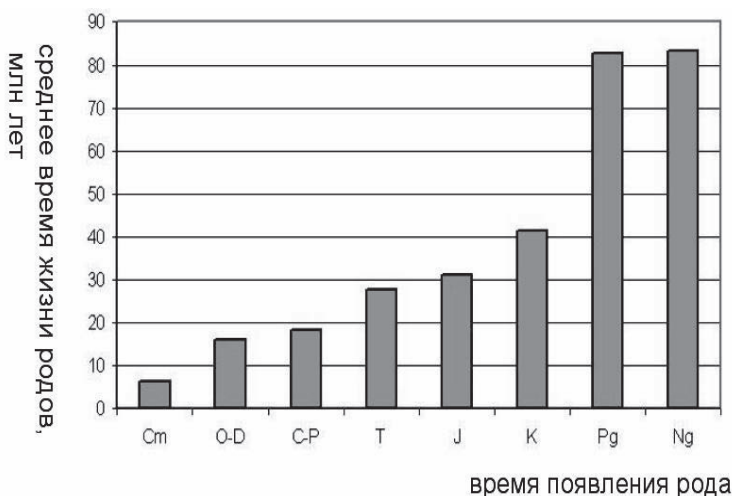


Рис. 3. Рост средней продолжительности существования родов (вертикальная ось) в зависимости от времени их появления. Cm — кембрий, O-D — ордовик — девон, C-P — карбон — пермь, T — триас, J — юра, K — мел, Pg — палеоген, Ng — неоген. Для невымерших родов вместо реальной использовалась «ожидаемая» продолжительность существования, вычисленная на основе известных темпов вымирания в кайнозой (по данным из: Марков 2000, 2001, 2002)

С появлением больших баз данных по палеонтологическим коллекциям появилась возможность проверить, не является ли рост альфа-разнообразия артефактом, обусловленным различиями в степени сохранности и изученности отложений разного возраста. Полученные результаты в целом свидетельствуют о высокой степени достоверности наблюдаемой картины ступенчатого роста альфа-разнообразия (Powell, Kowalewski, 2002; Bush, Bambach, 2004; Markov, 2009).

Есть основания полагать, что рост альфа-разнообразия может приводить к росту устойчивости сообществ и снижению вероятности вымирания входящих в их состав таксонов (May, 1973; McCann, 2000; Naeem, Wright, 2003). По мере усложнения сообщества происходит не только рост его таксономического разнообразия. Усложнение структуры ниш, более четкое разделение функций между видами (что отражается, в частности, в росте равномерности количественного распределения видовых обилий (Powell, Kowalewski, 2002)) ведут к развитию компенсаторных механизмов, построенных по принципу отрицательной обратной связи. Так, при снижении численности какого-то компонента сообщества появляется множество

факторов, стремящихся вновь повысить его численность (улучшается кормовая база данного вида, становится меньше хищников и паразитов). В результате сообщество придает своим элементам — нишам, таксонам и морфотипам — повышенную устойчивость, способность лучше противостоять непредсказуемым изменениям среды. Предполагается, что сложное, высокоразвитое сообщество способно поддерживать свой гомеостаз в широких пределах колебаний внешних условий; в нем может осуществляться кондиционирование среды обитания (Пономаренко, 1993).

Для эмпирической проверки предположения о том, что рост альфа-разнообразия сообществ может способствовать росту средней продолжительности существования родов, входящих в эти сообщества, нами были сопоставлены два количественных показателя: 1) L — продолжительность существования рода; 2) D — среднее число родов в коллекциях, в которых встречен данный род. Величина D использовалась в качестве приблизительной оценки степени приспособленности рода к жизни в сложном (или простом) биотическом окружении, к жизни в сообществах с высоким или низким альфа-разнообразием. Тесная связь величины D с альфа-разнообразием подтверждается тем обстоятельством, что динамика среднеродового показателя D в течение фанерозоя (рис. 4) в точности воспроизводит ступенчатый рост альфа-разнообразия морских сообществ, описанный Бамбахом и Сепкоски (Bambach, 1977; Sepkoski, 1988).

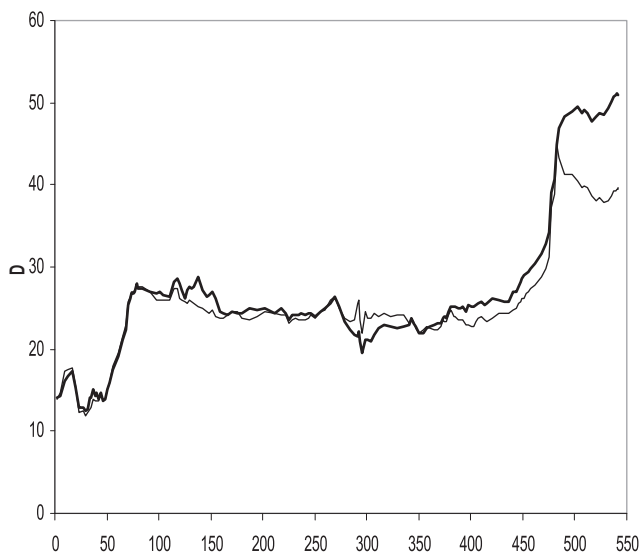


Рис. 4. Изменения среднего значения D морских родов (вертикальная ось) в течение фанерозоя. По горизонтальной оси — время от начала кембрия (млн лет). Толстая линия: все роды, интервал существования которых датирован в базе данных Сепкоски с точностью не меньшей, чем до яруса ($N = 15503$). Тонкая линия: роды, встреченные только в коллекциях, происходящих из литифицированных пород ($N = 8674$). Сходство кривых свидетельствует об отсутствии сильного влияния литифицированности пород на наблюдаемую динамику. График точно воспроизводит ступенчатый рост альфа-разнообразия морских сообществ, описанный Бамбахом и Сепкоски (Bambach, 1977; Sepkoski, 1988)

Анализ глобальных палеонтологических баз данных показал, что положительная корреляция между D и L действительно существует (рис. 5) и является устойчивой к ряду погрешностей при оценке величин L и D (Markov, 2009). Удалось показать, что данная корреляция не является «побочным продуктом» влияния следующих факторов: 1) степени литифицированности пород, от которой во многом зависит сохранность ископаемых и «исследовательское усилие», требующееся для их сбора и идентификации; 2) глубинного градиента; 3) палеоширотного градиента; 4) различной частоты встречаемости разных таксонов в ископаемой летописи; 5) параллельного роста средней продолжительности существования таксонов и среднего альфа-разнообразия сообществ в течение фанерозоя (Markov, 2009). Это позволило сделать вывод о том, что наблюдаемая положительная корреляция между L и D , по-видимому, не является артефактом и несет в себе «биологический сигнал». Высокое альфа-разнообразие, по-видимому, действительно в тенденции снижает вероятность вымирания родов.

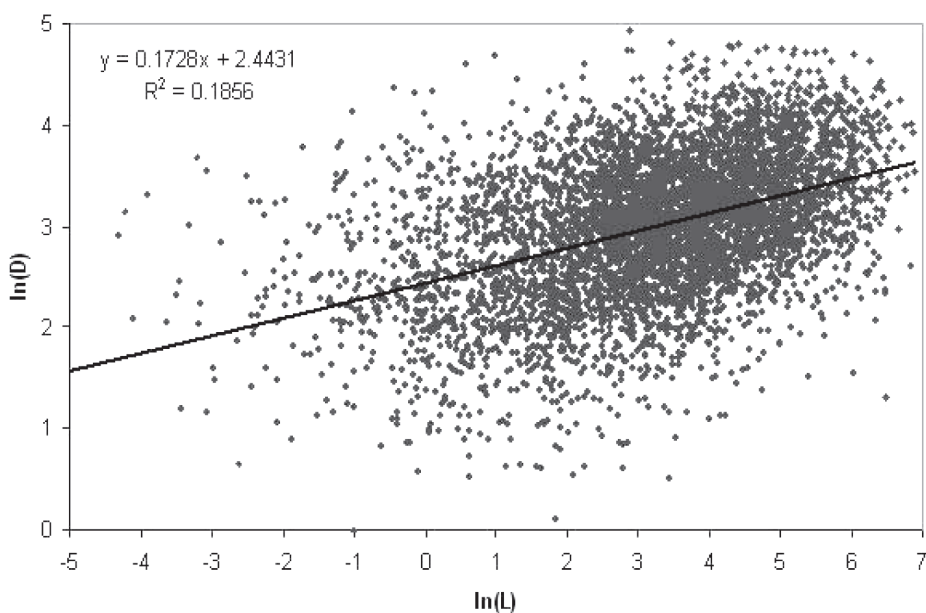


Рис. 5. Соотношение $\ln(L)$ (горизонтальная ось) и $\ln(D)$ (вертикальная ось) для родов, присутствующих не менее чем в 10 коллекциях ПБД ($N = 5569$)

Тем самым впервые удалось продемонстрировать для минувших геологических эпох существование взаимосвязи между разнообразием и устойчивостью сообществ. Эта взаимосвязь активно обсуждается экологами, но до сих пор ее изучали только на современном материале (McCann, 2000; Naeem, Wright, 2003; Markov, 2009).

Таким образом, удалось подтвердить первую из двух предполагаемых положительных обратных связей, которая действует через снижение темпов вымирания.

Усложнение сообществ может способствовать росту темпов появления новых родов

Второй предполагаемый механизм ускорения роста биоразнообразия действует не через снижение «смертности» (темпов вымирания), а через рост «рождаемости» (темпов родообразования) (рис. 2 б).

Теоретически влияние альфа-разнообразия на темпы диверсификации может быть как положительным, так и отрицательным. *Положительное* влияние может иметь место благодаря коэволюционным процессам, ведущим к «согласованной диверсификации» (co-cladogenesis) и «созданию ниш» (niche construction) (Odling-Smee et al., 2003; Emerson, Kolm, 2005). Так, появление нового вида потенциальных жертв может повысить вероятность появления новых видов специализированных хищников и паразитов. Это может приводить к «цепным реакциям» видообразования. Данное явление недавно было наглядно продемонстрировано на примере североамериканской мухи-пестрокрылки *Rhagoletis pomonella*, личинки которой изначально развивались в плодах боярышника, и паразитирующих на ней наездников *Diachasma alloeum*. Привезенные европейскими поселенцами в Америку в XVII в. яблони стали стимулом для разделения «боярышниковых» мух на два вида, один из которых остался приуроченным к боярышнику, а другой перешел на новое кормовое растение. Появление нового вида мух, в свою очередь, стимулировало дивергенцию наездников, у которых тоже наметилось разделение исходного вида на две частично изолированные популяции, каждая из которых специализировалась на одном из двух видов жертв (Forbes et al., 2009). Подобные явления, вероятно, играли важную роль и в прошлом, особенно в периоды ускоренной диверсификации биоты, такие как кембрийский «взрыв», ордовикская радиация, сопряженная диверсификация цветковых растений, насекомых и млекопитающих в мелу — палеогене и др. (Rozhnov, 2002; Emerson, Kolm 2005; Benton, Emerson 2007).

Результаты анализа количественного распределения видовых обилий в морских сообществах в течение фанерозоя говорят о том, что в мезо-кайнозойских сообществах по сравнению с палеозойскими появление новых видов, по-видимому, приводило к более существенному расширению доступного экологического пространства и повышало вероятность внедрения в сообщество дополнительных видов (Wagner et al., 2006).

Подобные эффекты делают сходство механизмов, ответственных за гиперболический рост разнообразия ФМБ и населения мира, еще более полным, поскольку суммарное экологическое пространство ФМБ аналогично несущей способности Земли в демографии. Если виды способны расширять доступное экологическое пространство сообщества, создавая новые ниши, то их можно уподобить «изобретателям» из социально-демографических моделей, чьи изобретения увеличивают несущую способность Земли.

Отрицательное влияние роста альфа-разнообразия на темпы диверсификации может проявиться в результате «насыщения» сообществ видами в результате видообразования и миграции извне. Концепция насыщенности сообществ, получившая математическое обоснование в рамках островной биогеографии Р. Мак-Артура и Э. Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967), разрабатывается в экологии начиная с середины XX в. (Элтон, 1960; Loreau, 2000). Она основана на представлении о том, что экологическое (нишевое) пространство сообщества не может дробиться до бесконеч-

ности. В палеобиологии представления Мак-Артура и Уилсона получили развитие в равновесных (логистических) моделях динамики биоразнообразия (см. выше), рассматривающих биоту Земли как единое сообщество, периодически достигающее стадии насыщения таксонами и заполнения большинства экологических ниш, в результате чего процессы диверсификации затухают. Периодически происходившие в истории Земли экологические кризисы (Красилов, 1986) необходимы для возобновления видо- и родообразования и дальнейшего роста альфа-разнообразия.

Мы попытались оценить соотношение положительного и отрицательного влияния альфа-разнообразия на диверсификацию путем сопоставления динамики следующих двух показателей: 1) B — удельной скорости появления новых родов и 2) показателя D , который отражает альфа-разнообразие. В данном случае величина D вычислялась не для каждого рода в отдельности, а для крупных таксонов (типов и классов). Мы исходили из предположения, что в случае преобладания положительного влияния альфа-разнообразия на диверсификацию колебания величин B и D в пределах данного крупного таксона должны происходить более или менее синхронно; преобладание отрицательного влияния должно порождать противофазную динамику.

Как выяснилось, в эволюции большинства групп морских животных преобладали периоды положительной корреляции D и B (Марков и др., 2010). Иными словами, когда сообщества становились богаче, диверсификация усиливалась, и наоборот. Так было не всегда: у многих групп в те или иные периоды наблюдается отрицательная корреляция, то есть противофазные изменения D и B . Распределение периодов положительной и отрицательной корреляции различается у разных таксонов. Однако в целом периоды, когда альфа-разнообразие способствует ускорению диверсификации, преобладают над периодами, когда оно, наоборот, тормозит диверсификацию. По-видимому, это означает, что в течение большей части фанерозоя морские сообщества не были насыщенными, и коэволюционные механизмы играли более важную роль, чем эффект насыщения сообществ.

Таким образом, удалось получить некоторые подтверждения того, что обе предполагаемые положительные связи действительно существуют и в какой-то мере влияют на эволюцию биоразнообразия. Рост таксономического богатства сообществ, по-видимому, может способствовать как снижению темпов вымирания, так и росту темпов диверсификации.

Проблема выхода систем из режимов с обострением

Гиперболический рост разнообразия или народонаселения не может продолжаться вечно, так как гиперболически растущий показатель в определенный момент времени должен стать бесконечно большим. Когда Х. фон Ферстер и его коллеги давали своей статье (Foerster et al., 1960) ее знаменитое название — «Судный день: пятница, 13 ноября 2026 г.», они вовсе не имели в виду, что население Земли в этот день действительно может стать бесконечным. Из этой статьи вытекал прямо противоположный прогноз — наблюдавшийся вплоть до 1960 г. на протяжении многих веков гиперболический рост мирового населения должен испытать в самые ближайшие годы радикальную трансформацию и смениться на принципиально иной тип демографической макродинамики. Этот прогноз стал блестяще оправдываться уже через несколько лет после публикации статьи фон Ферстера и его коллег

(Коротаев и др., 2007, с. 14–22). Мир-Система начала свой выход из режима с обострением. При этом выводить ее из режима с обострением стала та же самая сила, которая ее в этот режим и ввела, — ускоряющийся технологический рост. Этот рост (включающий в себя и развитие медицинских технологий) вплоть до достижения точки перегиба в кривой демографического перехода оказывал свое решающее воздействие на макродемографическую динамику через снижение смертности. Вместе с тем дальнейший технологический (и обусловленный им экономический) рост ведет к усилению действия таких мощных факторов снижения рождаемости, как грамотность (в особенности женская), развитие системы социального обеспечения, совершенствование средств и методов планирования семьи, их все большая доступность и т. п. Снижение смертности вскоре достигает пороговых значений, после чего смертность даже начинает несколько расти (из-за старения населения), и в дальнейшем свое главное воздействие на мировую демографическую динамику технологический рост оказывает уже именно через снижение рождаемости, что ведет ко все большему замедлению темпов роста численности населения мира и, таким образом, выводит Мир-Систему из режима с обострением (Коротаев и др., 2007).

На приведенных графиках динамики разнообразия в правой части, соответствующей кайнозою и особенно его второй половине (последние 30 млн лет), заметно выполаживание, отражающее замедление роста разнообразия (рис. 1). Его можно интерпретировать двояко: либо как временное замедление, за которым может последовать новое ускорение роста, либо как начало необратимого выхода биоты из режима с обострением. Наблюдаемое во второй половине кайнозоы замедление роста разнообразия может быть связано и с климатическими факторами (глобальное похолодание на рубеже эоцена и олигоцена), и с «таксономическим насыщением» среды, особенно на высших таксономических уровнях, и с прогрессирующим ростом эволюционной устойчивости таксонов и сообществ (Щербаков, 2005). Даже в том случае, если кайнозойское замедление является временным, вполне очевидно, что дальнейший гиперболический рост разнообразия смог бы продолжаться не более нескольких десятков миллионов лет. Позже начавшаяся эволюция континентальной биоты, вероятно, должна была бы выйти из режима с обострением с некоторым запозданием относительно морской биоты.

Заключение

Модель гиперболического роста хорошо описывает фанерозойскую динамику разнообразия морской биоты на уровне семейств, родов и видов, а также континентальной биоты и всей биоты в целом на уровне семейств и родов. По аналогии с макросоциологическими моделями, описывающими гиперболический рост населения Земли, а также на основе имеющихся палеонтологических данных мы предполагаем, что гиперболический рост биоразнообразия в фанерозое объясняется нелинейной положительной обратной связью второго порядка между ростом числа таксонов и изменениями структуры сообществ. Эта связь может реализовываться двояко: рост общего разнообразия биоты и отдельных сообществ (альфа-разнообразия) может способствовать как снижению вероятности вымирания таксонов, так и повышению вероятности их появления: больше таксонов — выше альфа-разнообразие (среднее число таксонов в сообществе) — сообщества становятся более сложными и устойчивыми — снижается скорость вымирания и (или)

растет скорость появления — разнообразие растет быстрее — больше таксонов — выше альфа-разнообразие и т. д. Анализ глобальных палеонтологических баз данных подтверждает реальность обоих предполагаемых механизмов. По-видимому, рост альфа-разнообразия действительно может способствовать снижению темпов вымирания родов и росту темпов их появления.

Гиперболический рост биоразнообразия свидетельствует о том, что важную роль в эволюции могут играть не только конкурентные, но и кооперативные взаимоотношения между эволюционирующимикладами. Макроэволюционная «кооперация» может проявляться как в повышении устойчивости сообществ, так и в том, что возникновение новых видов способствует появлению новых ниш, которые могут быть заполнены следующим «поколением» новых видов. Эволюция биоразнообразия, таким образом, может рассматриваться как самоускоряющийся, эскалационный процесс.

Работа выполнена при поддержке Программ Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем, Подпрограмма II» и РФФИ (проект 09-05-01009).

Литература

- Алексеев А. С., Дмитриев В. Ю., Пономаренко А. Г.* Эволюция таксономического разнообразия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5. М. : ГЕОС, 2001. 126 с.
- Катица С. П.* Математическая модель роста населения мира // Математическое моделирование. 1992. Т. 4. № 6. С. 65–79.
- Катица С. П.* Общая теория роста человечества. М. : Наука, 1999. 190 с.
- Коротаев А. В., Малков А. С., Халтурина Д. А.* Законы истории: Математическое моделирование исторических макропроцессов (Демография. Экономика. Войны). М. : УРСС/КомКнига, 2005а. 344 с.
- Коротаев А. В., Малков А. С., Халтурина Д. А.* Компактная математическая макро модель технико-экономического и демографического развития Мир-Системы (1–1973 гг.) История и синергетика: Математическое моделирование социальной динамики. / под ред. С. Ю. Малкова, А. В. Коротаева. М. : УРСС/КомКнига, 2005б. С. 6–48.
- Коротаев А. В., Комарова Н. Л., Халтурина Д. А.* Законы истории. Вековые циклы и тысячелетние тренды. Демография. Экономика. Войны. М. : УРСС/КомКнига, 2007. 256 с.
- Красилов В. А.* Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. 138 с.
- Марков А. В.* Возвращение Черной Королевы, или Закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журнал общей биологии. 2000. Т. 61. № 4. С. 357–370.
- Марков А. В.* Новый подход к моделированию динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62. № 6. С. 460–471.
- Марков А. В.* О механизмах роста таксономического разнообразия морской биоты в фанерозое // Палеонтологический журнал. 2002. № 2. С. 3–13.
- Марков А. В.* Соотношение таксонов разных рангов в ископаемой летописи и реконструкция видового разнообразия морской биоты фанерозоя // Палеонтологический журнал. 2003. № 2. С. 1–10.
- Марков А. В., Бондарев А. А., Винарский М. В.* Взаимосвязь альфа-разнообразия сообществ и темпов появления новых родов в эволюции фанерозойской морской биоты // Палеонтологический журнал. 2010. (в печ.)

- Марков А. В., Коротаев А. В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 1. С. 3–18.
- Марков А. В., Коротаев А. В. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 3. С. 175–194.
- Марков А. В., Коротаев А. В. Гиперболический рост в живой природе и обществе. М.: Либроком, 2009. 200 с.
- Марков А. В., Наймарк Е. Б. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М.: ГЕОС, 1998. 318 с.
- Подлазов А. В. Теоретическая демография. Модели роста народонаселения и глобального демографического перехода // Новое в синергетике. Взгляд в третье тысячелетие / под ред. Г. Г. Малинецкого, С. П. Курдюмова. М.: Наука, 2002. С. 324–345.
- Пономаренко А. Г. Основные события в эволюции биосферы // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. 1993. С. 15–25.
- Раутман А. С., Сенников А. Г. Отношения хищник — жертва в филогенетическом масштабе времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: ПИН РАН, 2001. С. 29–46.
- ербаков В. П. Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66. № 3. С. 195–211.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 230 с.
- Bambach R. K. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic // Paleobiology. 1977. Vol. 3. P. 152–167.
- Benton M. J. The Fossil Record 2. L.: Chapman & Hall, 1993. 845 p.
- Benton M. J. Diversification and extinction in the history of life // Science. 1995. Vol. 268. P. 52–58.
- Benton M. J. The history of life: large databases in palaeontology // Numerical Palaeobiology. Computer-based modelling and analysis of fossils and their distributions. Chichester; N. Y.: John Wiley & Sons, 1999. P. 249–283.
- Benton M. J., Emerson B. C. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics // Palaeontology. 2007. Vol. 50. P. 23–40.
- Bush A. M., Bambach R. K. Did alpha diversity increase during the Phanerozoic? Lifting the veils of taphonomic, latitudinal and environmental biases // Journal of Geology. 2004. Vol. 112. P. 625–642.
- Cohen J. E. Population growth and Earth's carrying capacity // Science. 1995. Vol. 269. № 5222. P. 341–346.
- Cornette J. L., Lieberman B. S., Random walks in the history of life // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2004. Vol. 101. № 1. P. 187–191.
- Courtillot V., Gaudemer Y. Effects of mass extinctions on biodiversity // Nature. 1996. Vol. 381. № 6578. P. 146–148.
- Emerson B. C., Kolm N. Species diversity can drive speciation // Nature. 2005. Vol. 434. P. 1015–1017.
- Foerster H. von, Mora P., Amiot L. Doomsday: Friday, 13 November, A. D. 2026 // Science. 1960. Vol. 132. P. 1291–1295.
- Forbes A. A., Powell T. H. Q., Stelinski L. L. et al. Sequential sympatric speciation across trophic levels // Science. 2009. Vol. 323. P. 776–779.
- Johansen A., Sornette D. Finite-time singularity in the dynamics of the World population and economic indices // Physica A. 2001. Vol. 294. № 3–4. P. 465–502.
- Jones C. I. R & D-Based Models of Economic Growth // The Journal of Political Economy. 1995. Vol. 103. P. 759–784.
- Jones C. I. The Shape of Production Functions and the Direction of Technical Change // The Quarterly Journal of Economics. 2005. Vol. 120. P. 517–549.

- Korotayev A. V. A Compact Macromodel of World System Evolution // Journal of World-System Research. 2005. Vol. 11. P. 79–93.
- Kremer M. Population growth and technological change: one million B. C. to 1990 // Quarterly Journal of Economics. 1993. Vol. 108. P. 681–716.
- Kuznets S., Population Change and Aggregate Output // Demographic and Economic Change in Developed Countries. Princeton ; N. Y. : Princeton Univ. Press., 1960. P. 324–340.
- Lane A., Benton M. J. Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve // American Natl. 2003. № 162. P. 265–276.
- Loreau M. Are communities saturated? On the relationship between α -, β - and γ - diversity // Ecology Letters. 2000. Vol. 3. P. 73–76.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton : Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
- Markov A. V. Alpha diversity of Phanerozoic marine communities positively correlates with longevity of genera // Paleobiology. 2009. Vol. 35. № 2. P. 231–250.
- Markov A. V., Korotayev A. V. Phanerozoic marine biodiversity follows a hyperbolic trend // Palaeoworld. 2007. Vol. 16. P. 311–318.
- May R. M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton : Princeton Univ. Press, 1973. 265 p.
- McCann K. S. The diversity-stability debate // Nature. 2000. Vol. 405. P. 228–233.
- Miller A. I. Biotic transitions in global marine diversity // Science. 1998. Vol. 281. № 5380. P. 1157–1160.
- Naeem S., Wright J. P. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem // Ecology Letters. 2003. Vol. 6. P. 567–579.
- Odling-Smee F. J., Laland K. N., Feldman M. W. Niche construction: The neglected process in evolution. Princeton : Princeton Univ. Press, 2003. 468 p.
- Powell M. G., Kowalewski M. Increase in evenness and sampled alpha diversity through the Phanerozoic: comparison of early Paleozoic and Cenozoic marine fossil assemblages // Geology. 2002. Vol. 30. № 4. P. 331–334.
- Raup D. M., Sepkoski J. J. Periodicity of extinctions in the geologic past // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 1984. Vol. 81. № 3. P. 801–805.
- Rohde R. A., Muller R. A. Cycles in fossil diversity // Nature. 2005. Vol. 434. № 7030. P. 147–148.
- Rozhnov S. V. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // Paleontological Journal. 2002. Vol. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Sepkoski J. J. Alpha, beta or gamma: where does all the diversity go? // Paleobiology. 1988. Vol. 14. P. 221–234.
- Sepkoski J. J. Population biology models in macroevolution / eds. N. L. Gilinsky, P. W. Signor Analytical paleobiology. Short courses in paleontology. № 4. Knoxville : The Paleontological Society, 1991. P. 136–156.
- Sepkoski J. J. A compendium of fossil marine animal families. 2nd edition // Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology. 1992. № 83. 156 p.
- Sepkoski J. J. Limits to randomness in paleobiologic models: the case of Phanerozoic species diversity // Acta Palaeontologica Polonica. 1994. Vol. 38. № 3/4. P. 174–198.
- Sepkoski J. J., Kendrick D. C. Numerical experiments with model monophyletic and paraphyletic taxa // Paleobiology. 1993. Vol. 19. № 2. P. 168–184.
- Tsirel S. V. On the possible reasons for the hyperexponential growth of the Earth population // Mathematical modeling of social and economic dynamics. M. : Rus. State Soc. Univ., 2004. P. 367–369.
- Wagner P. J., Kosnik M. A., Lidgard S. Abundance distributions imply elevated complexity of post-Paleozoic marine ecosystems // Science. 2006. Vol. 314. P. 1289–1292.

Taxonomic Diversity Dynamics in the Phanerozoic Biota: Facts and Models

A. V. Markov^{*}, A. V. Korotayev^{**}

^{*}A. A. Borissyak Paleontological Institute RAS
Moscow, Russia: markov_a@inbox.ru;

^{**}Russian State University for the Humanities
Moscow, Russia: akorotayev@mail.ru

Diversity dynamics of the Phanerozoic biota is traditionally described with the help of exponential and logistic models, borrowed from the population dynamics theory. However, the model of hyperbolic, or quadratic growth correlates better with actual paleontological data than exponential and logistic models. By analogy with macrosociological models describing the hyperbolic growth of human population, and on the basis of available paleontological data, we suggest that the hyperbolic growth of biodiversity during the Phanerozoic is explained by a non-linear second-order positive feedback between the growth of taxonomic richness and complexity of communities. This feedback can work via two mechanisms. The increase of taxonomic richness of communities (alpha diversity) can result, firstly, in decreased probability of extinction of taxa within communities, secondly, in increased probability of origination of new taxa. The results of mathematical analysis of available global paleontological databases confirm the reality of both mechanisms. The hyperbolic growth of biodiversity implies that “cooperative” relationships between evolving clades (and not only competition) may play an important role in macroevolution. Macroevolutionary “cooperation” reveals itself in growing stability of communities, and in the fact that new species can create niches for the next “generation” of new species. Thus, the evolution of biodiversity can be considered as a self-accelerating, escalatory process.

Keywords: biodiversity, phanerozoic, hyperbolic growth, alpha-diversity, positive feedback.

ЭВОЛЮЦИЯ СИМБИОТИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ЗАПРОГРАММИРОВАННЫЙ ОТБОР, ОБУСЛОВЛЕННЫЙ ПРЕАДАПТАЦИЯМИ И ОБРАТНЫМИ СВЯЗЯМИ ПАРТНЕРОВ

Н. А. Проворов, Н. И. Воробьев, И. А. Тихонович

Всероссийский научно-исследовательский институт
сельскохозяйственной микробиологии
Российской академии сельскохозяйственных наук
Санкт-Петербург, Пушкин, Россия: provorov@newmail.ru

Бурное развитие генетики симбиоза открывает широкие возможности для изучения эволюции взаимовыгодных (мутуалистических) отношений, широко распространенных в природе и играющих ключевую роль в индивидуальном и историческом развитии организмов. Долгое время эволюция мутуализма не находила объяснения в рамках теории естественного отбора, так как в симбиозах у организмов возникают «альтруистические» признаки, приносящие непосредственную пользу не своему обладателю, а партнеру. Изучение N_2 -фиксирующего симбиоза бобовых растений и клубеньковых бактерий показало, что становление таких признаков определяется либо групповым (междомовым, родственным) отбором, индуцируемым в клональных популяциях микросимбионтов, либо индивидуальным (дарвиновским, частотно-зависимым) отбором, индуцируемым в их смешанных популяциях (в обоих случаях под влиянием растения-хозяина происходит повышение специфичности взаимодействия партнеров и ограничивается размножение неактивных N_2 -фиксаторов *in planta*). Эти факторы действуют на фоне преадаптаций к N_2 -фиксирующему симбиозу, связанных с наличием у бобовых универсальных систем для развития арбускулярной микоризы, которые обуславливают адаптивную макроэволюцию структур и функций клубенька.

Ключевые слова: Симбиоз, мутуализм, эволюция, естественный отбор, математическое моделирование, микробно-растительные симбиозы, симбиотическая азотфиксация, преадаптации, обратные связи, биологический альтруизм.

Введение

Фундаментальным свойством организмов, наряду с обменом веществ и воспроизведением себе подобных, является склонность к объединению в глубоко интегрированные комплексы — симбиозы (Douglas, 1994). Это объединение может быть либо полезным для обоих партнеров (мутуализм), либо полезным для одного из них, но неблагоприятным для другого (антагонизм или паразитизм). Долгое время мутуалистические и антагонистические симбиозы изучали отдельно и даже противопоставляли друг другу. Однако исследования последних лет, проводимые главным образом на моделях микробно-растительных симбиозов, показали, что мутуалистические и антагонистические взаимодействия основаны на сходных молекулярных и клеточных механизмах (Comprehensive and., 2007; Тихонович, Проворов, 2009). Например, гифы грибов арбускулярной микоризы (АМ), проникая в кортекс корня, образуют особые выросты — арбускулы, которые, подобно гаусториям грибов-патогенов, глубоко проникают в растительные клетки. Мутуалистические и патогенные для растений бактерии способны передавать в клетки хозяина

белки-эффекторы с помощью систем секреции 3 и 4-го типов, обеспечивая перестройку метаболизма хозяина на симбиотическое взаимодействие (Deakin, Broughton, 2009). Результатом этих процессов является глубокая интеграция генетических систем партнеров, приводящая к развитию у них новых, адаптивно значимых признаков: в N_2 -фиксирующих клубеньках клетки растений и бактерий (ризобий) формируют единую систему обмена веществ и энергии, которая обеспечивает координированное распределение С- и N-метаболитов между партнерами (Проворов, Долгих, 2006).

Несмотря на структурное и биохимическое сходство мутуализма и антагонизма, пути их эволюции сильно различаются. Природа этого различия долгое время оставалась загадочной: один из выдающихся эволюционистов XX в. Дж. Майнард Смит (Maynard Smith, 1989) сформулировал оставленный им без ответа вопрос: «Зачем микросимбионтам нужно быть полезными для своего хозяина, если они уже получили выгоду, проникнув в него?» Действительно, при паразитизме каждый из партнеров формирует признаки, определяющие его собственную экологическую приспособленность (вирулентность полезна для патогена, а устойчивость к нему — для хозяина), тогда как при мутуализме часто возникают признаки, которые непосредственно используются не своим обладателем, а партнером по симбиозу: азот, фиксируемый из атмосферы ризобиями, или фосфаты, поглощаемые из почвы АМ-грибами, полностью поступают в растение.

Вопрос о механизмах становления таких признаков очень важен, поскольку отношения мутуализма сыграли огромную роль в органической эволюции: достаточно вспомнить симбиогенное происхождение эукариотических клеток (Маргелис, 1983), а также глубокую зависимость от симбиотических микробов, характерную практически для всех растений и для многих (в первую очередь — для растительноядных) животных (Douglas, 1994). Современные знания об эколого-генетических механизмах симбиоза позволяют нам обратиться к выявлению факторов его эволюции, что требует существенного расширения представлений о механизмах естественного отбора: в популяциях симбиотических организмов он может быть представлен как непосредственный результат взаимодействий, осуществляемых на молекулярном, клеточном и физиологическом уровнях.

Симбиоз на молекулярном уровне

Наиболее полные представления о молекулярных отношениях, которые складываются между микробами и растениями, получены на модели N_2 -фиксирующего бобово-ризобияльного симбиоза (Тихонович, Проворов, 2009). Для него характерна тесная кооперация генных систем партнеров: при проникновении в растение у бактерий активируются *nif*-гены, кодирующие нитрогеназу, которая осуществляет фиксацию азота, передаваемого хозяину в обмен на продукты фотосинтеза (Камински и др., 2002). Однако за фасадом этих взаимовыгодных отношений стоят сложные регуляторные взаимодействия (обратные связи) партнеров, включающие элементы антагонизма (рис. 1). Они проявляются уже на первых этапах симбиоза, когда происходит узнавание и сигнальное взаимодействие партнеров, запускающее морфогенез клубенька. Синтез молекулярных сигналов — Nod-факторов, индуцирующих этот процесс, происходит под контролем бактериальных *nod*-генов, активируемых флавоноидами, которые сходны с фитоалексинами, защищающими растения от па-

тогенов (Ovtsyna, Staehelin, 2005). Да и сами Nod-факторы — модифицированные олигомеры хитина — сходны с элиситорами защитных реакций не только по химической структуре, но и по способности вызывать у растений местные и локальные ответы, характерные для фитопаразитарных отношений.

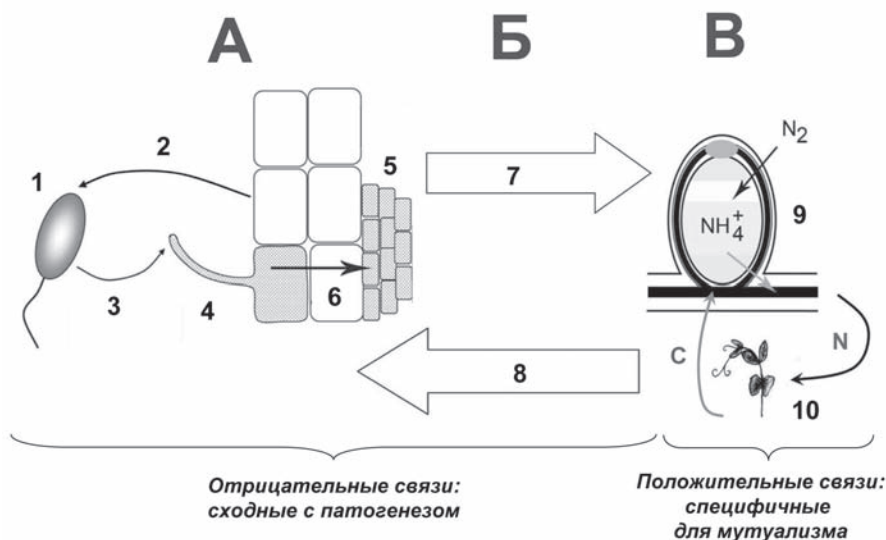


Рис. 1. Обратные связи, определяющие индивидуальное развитие и эволюцию бобово-ризобияльного симбиоза.

А — локальные взаимодействия при колонизации бактериями корней.

Б — системные взаимодействия при развитии клубеньков.

В — метаболическая интеграция партнеров симбиоза.

1. Клетка ризобий на стадии преинфекции.
2. Выделение флавоноидов, активирующих гены вирулентности бактерий.
3. Синтез и выделение Nod-факторов, активирующих образование клубенька.
4. Клетка корневого волоска, инфицируемая бактериями.
5. Закладка примордия в кортексе корня.
6. Колонизация бактериями, находящимися в инфекционной нити, тканей молодого клубенька.
7. Развитие клубенька и его сигнальное воздействие на надземные органы.
8. Системная авторегуляция образования клубеньков.
9. Фиксация азота в клубеньке.
10. Усиление азотного питания растений, приводящее к увеличению потока углерода в клубеньки

В последующем развитии клубенька также задействовано множество защитных факторов, включая активные формы кислорода и белки, сходные с экстенсинами и гидролитическими ферментами (Jones et al., 2007). Образующиеся с их участием обратные связи партнеров являются отрицательными, что наиболее

ярко проявляется при системной регуляции клубенькообразования, благодаря которой симбиотрофное питание азотом координируется с другими функциями растений. В эту регуляцию вовлечены факторы типа CLAVATA (контролируют развитие меристем), которые ограждают растения от образования избытка клубеньков, причем эти факторы не связаны с устойчивостью к патогенам (Kinkema et al., 2006).

На поздних стадиях бобово-ризобияльного симбиоза сходство с патогенными отношениями еще более уменьшается: партнеры формируют объединенную биохимическую систему, через которую происходит обмен C- и N-метаболитами, тогда как при антагонизме их движение одностороннее — от хозяина к патогену (Проворов, Долгих, 2006). Весьма интригующим оказалось то, что со стороны бактерий эти отношения с растением организованы как запрограммированный альтруизм. Действительно, у подавляющего большинства ризобий *nif*-гены активируются только в клубеньках, где они работают в условиях избытка азота, ассимилируемого растительной клеткой. У некоторых ризобий N₂-фиксация сопровождается превращением в нежизнеспособные бактериоиды, которые по мере обновления тканей клубенька разрушаются растительными клетками (Brewin, 2004): бактерии жертвуют собой для того, чтобы снабдить растение азотом! Правда, в бактериоиды превращаются не все находящиеся в клубеньках бактерии: значительная их часть продолжает размножаться и после отмирания клубеньков переходит в состав почвенной популяции. Однако эти клетки N₂ не фиксируют и, потребляя растительные метаболиты, функционируют как фитопатогены.

Могла ли подобная система межорганизменных отношений возникнуть путем естественного отбора? Долгое время этот вопрос вызывал споры среди эволюционистов, которые, вслед за Ч. Дарвином (1991, с. 173), считали, что «отбор не может произвести у одного вида чего-нибудь такого, что служило бы исключительно на пользу... другому виду». Действительно, сведение всех вариантов отбора к его простейшей, индивидуальной форме, направленной на повышение приспособленности отдельных генотипов (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), несовместимо с изучением альтруистических отношений, играющих ключевую роль в развитии и эволюции симбиоза.

Симбиоз и биологический альтруизм

Первым исследователем, который попытался вскрыть генетико-эволюционные основы биологического альтруизма, был Дж. Б. С. Холдэн (1935) — один из основоположников синтетической теории эволюции. Он определил биологический альтруизм как внутривидовое взаимодействие, повышающее приспособленность одного организма за счет ее снижения у другого организма. В качестве примера таких отношений автор рассматривал заботу о потомстве, которая сопровождается снижением жизнеспособности родителей, обеспечивающих выживание потомков: они-то и подхватывают полученные от родителей «гены альтруизма», сохраняя их в популяции (рис. 2А). В. Гамильтон (Hamilton, 1964) и Дж. Майнард Смит (Maynard Smith, 1964) дали математическую интерпретацию происходящих при этом селективных процессов, предположив, что альтруизм закрепляется в популяции тогда, когда суммарный экологический выигрыш, получаемый реципиентами альтруизма (b — benefit), проигрыш, испытываемый донорами альтруизма (c — cost),

и коэффициент генетического родства доноров и реципиентов (k — kinship) связаны «неравенством Гамильтона»:

$$k \cdot b - c > 0. \quad (1).$$

Выполнение этого неравенства означает, что объектом отбора является группа особей, в которой суммарный баланс выживаемости возрастает за счет ее снижения у отдельных индивидов, вплоть до их запрограммированной гибели. Такой отбор получил название «родственного», поскольку он осуществляется в группе генетически близких особей, относящихся к одной семье или дему.

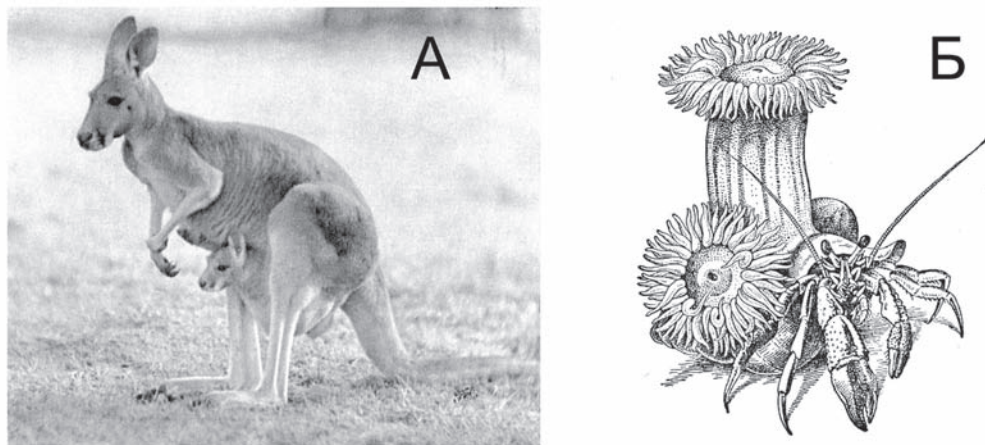


Рис. 2. Основные формы биологического альтруизма.

А — внутривидовой (социальный, однонаправленный) альтруизм, поддерживаемый родственным отбором (уравнение (1)): в системе заботы о потомстве донором альтруизма является материнский организм, реципиентом альтруизма — потомок.

Б — межвидовой (симбиотический, реципротный) альтруизм, поддерживаемый благодаря координированному действию отбора на партнеров мутуалистического симбиоза (система уравнений (2)).

Может ли биологический альтруизм, допустимый для межвидовых отношений, проявляться при симбиозе: ведь если в альтруистические отношения вступают неродственные организмы, то кто подхватит гены альтруизма после гибели его донора? Для того чтобы применить понятие альтруизма к мутуалистическим отношениям, С. Фрэнк (Frank, 1994) предположил, что для каждого из взаимодействующих организмов экологический выигрыш превосходит проигрыш, связанный с предоставлением партнеру «взаимных услуг» (рис. 2Б):

$$\begin{cases} r \cdot b_1 - c_1 > 0 \\ r \cdot b_2 - c_2 > 0 \end{cases} \quad (2),$$

где $r > 0$ — коэффициент корреляции между величинами экологического выигрыша, получаемого партнерами. По своему биологическому смыслу он близок к коэффициенту родства в неравенстве (1): величины r и k характеризуют сохранение эффектов альтруизма в биосистемах, стабильность которых обеспечивается тесными взаимодействиями их компонентов. Иными словами, мутуализм может быть представлен как результат межвидового (реципрокного или согласованного) альтруизма, в результате которого у каждого из взаимодействующих организмов закрепляются гены, которые повышают жизнеспособность не у своего непосредственного обладателя, а у партнера по симбиозу.

Отбор в системе межвидового альтруизма

До недавнего времени изучение механизмов отбора в системах симбиоза было ограничено его антагонистическими формами (паразитизм). В этом случае обратные связи партнеров являются отрицательными (Pimentel, 1968): повышение приспособленности у одного из них снижает приспособленность другого партнера (появление у патогена новых факторов вирулентности снижает приспособленность хозяина, вызывая у него выработку комплементарных механизмов устойчивости). Происходящие при этом коэволюционные процессы основаны на действии индивидуального (дарвиновского, частотно-зависимого) отбора в популяциях патогенов (по признаку вирулентности) и хозяев (по признаку устойчивости) и ведут к формированию характерных для патогенеза систем «ген-на-ген».

В популяциях мутуалистических симбионтов происходят более сложные селективные процессы, так как при мутуализме обратные связи партнеров носят положительный характер: повышение приспособленности у одного из них является благоприятным для другого партнера. Поскольку мутуалистическое взаимодействие может быть представлено как результат межвидового альтруизма (раздел 2), логично предположить, что в его поддержании ведущую роль играют групповые формы отбора, действующие в многочисленных и сложно организованных бактериальных популяциях, которые претерпевают закономерные перестройки при эндосимбиотическом взаимодействии с растением. Их анализ показал, что в эндосимбиотической популяции ризобий индуцируется межгрупповой (междемовый) отбор, связанный с клональным размножением азотфиксирующих штаммов *in planta* (рис. 3А). В основе этого отбора лежит то, что бактерии, поставляющие растению азот, получают от него избыток углеводов, используемых для размножения. В то же время, нарушения фиксации N_2 могут приводить к «санкциям» со стороны хозяина, который ограничивает питание микроорганизмов и индуцирует против них защитные реакции (Denison, 2000). Межгрупповой отбор в популяции бактерий может быть усилен благодаря полиморфизму растительной популяции по признаку восприимчивости к инокуляции фиксирующими и не фиксирующими N_2 штаммами: в этом случае метаболические обратные связи партнеров (рис. 3А) дополняются популяционными обратными связями (рис. 3Б), усиливающими отбор в пользу мутуализма.

Другая стратегия отбора на повышение эффективности мутуализма может быть связана с разделением клонов микросимбионта на субклоны, либо приносящие пользу хозяину за счет снижения собственной жизнеспособности («альтруисты»), либо реализующие предоставляемые хозяином питательные ресурсы («эгоисты»). Это разделение возникает у тех видов ризобий, которые фиксируют

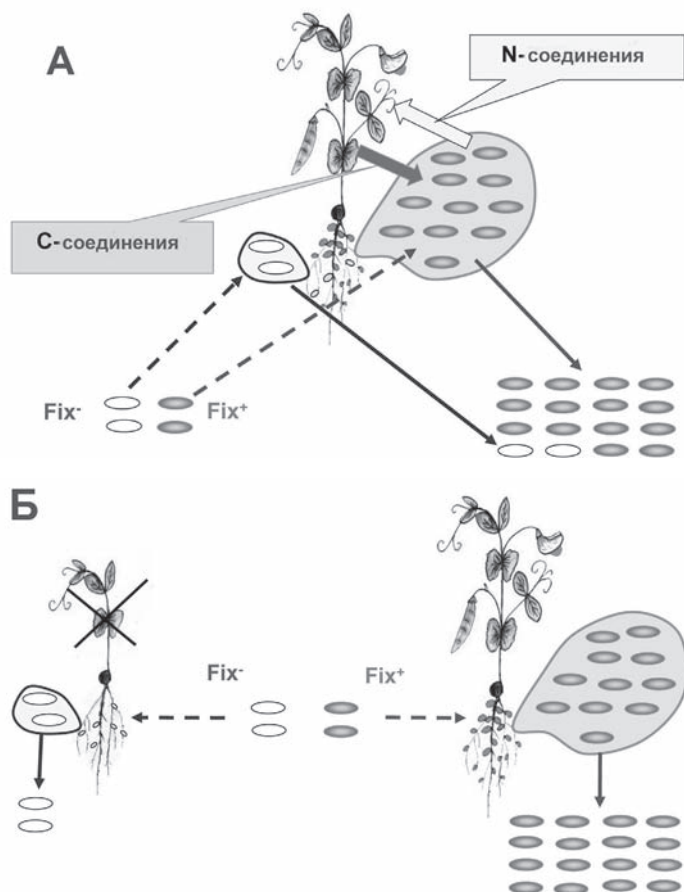


Рис. 3. Междомовый отбор в клональной эндосимбиотической популяции ризобий, основанный на их обратных связях с растением.

Фиксирующие (Fix⁺) и не фиксирующие (Fix⁻) N₂ штаммы ризобий подвергаются действию метаболических обратных связей (А), основанных на обмене партнеров С- и N-соединениями, либо популяционных обратных связей (Б), основанных на полиморфизме растительной популяции по восприимчивости к инокуляции Fix⁺ и Fix⁻ штаммами (обозначены темными и белыми овалами соответственно).

N₂ после трансформации в нежизнеспособные бактериоиды (рис. 4А): на такие бактерии действует родственный отбор, описываемый неравенством (1). Важно отметить, что у организмов, размножающихся половым путем (например, у животных, проявляющих заботу о потомстве; рис. 2А), этот отбор действует на фоне ограниченного родства доноров и реципиентов альтруизма (при свободном скрещивании $k \leq 0,5$). Однако у ризобий эффективность родственного отбора гораздо выше в связи с клональностью симбиотических популяций: если каждый клубенок содержит потомство одной клетки, то родство доноров и реципиентов альтруизма максимально ($k = 1$).

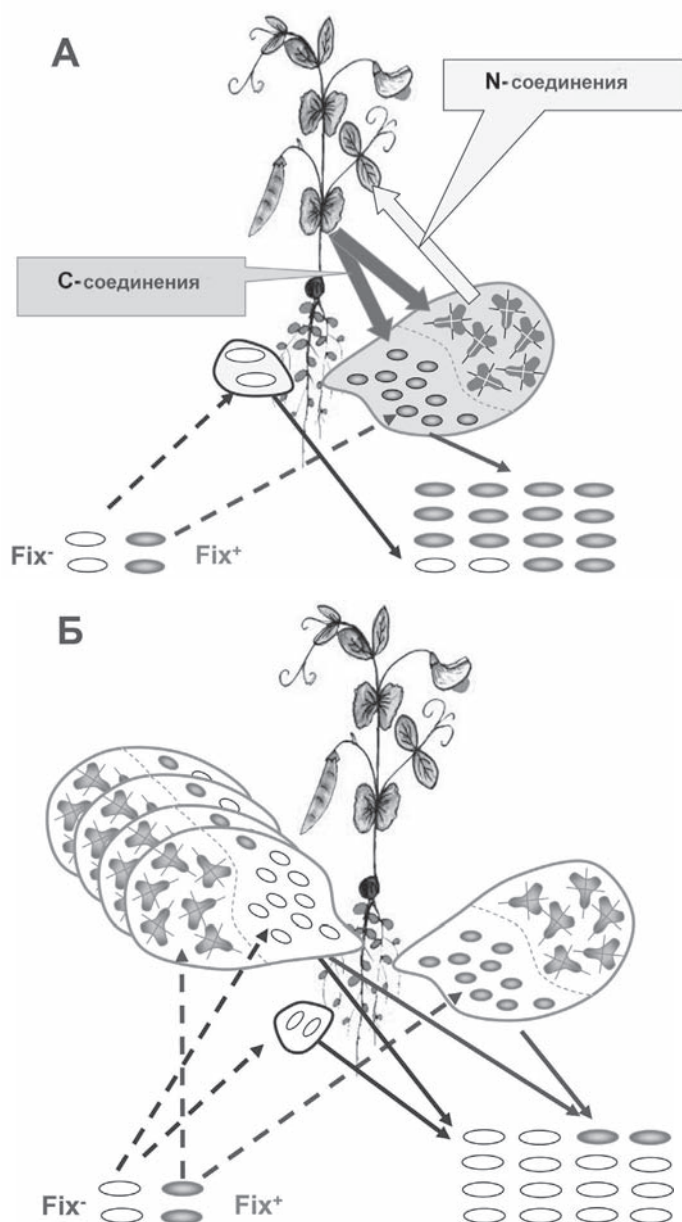


Рис. 4. Селективные процессы в популяциях ризобий, связанные с их дифференцировкой в нежизнеспособные бактериоиды.

А — адаптивный альтруизм при клональном размножении ризобий *in planta*; нежизнеспособные бактериоиды обозначены перечеркнутыми Y-образными клетками (родственный отбор на поддержание мутуализма).

Б — неадаптивный альтруизм при смешанном размножении ризобий *in planta* (отбор направлен против мутуализма); фиксирующие (Fix⁺) и не фиксирующие (Fix⁻) N₂ (штаммы ризобий обозначены темными и белыми овалами соответственно).

Групповой отбор может обеспечить эволюцию признаков мутуализма в популяциях микросимбионтов при их клональном размножении *in planta*, однако при смешанном размножении этот отбор неэффективен, так как метаболические обратные связи могут приводить к предпочтительному размножению не фиксирующих N_2 штаммов (рис. 4Б). Для выяснения механизмов эволюции мутуализма в этих неблагоприятных для его проявления условиях мы использовали разработанную ранее (Воробьев, Проворов, 2008; Проворов, Воробьев, 2009; Provorov, Vorobyov, 2006, 2008) методологию математического моделирования, что позволяет изучать отбор на повышение эффективности мутуалистического симбиоза (ЭМС), представленной как его влияние на биологическую продуктивность партнеров.

Объектом моделирования была серия полиморфных симбиосистем, каждая из которых содержит два генотипа растений ($G1$ и $G2$) и четыре генотипа бактерий: не фиксирующий N_2 родительский штамм P и его три мутанта, проявляющих разную степень N_2 -фиксирующей активности в зависимости от генотипа растений (табл. 1). При этом один из растительных генотипов ($G1$) может приобретать способность ограничивать размножение в своих клубеньках либо не фиксирующего N_2 штамма P (вариант $G1^+$), либо P и слабо фиксирующего N_2 в симбиозе с этим растительным генотипом штамма $M2$ (вариант $G1^{++}$).

Таблица 1

Фенотипы полиморфных бобово-ризобияльных систем, образующихся при варьировании растений и бактерий по эффективности и специфичности мутуалистического взаимодействия*

Генотипы бактерий	Генотипы растений**			
	$G1$	$G1^+$	$G1^{++}$	$G2$
P	Fix^-	Nod^-	Nod^-	Fix^-
$M1$	Fix^{++}	Fix^{++}	Fix^{++}	$Fix^{+/-}$
$M2$	$Fix^{+/-}$	$Fix^{+/-}$	Nod^-	Fix^{++}
$M3$	Fix^+	Fix^+	Fix^+	Fix^+

*В компьютерных экспериментах (результаты которых представлены в табл. 2 и на рис. 5) изучена эволюция трех симбиосистем, каждая из которых состоит из диморфной растительной популяции ($G1 + G2$, $G1^+ + G2$ или $G1^{++} + G2$) и полиморфной бактериальной популяции ($P + M1 + M2 + M3$).

**Соотношение величин азотфиксирующей активности (и обусловленной ей семенной продуктивности растений, которая является мерой эффективности симбиоза) при фенотипах симбиоза ($Fix^{+/-} : Fix^+ : Fix^{++}$), формируемого в различных сочетаниях генотипов партнеров, равно $1 : 2 : 3$. При фенотипе Nod^- соответствующий штамм ризобий исключен из размножения в клубеньковой нише (где его численность сохраняется на уровне исходного инокулюма, возникшего при миграции бактерий из ризосферы); при фенотипе Fix^- отсутствует N_2 -фиксирующая активность, хотя ризобии размножаются в клубеньках.

Компьютерные эксперименты показали (табл. 2), что ЭМС, вычисленная на основе семенной продуктивности всей популяции растений, как и частота растительного генотипа $G1$, повышается вместе с ограниченностью размножения неактивных N_2 -фиксаторов в его клубеньковой нише. Отбор, действующий со стороны

генотипа Г1 на специфичного симбионта (М1), всегда положителен, тогда как отбор, действующий на неспецифичного симбионта (М3), положителен только в наименее эффективной системе (Г1 + Г2), где он значительно (в 4,3 раза) менее интенсивен, чем отбор в пользу М1 (соотношение интенсивностей отбора, действующего на М3 и М1, равно +0,232). При повышении эффективности системы (переход от Г1 к Г1⁺ и далее к Г1⁺⁺) отбор, действующий на М1, остается положительным, тогда как отбор, действующий на М3, становится отрицательным, причем в наиболее эффективной системе (Г1⁺⁺ + Г2) он столь же или даже более интенсивен, как и положительный отбор, действующий на М1 (соотношение интенсивностей отбора, действующего на М3 и М1, равно – 1,0... – 1,105).

Таблица 2

**Изменения адаптивных функций симбиоза при варьировании
растительного генотипа Г1 по способности ограничивать размножение
в клубеньках неактивных N₂-фиксаторов***

Структура популяции растений	Частота (%) генотипа Г2 в популяции растений	ЭМС** при взаимодействии растений с полиморфной популяцией бактерий (Р + М1 + М2 + М3)	Соотношение интенсивностей отбора, действующего на разные типы мутуалистов (М3 : М1) при изменении репродуктивной активности***	
			бактерий	растений
Г1 + Г2	50	0,270	+0,232	+0,232
Г1 ⁺ + Г2	37	0,324	–0,012	–0,023
Г1 ⁺⁺ + Г2	21	0,376	–1,000	–1,105

* См. табл. 1.

**ЭМС — эффективность мутуалистического симбиоза, которую определяли как отношение количеств семян, сформированных растениями после колонизации бактериями симбиотических ниш, к максимально возможным количествам семян, формируемых при 100% частотах N₂-фиксирующих бактерий в клубеньковых нишах (Проворов, Воробьев, 2009).

***Интенсивности отбора, действующего на бактериальные генотипы М1 и М3 при колонизации клубеньковой ниши растительных генотипов Г1, Г1⁺, Г1⁺⁺, определяли как сдвиги частот бактериальных генотипов при малых (± 1 %) изменениях системных параметров, определяющих репродуктивную активность либо самих бактерий, либо растений (Воробьев, Проворов, 2008).

Анализ полученных данных показал (рис. 5), что взаимодействие партнеров строится по принципу мутуализма (корреляции между изменениями частот партнеров положительны) только в «специфичных» генотипических комбинациях, где N₂-фиксирующая активность максимальна (Г1/М1, Г2/М2), тогда как в «антиспецифичных» комбинациях Г1/М2, Г2/М1 (где N₂-фиксирующая активность минимальна) и неспецифичных комбинациях Г1/М3, Г2/М3 (с промежуточным уровнем N₂-фиксирующей активности) отношения партнеров обычно оказываются антагонистическими (корреляции между изменениями частот партнеров отрицательны). Таким образом, моделирование популяционной динамики бобово-ризобияльной

симбиосистемы позволяет объяснить одну из основных тенденций ее эволюции — сопряженное повышение специфичности (избирательности) мутуалистического взаимодействия и его экологической эффективности (Проворов, 2009).

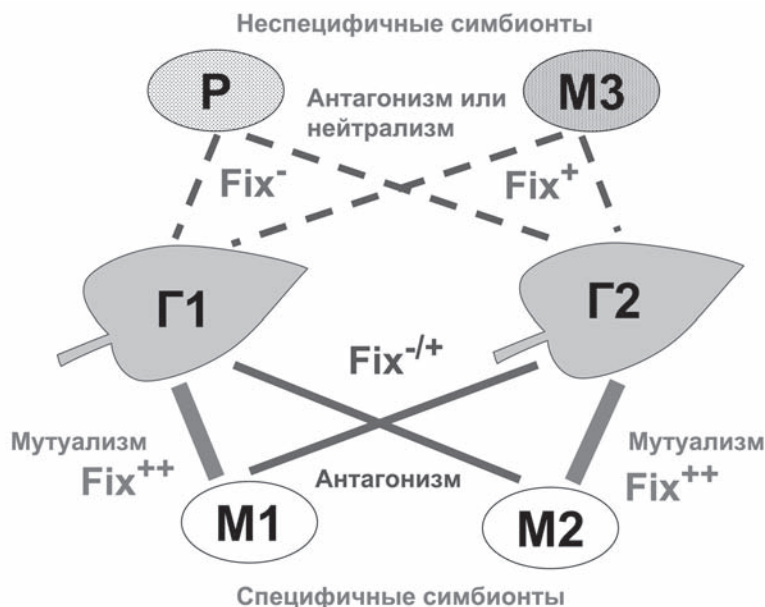


Рис. 5. Взаимодействия между компонентами бобово-ризобияльной системы, полиморфной по эффективности мутуализма и по специфичности его проявления. При анализе связей между изменениями частот генотипов партнеров в симбиосистемах, описанных в таблицах 1 и 2, стабильно положительные корреляции ($r = +0,57...+0,62$; $P_0 < 0,01$) выявлены для «специфичных» генотипических комбинаций партнеров (фенотип Fix^{++}): M1/Г1 и M2/Г2 (мутуализм); стабильно отрицательные корреляции ($r = -0,58...-0,66$; $P_0 < 0,01$) — для «антиспецифичных» генотипических комбинаций партнеров ($\text{Fix}^{+/-}$): M1/Г2 и M2/Г1 (антагонизм). Для неспецифичных генотипических комбинаций партнеров с участием штаммов M3 (Fix^{+}) или P (Fix^{-}) отношения партнеров балансируют между антагонизмом и нейтрализмом ($r = +0,03...-0,53$)

В рассмотренных случаях объектом отбора на способность к мутуализму является группа микробных клеток, взаимодействующих с хозяином лишь на определенной стадии жизненного цикла. Однако эволюция симбиоза этим не ограничивается, так как по мере углубления взаимной специализации партнеров взаимодействие может стать для них обязательным: некоторые бактерии в ходе коэволюции с хозяином утрачивают способность к автономному существованию в связи с элиминацией значительной части генома (это характерно, например, для эндосимбионтов насекомых, снабжающих своих хозяев незаменимыми метаболитами; Douglas, 1994). При переходе к строго облигатному мутуализму объектом отбора становится

вся симбиотическая система: организмы переходят от «реципрокного альтруизма» к «вынужденному альтруизму» (Darlington, 1978), при котором принесение пользы партнеру становится обязательным для каждого из них. Важнейший результат подобных эволюционных процессов — становление эукариотической клетки: симбиогенное происхождение ряда ее органелл (митохондрии, пластыды, гидрогеносомы) доказывается наличием у них собственных редуцированных геномов, кодирующих системы для экспрессии генов (Маргелис, 1983).

Симбиоз как система адаптивной макроэволюции

Несмотря на широкое таксономическое и структурно-функциональное разнообразие микробно-растительных симбиозов, они составляют единый эволюционный континуум, так как генные системы растений, контролирующие отношения с микроорганизмами, сформировались на основе арбускулярной микоризы (АМ) — древнейшей формы симбиоза, возникшей одновременно с выходом растений на сушу (Parniske, 2008). Поэтому эволюция N_2 -фиксирующих симбиозов может быть представлена как генетически запрограммированный процесс, направленность которого определяется не только канализированным действием отбора в системе обратных связей партнеров (рис. 1, 3, 4), но и наличием у растений преадаптаций, связанных с универсальностью генных систем АМ (Проворов, 2009). Направленность эволюции симбиоза проявляется в параллельном становлении гомологичных (паралогичных) структур и функций N_2 -фиксирующих клубеньков, которое происходило в разных семействах двудольных (клада Rosid I), формирующих симбиозы с ризобиями либо с актиномицетами *Frankia*. Их анцестральными формами были, по-видимому, бесклубеньковые симбиозы, при которых бактерии колонизируют корни примитивных бобовых (например, ряда представителей подсемейства цезальпиниевых), не вызывая образования анатомически выраженных структур. На следующем этапе эволюции у растений возникли клубеньки, где бактерии фиксируют азот в субклеточных симбиотических компартментах (фиксационные нити, содержащие ризобии; везикулы *Frankia*), которые, хотя и проникают внутрь растительных клеток, не образуют структур, автономных от межклеточных компартментов. И наконец, многие бобовые образуют клубеньки, в которых азотфиксация осуществляется глубоко дифференцированными формами ризобий — бактероидами, находящимися в стабильно функционирующих органеллах — симбиосомах, внутри растительных клеток.

Важным направлением эволюции симбиоза было совершенствование способа инфицирования корней ризобиями: от их «примитивного» проникновения через разрывы эпидермиса к более «продвинутому» инфицированию через корневые волоски (Проворов, 2009). Эта эволюция, происходившая параллельно в разных группах растений, обеспечила растениям способность отбирать из почвы только специфичных симбионтов, способных синтезировать Nod-факторы определенной структуры, что снизило вероятность заселения клубеньков посторонними организмами, например фитопатогенами.

Не менее важным результатом усложнения механизмов инфицирования стало усиление клональности эндосимбиотических популяций бактерий (через корневой волосок обычно проникают единичные клетки ризобий), что обеспечило установление между партнерами положительных метаболических обратных связей, определяющих высокую эффективность мутуализма. Достигаемое благодаря этим связям

ограничение размножения в клубеньках не фиксирующих или слабо фиксирующих N_2 штаммов ризобий, оказалось одной из эффективных стратегий эволюции на повышение эффективности мутуализма (табл. 1, 2). Интересно отметить, что у некоторых тропических бобовых (*Aeschynomene*) инфицирование корней и стеблей через разрывы эпидермиса осуществляют штаммы *Bradyrhizobium*, лишенные синтеза Nod-фактора и индуцирующие развитие клубеньковых примордиев с помощью цитокинин-подобных сигналов (Giraud et al., 2007). Такие формы симбиоза могут считаться переходными от малоэффективных безклубеньковых симбиозов к их высокоэффективным клубеньковым формам, которые характеризуются клональной структурой эндосимбиотических популяций ризобий, формируемых благодаря инфицированию через корневые волоски.

Параллельно с усложнением структуры клубеньков у бактерий происходило усиление специализации *nif*-генов к выполнению симбиотических функций. Большинство ризобий не синтезирует нитрогеназу в чистой культуре, показывая резкие отличия от свободноживущих азотфиксаторов по организации и регуляции *nif*-генов (Камински и др., 2002). Согласно наиболее вероятному эволюционному сценарию (Проворов, 2009), ризобии возникли из свободноживущих азотфиксаторов, которые приобрели способность формировать ризосферные или эндофитные ассоциации, а затем и вызывать развитие клубеньков, индуцируемое Nod-факторами. Возникшие при этом «первичные» формы ризобий сохранили способность фиксировать N_2 в чистой культуре (примерами являются виды *Bradyrhizobium*, родственные ризосферным азотфиксаторам *Azospirillum*). В системах «растение–почва» происходила передача генов биосинтеза Nod-факторов (иногда вместе с *nif*-генами) из «первичных» ризобий в широкий круг бактерий, в том числе в фитопатогены (*Agrobacterium*) или в защитные симбионты (*Pseudomonas*). Возникшие при этом ризобии не обладали способностью фиксировать N_2 *ex planta*, так как в прошлом они не были диазотрофами. Примерами таких «вторичных» форм можно считать виды *Rhizobium* и *Sinorhizobium*, близкие к агробактериям, а также недавно открытые симбионты тропических бобовых, сходные с псевдомонадами (Provovov, Vorobyov, 2009).

Общим итогом этих эволюционных процессов стало возрастание уровня N_2 -фиксирующей активности, которая низка для безклубеньковых симбиозов, однако достигает 550–600 кг азота на га за сезон у бобовых галегоидного комплекса, например у козлятника восточного *Galega orientalis* и люцерны посевной *Medicago sativa* (Проворов, Тихонович, 2003), клубеньки которых обладают весьма сложной тканевой и клеточной структурой. Важно отметить, что эти бобовые вступают в симбиоз с эволюционно молодыми «вторичными» ризобиями *Rhizobium galegae* и *Sinorhizobium meliloti*, которые образуют глубоко дифференцированные бактериоиды и характеризуются высокой N_2 -фиксирующей активностью в сочетании со специфичностью к узкому кругу растений, инфицируемых через корневые волоски.

Использование современных генетических методов позволило подойти к выяснению молекулярных основ эволюции симбиоза на повышение экологической эффективности мутуализма. На примере бобовых было показано, что симбиоз эволюционировал путем рекрутирования генов из систем, контролирующих «несимбиотические» функции растений (азотно-углеродный обмен, клеточный цикл, передача сигнальной информации, гормональная регуляция генной активности) под действием селективных факторов, обеспечивающих: а) повышение эффективности симбиотрофного питания азотом; б) дифференциацию ризобий от фитопатогенов

и ограничение антагонистических взаимодействий растительных и бактериальных клеток в клубеньках.

Таким образом, эволюция симбиоза, которая на фенотипическом уровне выглядит как реализация преадаптаций, обусловленных способностью растений формировать АМ, на молекулярном уровне проявляется как закономерное вовлечение функционально разнородных генов в систему межорганизменного взаимодействия под действием селективных факторов, повышающих эффективность симбиотрофного питания растений азотом, а бактерий — углеродом (Проворов и др., 2002).

Заключение

Изучение эволюции симбиоза — одно из наиболее увлекательных и плодотворно развивающихся направлений эволюционного учения: использование симбиотических моделей позволило существенно дополнить созданное Ч. Дарвином (1991) представление о естественном отборе как ведущем факторе адаптивной эволюции. Действительно, описание эволюции признаков мутуализма у симбиотических микробов оказалось возможным благодаря экстраполяции понятия биологического альтруизма с внутривидовых на межвидовые отношения. Этот подход позволил нам показать участие групповых форм отбора (междомовый, родственный) в становлении мутуализма: отбор в надорганизменных системах происходит в результате не столько «борьбы за существование», сколько кооперативного взаимодействия организмов, которое является условием их совместного выживания в меняющихся условиях среды.

Другой пример продуктивного использования симбиотических моделей в развитии эволюционной биологии связан с анализом соотношения макро- и микроэволюционных процессов. Благодаря канализированному действию отбора, осуществляемого на фоне преадаптаций (связанных с наличием у растений универсальных генных систем АМ), историческое развитие симбиозов предстает перед нами как пример постулированного Ч. Дарвином (1991), однако позднее вызывавшего острые дискуссии (Воронцов, 2004) адаптивного характера макроэволюции. Действительно, в различных филогенетических линиях бобовых происходило параллельное усложнение тканевых и клеточных структур клубеньков, которое было связано с повышением уровня симбиотической N_2 -фиксации, обеспечивающей высокий репродуктивный потенциал партнеров.

Несмотря на значительный прогресс в изучении эволюции симбиоза, мы находимся еще на его начальных этапах, связанных с анализом популяционной динамики отдельно взятых партнеров, например бактерий в системе «хозяин–среда». Перспективой этих исследований является переход к моделированию эволюции симбиоза как целостной надорганизменной системы, свойства которой не могут быть сведены к свойствам отдельно изучаемых компонентов. Такой подход требует использования принципиально новых критериев, характеризующих симбиоз как биосистему, обладающую собственным генотипом, который определяет ее структурно-функциональные свойства и адаптивные возможности. Разработка таких критериев, которые позволят изучать связь внутренней организованности симбиосистемы с ее экологической эффективностью, является задачей нашей дальнейшей работы.

Литература

- Воробьев Н. И., Проворов Н. А. Моделирование эволюции бобово-ризобияльного симбиоза при мультиштаммовой конкуренции бактерий за инокуляцию симбиотических ниш // Экологическая генетика. 2008. Т. 6. № 4. С. 3–11.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных учений в биологии. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2002. 432 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб. : Наука, 1991. 539 с.
- Камински П., Батут Ж., Боистард П. Контроль симбиотической фиксации азота ризобиями // Rhizobiaceae. Молекулярная биология бактерий, взаимодействующих с растениями / под ред. Г. Спайнка, А. Кондороши, П. Хукаса. СПб. : Бионт, 2002. С. 465–492.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М. : Мир, 1983. 351 с.
- Проворов Н. А. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 1. С. 10–34.
- Проворов Н. А., Борисов А. Ю., Тихонович И. А. Сравнительная генетика и эволюционная морфология симбиозов растений с микробами-азотфиксаторами и эндомикоризными грибами // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 451–472.
- Проворов Н. А., Воробьев Н. И. Моделирование коэволюции бактерий и растений в системе мутуалистического симбиоза // Генетика. 2009. Т. 45. № 5. С. 581–594.
- Проворов Н. А., Долгих Е. А. Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 6. С. 403–422.
- Проворов Н. А., Тихонович И. А. Эколого-генетические принципы селекции растений на повышение эффективности взаимодействия с микроорганизмами // Сельскохозяйственная биология. 2003. № 3. С. 11–25.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1977. 301 с.
- Тихонович И. А., Проворов Н. А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2009. 210 с.
- Холдэн Дж. Б. С. Факторы эволюции. М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. 122 с.
- Brewin N. J. Plant cell wall remodeling in the *Rhizobium*-legume symbiosis // Critical Reviews in Plant Science. 2004. Vol. 23. P. 1–24.
- Comprehensive and Molecular Phytopathology / eds. by Y. T. Dyakov, V. Dzhevakhkiya, T. Korpela Amsterdam : Elsevier, 2007. 483 p.
- Darlington P. J. Altruism: its characteristics and evolution // Proceeding of the National Academy of Sciences of USA. 1978. Vol. 75. № 1. P. 385–389.
- Deakin W. J., Broughton W. J. Symbiotic use of pathogenic strategies: rhizobial protein secretion systems // Nature Reviews. Microbiology. 2009. Vol. 7. P. 312–320.
- Denison R. F. Legume sanctions and the evolution of symbiotic cooperation by rhizobia // The American Naturalist. 2000. Vol. 156. P. 567–576.
- Douglas A. E. Symbiotic Interactions. Oxford : Oxford Univ. Press, 1994. 148 p.
- Frank S. A. Genetics of mutualism: the evolution of altruism between species // Journal of Theoretical Biology. 1994. Vol. 170. P. 393–400.
- Giraud E., Moulin L., Vallenet D., Barbe V., Cytryn E., Avarre J.-C., Jaubert M., Simon D., Cartieaux F., Prin Y., Bena G., Hannibal L., Fardoux J., Kojadinovic M., Vuillet L., Lajus A., Cruveiller S., Rouy Z., Mangenot S., Segurens B., Dossat C., Franck W. L., Chang W.-S., Saunders E., Bruce D., Richardson P., Normand P., Dreyfus B., Pignol D., Stacey G., Emerich D., Verméglio A., Médigue C., Sadowsky M. Legumes symbioses: absence of *nod* genes in photosynthetic bradyrhizobia // Science. 2007. Vol. 316. № 5829. P. 1307–1312.
- Hamilton W. D. J. The genetical evolution of social behavior // Journal of Theoretical Biology. 1964. Vol. 7. P. 1–16.

- Jones K. M., Kobayashi H., Davies B. W., Taga M. E., Walker G. C.* How rhizobial symbionts invade plants: the *Sinorhizobium-Medicago* model // *Nature Reviews*. 2007. Vol. 5. P. 619–633.
- Kinkema M., Scott P. L., Gresshoff P. M.* Legume nodulation: successful symbiosis through short- and long-distance signaling // *Functional Plant Biology*. 2006. Vol. 33. P. 707–721.
- Maynard Smith J.* Group selection and kin selection // *Nature*. 1964. Vol. 201. P. 1145–1147.
- Maynard Smith J.* Generating novelty by symbiosis // *Nature*. 1989. Vol. 341. P. 284–285.
- Ovtsyna A. O., Staehelin C.* Bacterial signals required for the *Rhizobium*-legume symbiosis // *Recent Research Development in Microbiology*. 2005. Vol. 7. P. 631–648.
- Parniske M.* Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses // *Nature Reviews. Microbiology*. 2008. Vol. 6. P. 763–775.
- Pimentel D.* Population regulation and genetic feedback // *Science*. 1968. Vol. 159. P. 1432–1437.
- Provorov N. A., Vorobyov N. I.* Interplay of Darwinian and frequency-dependent selection in the host-associated microbial populations // *Theoretical Population Biology*. 2006. Vol. 70. № 3. P. 262–272.
- Provorov N. A., Vorobyov N. I.* Equilibrium between the «genuine mutualists» and «symbiotic cheaters» in the bacterial population co-evolving with plants in a facultative symbiosis // *Theoretical Population Biology*. 2008. Vol. 74. № 4. P. 345–355.
- Provorov N. A., Vorobyov N. I.* Host plant as an organizer of microbial evolution in the beneficial symbioses // *Phytochemical Reviews*. 2009. Vol. 8. P. 519–534.

Evolution of Symbiotic Systems: the Programmed Selection Caused by Pre-Adaptations and by Partners' Feedbacks

N. A. Provorov, N. I. Vorobyov, I. A. Tikhonovich

All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology
St.-Petersburg, Pushkin, Russia: provorov@newmail.ru

Active development of the symbiosis genetics allows us to study the evolution of beneficial (mutualistic) interactions which are widely distributed in biocenoses and play an important role in the natural histories of many organisms. For a long time, mutualism evolution was not explained adequately within the frames of natural selection theory since the organisms within symbiotic systems often display the altruistic traits beneficial not for their owners, but for the symbiotic partners. Using the N_2 -fixing symbiosis between leguminous plants and nodule bacteria we demonstrated that evolution of these traits may be based on the group (inter-deme, kin) selection in the microsymbiont populations as well as on the co-evolutionary processes responsible for increasing the specificity of partners' interactions and on the restricted *in planta* multiplication of low-active N_2 -fixers. This selection operates on the background of pre-dispositions for N_2 -fixing symbiosis which are based on the plant ability to form the universal arbuscular mycorrhizal symbiosis and are responsible for the adaptive macroevolution of the nodule structures and functions.

Keywords: symbiosis, mutualism, evolution, natural selection, mathematical simulation, bacterial-plant symbiosis, symbiotic diazotrophy, feedback, biological altruism.

ПОЛЁТ В ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ

В. Л. Свидерский

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
Санкт-Петербург, Россия: vlsvider@iephb.ru

Насекомые были первыми на Земле животными, покорившими воздушную среду. Произошло это в середине каменноугольного периода, более 300 млн лет назад. Лишь спустя 150 млн лет поднялись в воздух первые птицы, еще позже — летучие мыши. Таким образом, по крайней мере 150 млн лет насекомые были единственными летающими животными со всеми вытекающими отсюда преимуществами. И эти преимущества насекомые прекрасно использовали, став самым многочисленным и процветающим классом животных. Несмотря на огромное разнообразие летающих насекомых, в их эволюции возникло, согласно автору, всего три принципиально различных типа структурно-функциональной организации крылового аппарата, которые он рассматривает в хронологическом порядке.

Ключевые слова: эволюция, насекомые, полёт.

Введение

Возникновение насекомых относят к девонскому периоду, и, таким образом, история этих животных насчитывает не менее 400 млн лет (Grimaldi, Engel, 2005). Насекомые были первыми среди всех животных и единственными среди беспозвоночных, кому удалось покорить воздушную среду. И произошло это в каменноугольном периоде 300–330 млн лет назад. Лишь спустя 150 млн лет поднялись в воздух первые птицы и еще позже — летучие мыши. Таким образом, по крайней мере 150 млн лет насекомые были единственными летающими животными со всеми вытекающими отсюда преимуществами. И эти преимущества насекомые прекрасно использовали: ведь полет дал им возможность легче, чем многим другим животным, осваивать новые места обитания, преодолевать преграды, добывать пищу, спасаться от врагов, решать брачные проблемы... Важно отметить, что хотя со времени появления летающих насекомых прошли сотни миллионов лет, в течение которых нашу Землю нередко сотрясали различные катаклизмы, что приводило к массовой гибели многих животных, насекомые не вымерли и в итоге даже достигли огромных «эволюционных успехов», став самым многочисленным и процветающим классом животных на Земле.

Полет насекомых можно рассматривать с разных точек зрения, отсюда и различные его классификации. С функциональной точки зрения (а именно ее мы и будем придерживаться в дальнейшем), полет бывает активным и пассивным. Активный полет осуществляется за счет энергии мышечных сокращений, пассивный — основан на использовании энергии внешней среды, а также массы тела насекомого (потенциальной энергии, накопленной животным).

Существуют три типа пассивного полета: парашютирующий, планирующий и парящий. Однако в дальнейшем речь пойдет преимущественно о механизмах активного полета, который реализуется всегда в форме машущего полета.

Любопытно, что, несмотря на огромное разнообразие летающих насекомых (их величину, характер поведения в полете, особенности движения крыльев и др.),

в эволюции насекомых возникли и были успешно использованы лишь три типа нервно-мышечных систем, обеспечивающих работу крылового аппарата. «Филогенетический возраст» этих систем различен, и первой мы рассмотрим структурно-функциональную организацию системы, которую условно назовем «стрекозиной», поскольку древние, очень похожие на современных стрекоз насекомые, были ее «разработчиками», а предки современных стрекоз довели ее до совершенства. Но сначала остановимся на строении груди насекомых, в которой располагаются крыловые мышцы.

Строение грудного отдела насекомых

Скелет каждого сегмента тела насекомого образован четырьмя склеритами: верхним — тергитом, нижним — стернитом, боковыми — плейритами. Все сегменты покрыты плотной, но достаточно эластичной кутикулой, выполняющей функцию наружного скелета (экзоскелета).

Грудь, несущая крылья, состоит из трех сегментов. Первый называется переднегрудью (протораксом), второй — среднегрудью (мезотораксом), третий — заднегрудью (метатораксом). Скелет грудных сегментов более сложен, чем брюшных: тергиты, плейриты и стерниты здесь подразделяются на серии вторичных более мелких склеритов. Хорошо у крылатых насекомых развит плейрит, дорсально на котором располагается крыловой отросток — плейральный столбик. Внутри груди имеется ряд опорных складок, составляющих внутренний скелет груди (эндоскелет). Важную роль в работе летательного аппарата играют складки кутикулы тергита, идущие поперек тела — фрагмы. Их три: между про- и мезотораксом, мезо- и метатораксом и метатораксом и брюшком.

Сложно устроены сочленения тергита с плейритом — область расположения крыльев. Основания жилок крыла не доходят до тергитов. Между ними и тергитом в сочленовой мембране находятся склериты, играющие важную роль при движениях крыла. Крылья у насекомых располагаются между тергитом и плейритом в мезо- и метатораксе.

Несколько слов о крыловых мышцах. С функциональной точки зрения их можно разделить на две основные группы (хотя в разных группах у некоторых насекомых могут числиться одни и те же мышцы): мышцы «крылового мотора», обеспечивающие поступательное движение насекомого, и мышцы «рулевые», обеспечивающие маневрирование насекомого в полете. Помимо перечисленных, крыловой аппарат насекомых обслуживают мышцы, влияние которых на полет заключается в управлении эластической отдачей грудного отдела, а также в изменении относительного положения подвижных его частей. В летательный механизм многих насекомых могут включаться во время полета некоторые мышцы, при ходьбе являющиеся ножными (эти мышцы относятся к бифункциональным). Однако в дальнейшем мы будем обсуждать работу только первых двух (основных) групп мышц.

«Стрекозиный» тип нервно-мышечных отношений в крыловом аппарате

Крыло насекомого представляет собой двуплечный рычаг с неодинаковой длиной плеч, точкой опоры которого служит плейральный столбик. Наиболее простой

способ привести такое крыло в движение — это, прикрепив к нему мышцы по обе стороны столбика, поочередно сокращать их. Тогда при сокращении мышцы снаружи столбика крыло будет двигаться вниз, изнутри — вверх (рис. 1). По этому пути, «не мудрствуя лукаво», и пошли пионеры воздухоплавания «стрекозоподобные» насекомые, относящиеся, как и «настоящие» стрекозы, к бимоторным (Клюге, 2000) и очень на них похожие, и, конечно же, древние предки современных стрекоз, о которых мы знаем очень мало.

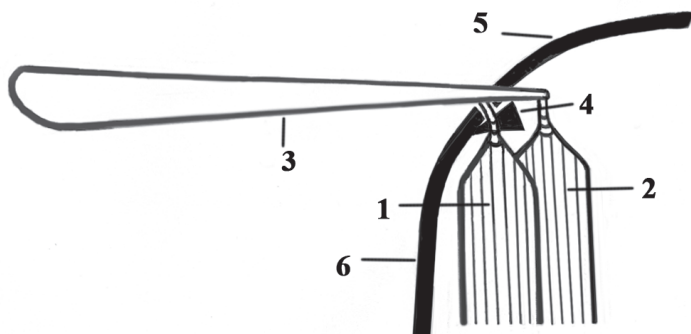


Рис. 1. Схема действия прямых крыловых мышц:

1 — мышца, опускающая крыло (депрессор); 2 — мышца, поднимающая крыло (элеватор); 3 — крыловая пластинка; 4 — плейральный столбик; 5 — тергит; 6 — плейрит

В любом случае, у стрекоз было достаточно времени (не менее 100 млн лет) для «оттачивания» своего летного мастерства, и насекомые современных видов способны совершать в воздухе поистине чудеса. Они могут рывком стартовать или, напротив, резко замедлять свой полет, зависать в воздухе. Они способны быстро взмывать, увеличивая высоту своего полета, летать боком, брюшком вперед и т. д. Не случайно многие исследователи относят стрекоз к самым маневренным на Земле животным. Стрекозы являются активными хищниками, причем ловят свою добычу (более мелких насекомых) на лету. Поэтому многие маневры стрекоз в полете отличаются не только сложностью, но и быстротой.

В нашей лаборатории (Свидерский и др., 2008) были проанализированы расположение, иннервация крыловых мышц стрекоз, число моторных единиц, составляющих различные мышцы, и выявлены механизмы, дающие возможность стрекозам осуществлять тонкие движения при маневрировании, а также механизмы, позволяющие производить эти движения максимально быстро (Свидерский, Плотникова, 2004). Не рассматривая здесь детально структурно-функциональную организацию крылового аппарата стрекоз, остановимся лишь на некоторых важных ее особенностях. А это, прежде всего, способ прикрепления почти всех крыловых мышц непосредственно к крыловой пластинке (лишь две мышцы, участвующие в поднятии крыла, к нему не прикрепляются и являются мышцами непрямого действия на крыло, а что это такое — мы увидим в дальнейшем). Во время биений крылья способны поворачиваться (вращаться относительно продольной оси на больший или меньший угол — совершать пронацию и супинацию). При этом, как пронация, осуществляемая

во время движения крыла вниз, так и супинация при движении крыла вверх — процесс активный и обеспечивается работой особых мышц. Эти вращения могут тонко регулироваться, и в итоге будет меняться угол атаки, при котором работают крылья и, соответственно, подъемная сила и сила тяги, развиваемая крыльями. При движении вниз крылья создают подъемную силу и силу тяги, а при движении вверх — силу тяги. У стрекоз существуют и мышцы, способные смещать крылья в горизонтальной плоскости, вперед или назад, мышцы, способные сводить или разводить крылья. Все это дает стрекозам возможность сложно комбинировать движения крыльев. А если учесть, что каждое крыло у этих насекомых способно работать не только совместно с работой других крыльев, но и независимо от них, — удивляться способности стрекоз совершать фигуры высшего пилотажа не приходится.

Представление о реальном расположении некоторых крыловых мышц стрекоз дают рис. 2 и 3, на которых изображены поперечные разрезы груди насекомого. Мышцами прямого действия, обеспечивающими работу крылового мотора, здесь являются: dvm6, dvm7 (элеваторы); dvm3, dvm4, pm1, pm2, pm3 (депрессоры).

Итак, первый в эволюции насекомых опыт создания крылового аппарата был осуществлен на стрекозиных предшественниках и на самих стрекозах. Он оказался настолько успешным, что «стрекозиный» тип крылового аппарата сохранился до наших дней, причем, если судить по сохранившимся отпечаткам древних стрекоз, практически не изменялся последние миллионы лет. Но почему-то примеру стрекоз последовали лишь ныне живущие поденки, которым, при их образе жизни, вовсе не требовалась ни скорость полета, ни его маневренность (поденки, если исключить периоды расселения, летают весьма своеобразно: взмывают на определенную высоту, а затем — медленно парашютируют, и так — многократно). Возможно, у природы не было ни опыта, ни времени (поденки почти ровесники стрекоз), чтобы создать для поденок что-то новое.

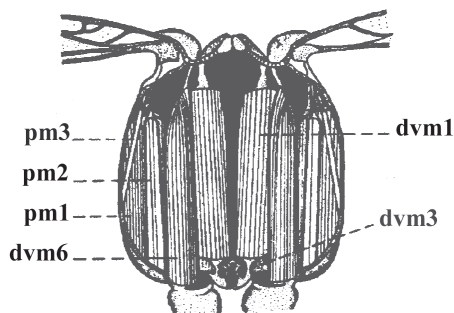


Рис. 2. Крыловые мышцы мезоторакса стрекозы. Поперечный разрез.
По Хатчу (Hatch, 1966)

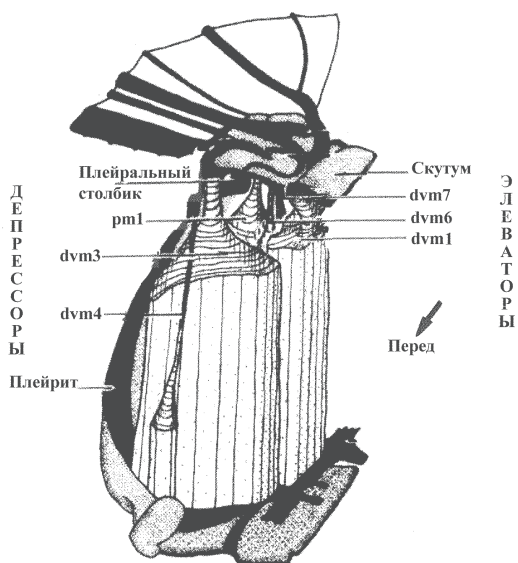


Рис. 3. Крыловые мышцы переднего крыла стрекозы. Поперечный разрез.
По Симмонсу (Simmons, 1977)

Но уже «всего» менее чем через 10 млн лет в эволюции появился второй принципиально новый способ приведения крыльев в движение, который мы и рассмотрим.

«Саранчиный» тип нервно-мышечных отношений в крыловом аппарате

Этот способ мы называли «саранчиный», хотя в эволюции он впервые появился, по-видимому, у древних таракановых, то есть раньше, чем у саранчовых. Но именно у саранчи он был полностью реализован и в совершенстве «отработан», в то время как тараканы с их плохим и ленивым полетом не заслужили, чтобы их именем называли новый в эволюции летательный механизм. Своеобразие этого способа состоит в том, что мышцы крылового мотора, движущие крылья вверх и вниз, к крыльям вовсе не прикрепляются! Так, мышцы, опускающие крыло, — депрессоры — располагаются между фрагмами тергита. Это спинные продольные мышцы, являющиеся главными опускателями (у стрекоз эти мышцы вообще не развиты).

Мышцы, поднимающие крыло, — элеваторы — располагаются между тергитом и стернитом. Это дорсовентральные (тергостернальные) мышцы. Как спинные продольные, так и дорсовентральные мышцы называются (и являются) мышцами прямого действия на крыло. Чтобы понять, каким образом эти мышцы приводят крыло в движение, не будучи с ним связанными, рассмотрим рис. 4, на котором схематически представлены поперечные и продольные срезы груди.

Когда сокращаются дорсовентральные мышцы, тергит, к которому эти мышцы прикрепляются, слегка опускается, его края тянут вниз основания крыльев, что приводит к подъему крыловой пластинки (рис. 4 *а, б*). При сокращении спинных продольных мышц наблюдаются обратные отношения: фрагмы сближаются между собой, тергит несколько выгибается (рис. 4 *в, г*), в результате чего крыло движется вниз. И хотя указанные смещения тергита очень малы, они, благодаря длинному плечу рычага, преобразуются во вполне достаточные по амплитуде движения крыловой пластинки.

Помимо крыловых мышц, не связанных с основанием крыла, у саранчи, как и у стрекоз (и других насекомых), имеются также мышцы, к нему прикрепляющиеся. Мы уже знаем, что это мышцы прямого действия на крыло, или прямые крыловые мышцы.

За счет «рулевых» мышц прямого действия крыло и у саранчи при движении его вниз пронирруется (супинация у саранчи — процесс нерегулируемый и совершается автоматически за счет эластических свойств скелета груди, а также основания самих крыльев). Понятно, что это обстоятельство несколько ограничивает функциональные возможности крылового аппарата, но главное, что делает саранчу маломаневренным насекомым, заключается в том, что фазовые отношения между передними и задними крыльями у саранчи являются фиксированными. Механизм подъемной силы у саранчи создают задние крылья; сила тяги создается передними крыльями лишь при движении их вниз и т. п. Имеется еще целый ряд ограничений, при которых крылья саранчи не могут в силу структурно-функциональных особенностей работать независимо друг от друга (см. Свидерский и др., 2008).

Между тем представление о саранче как об инертном, маломаневренном насекомом, видимо, требует определенной корректировки. Еще в 1992 г. Робертсон и Рей

(Robertson, Rey, 1992) обратили внимание на то, что во время полета в стае саранча умеет достаточно быстро (см. также Santer et al., 2006) реагировать на перемещение своих соседей и избегать столкновений.

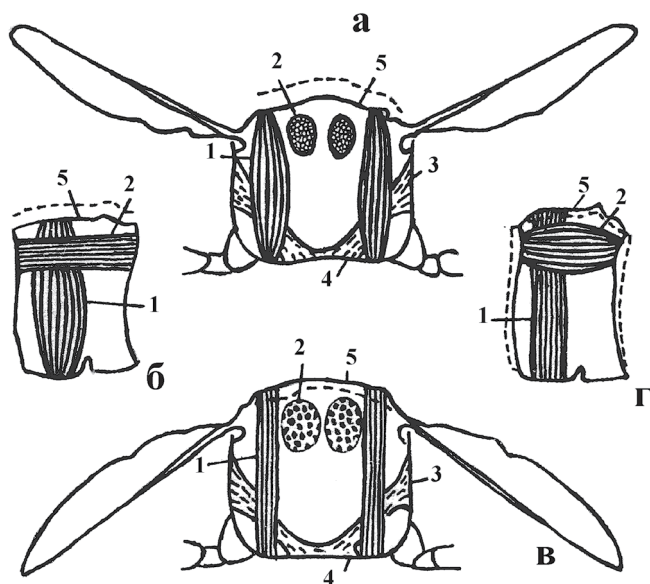


Рис. 4. Схемы работы крыловых мышц непрямого действия.

По Шванвичу (Шванвич, 1949).

а, в — сокращения дорсовентральных и продольных спинных мышц (поперечные разрезы грудного сегмента); *б, г* — сокращения этих же мышц (продольные разрезы грудного сегмента).

1 — дорсовентральная мышца; 2 — продольная спинная мышца; 3 — плеирит;
4 — стернит; 5 — тергит.

Прерывистые линии — положение и границы сегментов, предшествующие данному положению или следующие за ним

Но главное, чем славится саранча, это длинные (на сотни, а иногда и тысячи (!) километров) полетами при поисках пищи, особенно во время миграций. Поэтому для этого насекомого очень важно уметь беречь свои силы в полете, то есть затрачивать как можно меньше энергии. А энергетические ресурсы у нее весьма ограничены — это небольшой «комочек» жира (так называемое — жировое тело), которым она подпитывается во время длительных перелетов. Чтобы постоянно иметь «горючее», саранче приходится потреблять большое количество пищи, а ее еще обвиняют в обжорстве! Представление о расположении крыловых мышц в мезо- и метотораксе саранчи дает рис. 5. Непрямыми мышцами крылового мотора являются (в мезотораксе): 83, 84, 89, 90, 103, 81, 97, 98 и 99 мышцы, причем первые пять обеспечивают подъем крыловой пластинки (элевацию); последние четыре — опускание крыловой пластинки (депрессию).

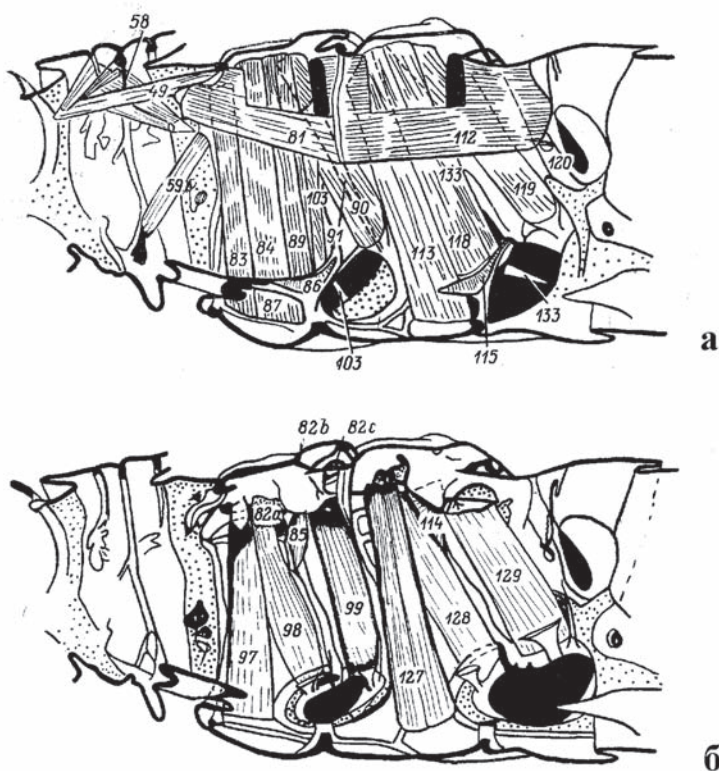


Рис. 5. Расположение крыловых мышц в мезо- и метотораксе саранчи. Вид изнутри.

По Вилсону и Вейс-Фо (Wilson, Weis-Fogh, 1962).

а — медиальная; б — латеральная группы

«Мушиный» тип нервно-мышечных отношений в крыловом аппарате

И вот наконец мы переходим к рассмотрению структурно-функциональной организации крылового аппарата III типа, пожалуй, самого интересного (и необычного!) с точки зрения физиологии. Возник он в эволюции насекомых позже других, и хотя мы условно назвали его «мушиным», раньше мух в эволюции его реализовали перепончатокрылые и жесткокрылые. Мышцы крылового мотора в «мушином» крыловом аппарате, как и в аппарате II типа, являются мышцами непрямого действия на крыло, причем у хороших летунов спинные продольные мышцы могут достигать огромных размеров (рис. 6). Однако строение крыловых сочленений и мышц в высокочастотных системах имеет важные особенности, а главное — нервно-мышечные отношения в этих системах поистине уникальны.

Дело в том, что насекомые с «мушиным» типом крылового аппарата в большинстве своем очень мелкие животные, длина тела которых (и размах крыльев) нередко составляет несколько миллиметров, а то и их доли. Понятно, что и площадь крыла у таких насекомых ничтожна. И для того чтобы хоть как-то держаться в воздушной среде, наиболее мелкие формы вынуждены были развивать очень высокую частоту крыловых биений: комнатная муха (двукрылые) — более 300

в 1 с, медоносная пчела (перепончатокрылые) — более 200. Совсем миниатюрный комар-дергун (двукрылые) работает своими крыльями с частотой более 1000 (!) циклов в 1 с и т. д.

Интересно, что с помощью высокой частоты крыловых биений мелкие насекомые «автоматически» решают и еще одну проблему аэродинамического свойства. Дело в том, что одной из важнейших летных характеристик служит так называемое число Рейнольдса. Это безразмерная величина, выражающаяся дробью, в числителе которой находится произведение скорости движения жидкости относительно тела на некоторую длину, а в знаменателе — кинематическая вязкость жидкости. В нашем случае это будет произведение размаха крыльев насекомого на скорость их перемещения относительно воздуха, деленное на кинематическую вязкость воздуха (она равна $0,14 \text{ см}^2/\text{с}$).

Оказалось, что если число Рейнольдса меньше 100 — начинает возрастать коэффициент лобового сопротивления. Именно эта неприятность угрожает мелким формам насекомых. Как же могут мелкие виды увеличить область чисел Рейнольдса, в которой работают крылья? Понятно, что они не в состоянии увеличить размеры своего крыла и изменить кинематическую вязкость воздуха. Остается единственный путь: повысить, насколько возможно, скорость движения крыла относительно воздуха. Именно так и поступают мелкие насекомые, максимально увеличивающие ритм крыловых ударов, тем самым они уменьшают лобовое сопротивление.

Между тем, из общей физиологии центральной нервной системы хорошо известно, что двигательные центры животных характеризуются легкой утомляемостью и относительно низкой лабильностью и не могут генерировать ритмы двигательной активности с очень высокими частотами, поскольку запасы медиатора в синапсах истощаются и не способны быстро восстанавливаться. Таким образом, возникает вопрос: как же нервная система насекомых справляется со своими функциями при очень высокой частоте крыловых ударов?

Ответ на этот вопрос оказался настолько же простым, насколько и неожиданным. Впервые Дж. Принглом (Pringle, 1949), а затем и К. Родером (Roeder, 1951) было установлено, что нервные импульсы во всех сверхвысокочастотных системах насекомых никогда не поступают к мышцам с частотами, с которыми эти мышцы сокращаются. Например, у некоторых мух на 1 нервный импульс может приходиться от 5 до 20 мышечных сокращений (Nachtigal, 1969). Таким образом, соотношение между частотой импульсов и ритмом работы тех или иных крыловых мышц может быть различным и во многом определяется скоростью функционирования всей системы. У комнатной мухи ритм моторных импульсов, составляющий всего 5–6 в 1 с, способен обеспечивать частоту сокращений крыловой мышцы, достигающую

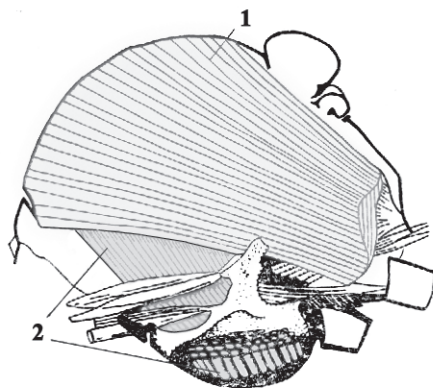


Рис. 6. Крыловые мышцы медоносной пчелы. Вид изнутри.

По Снодграссу (Snodgrass, 1935).

1 — спинные продольные; 2 — дорсо-вентральные

115–120 циклов в 1 с, а ритм импульсов 10 в 1 с — частоту сокращений более 150 в 1 с (Wilson, Wynn, 1963).

Не случайно высокочастотные мышцы насекомых, являющиеся основным крыловым мотором, у двукрылых, перепончатокрылых и насекомых некоторых других отрядов, получили название асинхронных в противоположность обычным для позвоночных животных и многих насекомых синхронным мышцам, в которых соотношение между нервными импульсами и сокращениями составляет 1 : 1 (а именно с такими системами мы имели дело в крыловых аппаратах I и II типа).

Мы не будем здесь подробно рассматривать механизмы, дающие возможность мышцам крылового мотора в аппаратах III типа работать в высокочастотных режимах. Укажем лишь, что здесь весьма существенны структурные особенности высокочастотных мышц, высокий уровень протекающих в них обменных процессов, а также почти изометрический режим их работы. Еще большую роль в работе высокочастотных мышц играют эластические компоненты экзоскелета, а также эластические свойства контрактильного аппарата самих мышечных волокон (подроб. см.: Свидерский, 1988). Важно отметить, что отсутствие фазных отношений между нервными импульсами и сокращениями высокочастотных мышц не может повлиять на точность работы летательного механизма, поскольку за 1 удар крыла насекомое преодолевает очень небольшое расстояние, и контролировать каждый цикл крыловых биений нет необходимости. С другой стороны, для осуществления маневров в полете у этих насекомых существуют специальные рулевые мышцы, которые включаются в контроль полета фазным образом, причем, как и у стрекоз, они способны контролировать работу каждого крыла независимо, что дает возможность некоторым двукрылым совершать очень сложные маневры.

Заключение

Итак, мы рассмотрели структурно-функциональную организацию крыловых аппаратов трех различных типов, появившихся на разных этапах эволюции насекомых и у разных их представителей. Эти крыловые аппараты оказались «отработанными» и «отшлифованными» в течение многих миллионов лет до мелочей. И если все же у кого-нибудь возникает вопрос: какой из этих аппаратов может считаться лучшим, наиболее эффективно действующим, их можно отослать к Козьме Пруткову, который в разделе «Плоды раздумья» своей знаменитой книги дает четкий ответ на подобные вопросы: «Если у тебя спрошено будет: что полезнее, солнце или месяц? — ответствуй: месяц. Ибо солнце светит днем, когда и без того светло, а месяц — ночью. Но, с другой стороны: солнце лучше тем, что светит и греет; а месяц только светит, и то лишь в лунную ночь!»

Работа выполнена при финансовой поддержке ОБН РАН «Механизмы физиологических функций: от молекулы до поведения», 2009 г.

Литература

Клюге Н. Ю. Принципы систематики и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых // Современная систематика насекомых. СПб. : Лань, 2000. 333 с.

- Сви́дерский В. Л. Локомоция насекомых: нейрофизиологические аспекты. Л. : Наука, 1988. 258 с.
- Сви́дерский В. Л., Плотникова С. И. О структурно-функциональной организации грибовидных тел стрекоз и некоторые общие соображения о назначении этих образований // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2004. Т. 40. № 6. С. 496–507.
- Сви́дерский В. Л., Плотникова С. И., Горелкин В. С. Структурно-функциональные особенности крылового аппарата насекомых, не обладающих и обладающих маневренным полетом // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2008. Т. 44. С. 546–555.
- Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. М. ; Л. : Советская наука, 1949. 900 с.
- Grimaldi D., Engel M. S. Evolution of the insects. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2005. 755 p.
- Hatch G. Structure and mechanics of the dragonfly pterothorax // Annals Entomology Society of America. 1966. Vol. 59. № 4. P. 702–714.
- Nachtigal W. Über den Start des fibrillaren Flugmotors bei calliphoriden Dipteren // Zoology Anzeiger. 1969. Bd. 32. S. 444–448.
- Pringle J. W. S. The excitation and contraction of the flight muscles of insects // Journal of Physiology. 1949. Vol. 108. P. 226–232.
- Robertson R. M., Reye D. N. Wing movements associated with collision-avoidance maneuvers during flight in the locust *Locusta migratoria* // Journal of Experimental Biology. 1992. Vol. 163. P. 231–258.
- Roeder K. D. Movements of the thorax and potential changes in the thoracic muscles of insects during flight // Biological Bulletin. 1951. Vol. 100. P. 95–106.
- Santer R. D., Rind F. C., Stofford R., Simmons P. J. Role of identified looming-sensitive neuron in triggering a flying locust's escape // Journal of Neurophysiology. 2006. Vol. 95. P. 3391–3400.
- Simmons P. The neuronal control of dragonfly flight. I Anatomy // Journal of Experimental Biology. 1977. Vol. 71. P. 123–140.
- Snodgrass R. E. Principles of insect morphology. N. Y. ; L. : McGraw-Hill Book Company. 1935. IX, 667 p.
- Wilson D. M., Weis-Fogh T. Patterned activity of co-ordinated motor units, studied in flying locusts // Journal of Experimental Biology. 1962. Vol. 39. P. 643–667.
- Wilson D. M., Wyman R. J. Phasically unpatterned nervous control of dipteran flight // Journal of Insect Physiology. 1963. Vol. 9. P. 859–865.

Flight in Evolution of Insects

V. L. Svidersky

Sechenov Institut of Evolutionary Physiology & Biochemistry RAS
St. Petersburg, Russia: vlsvider@iephb.ru

Insects were the first living organisms who took to the skies. That happened during the Carboniferous about 300 million years ago. Only 150 million years later first birds took off; bats developed powered flight even later. Thus, at least during 150 million years insects were the only group of flying organisms. Insects obviously exploited this advantage in full and became the most abundant and flourishing animal taxon on Earth. The author postulates that in spite of huge diversity of flying insects, there exist only three morpho-functional types of wing apparatus. Those are discussed in the chronological order.

Keywords: evolution, insects, flight.

ЭВОЛЮЦИЯ КЛЕТОЧНЫХ СИСТЕМ И ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ

Ю. В. Гамалей

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург, Россия: ygamalei@mail.ru

Распределение фотосинтатов в теле сосудистых растений исследовано комплексом методов электронной и конфокальной флуоресцентной микроскопии в прижизненной динамике и на фиксированных препаратах. Установлено, что функцию носителя системных связей клеток выполняет «пищевой тракт» — эндоплазматическая мембранная сеть, индуцируемая фотосинтезом и движущаяся по плазмодесмам от фотосинтезирующих клеток к клеткам меристем, потребляющим фотосинтаты. Структура и функционирование пищевого тракта контролируются актомиозиновым сократительным аппаратом цитоскелета. Похолодание и иссушение климата в неогене, вызвав потерю пластичности актомиозинового комплекса, элиминацию плазмодесм и фрагментацию пищевого тракта, сопровождалось частичным переходом растений на распределение фотосинтатов через апопласт. Такова причина появления в миоцене многолетних и однолетних трав, пищевой тракт которых составлен из множества отдельных доменов, не объединенных плазмодесмами. В отличие от континуального эндоплазматического пищевого тракта деревьев, апопластный пищевой тракт трав неэффективен: передвижение по нему связано с большими энергетическими затратами на трансдоменный перенос сахаров. Но он свободен от влияния на транспортную систему холода, водного и минерального дефицита. Цена филогенетического адаптогенеза сосудистых растений к похолоданию и иссушению климата в неогене — четырехкратный рост величины генома. Структурно-функциональные последствия — редукция клеточных систем и жизненных форм в связи с энергетическими проблемами, вызванными фрагментацией пищевого тракта.

Ключевые слова: хлоропласт, эндоплазматическая сеть, плазмодесма, вакуум, апопласт, транспорт, клеточная система, биоморфа, величина генома, сосудистые растения.

Эндосимбиогенетическая гипотеза происхождения растений

Конфокальная лазерная микроскопия (КЛМ), трансгенные методы внедрения флуоресцентных зондов, видеозаписывающая и видеовоспроизводящая техника дали возможность наблюдать прижизненную структуру клеток и трассы подвижности флуоресцентных маркеров почти с таким же увеличением и разрешением, как трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ). В результате локализация и эндосимбиотические взаимоотношения цитоплазмы и органелл (пластид, митохондрий) стали визуально наблюдаемыми в живых, непрепарированных клетках (Köhler et al., 1997, 2000; Kwok, Hanson, 2004; Gunning, 2005). Эндосимбиогенетическая гипотеза получила, наконец, полное признание. Возникли новые направления ее развития. Прорыв зрел более ста лет. В эпоху теоретического оформления (Фаминцын, 1907; Мережковский, 1909) гипотеза оказалась не ко времени, другого объяснения трудностей ее признания нет. Она требовала пересмотра базовых положений клеточной теории, на которые уже опиралась стремительно развивавшаяся генетика, не менее популярная тогда, чем молекулярная биология сегодня.

Пересмотр клеточной теории на том фоне, видимо, энтузиазма не вызывал. Теперь ревизия устаревших взглядов на организацию клеток и клеточных систем высших растений ничему не грозит. Практически она уже произошла (Margulis, 1981; Гамалей, 1997; Keeling, 2004; Samaj et al., 2005; Baluska et al., 2006), повлияв на развитие многих фундаментальных и прикладных направлений биологии растений. Идет рабочее обсуждение композитной индивидуальности растений, базирующейся на взаимодействии геномов ядра и органелл (Margulis, 2004). «Дарвиновской» эволюционной концепции в западной литературе часто противопоставляется «маргулисовская» (Baluska et al., 2006), что и неверно, и исторически несправедливо, потому что пионером этих взглядов, ученым, гонимым за них, был А. С. Фаминцын, а не Л. Маргулис.

Согласно эндосимбиогенетической гипотезе, хлоропласты растений — несвободно живущие в теле растений цианобактерии (Whatley, 1992; Keeling, 2004; Пиневич, 2007). Инвазия цианобактерий в эукариотические клетки по этой гипотезе завершается их локализацией в эндосомах. Плазматическая по происхождению мембрана эндосом преобразуется в ходе их слияния в эндоплазматическую (или вакуолярную, тонопласт). Наполняясь фотосинтатами и осмотически поглощаемой водой, эндоплазматические полости (вакуоли) растут и перетекают из клетки в клетку в направлении от клеток-доноров к клеткам-акцепторам, формируя на своем пути плазмодесмы. С межклеточной экспансией по ним эндоплазматической сети связан экспорт фотосинтатов. Следовательно, хлоропласты — источник не только фотосинтатов, но и «пищевого тракта» — мембранной транспортной сети, по которой фотосинтаты распределяются по тканям и органам растения (Гамалей, 1997, 2006, 2009). Хлоропласты автотрофных тканей — исток распределительной сети, лейкопласты меристематических и запасающих тканей — место ее завершения. Флоэма и ее ситовидные трубки — только магистральная и наиболее специализированная часть вакуома. Ограничивающая ее мембрана формируется из мембранной капсулы (эндосомы), в которой заключены вступившие в эндосимбиоз цианобактерии и которая по мере развития становится буферной зоной обмена между эндосимбионтами. После осуществления полного сиквенса ДНК хлоропластов и цианобактерий и установления гомологии их нуклеотидных последовательностей (см. Антонов, 2007) гипотеза эндосимбиотического происхождения растений перешла в разряд окончательно установленных фактов. Обсуждение альтернативных вариантов происхождения растений прекращено.

В контексте теории эндосимбиотического происхождения растений не принято обсуждать агрессию одного из партнеров в качестве инициирующего начала эндосимбиогенеза. Стоит заметить, однако, что в первых работах делался больший упор на появление цитоскелета у протистов в качестве структурной основы глотательного аппарата, обеспечившего поглощение бактерий клетками протистов (Whatley, 1992). В последние годы чаще обсуждаются механизмы активной инвазии самих бактерий в клетки протистов. Установлено, например, что бактерии способны изменять состояние клеточного цитоскелета и таким образом контролировать инвазию в организмы эукариотов со всеми вытекающими последствиями, в том числе и со становлением эндосимбиотического партнерства. В этой трактовке протеолитический механизм инвазии не имеет принципиальных отличий от способов распространения бактериальных и вирусных инфекций.

Пищевой тракт сосудистых растений

Фотосинтез-зависимое образование эндомембранной распределительной системы растительных клеток — одно из следствий эндосимбиогенеза (Гамалей, 1994, 1997, 2006, 2009; Samaj et al., 2005). Мембранная капсула цианобактерий, возникающая из плазмалеммы хозяина, растет по мере наполнения продуктами их жизнедеятельности — фотосинтатами. Это одно из положений, вытекающих из эндосимбиогенетической теории. Оно может быть проверено простыми экспериментами с суспензионными гидрокультурами протопластов, изолированных из клеток мезофилла. Удаление из протопластов вакуолей сопровождается их образованием вновь из эндомембранной капсулы хлоропластов. Восстановление невозможно при отсутствии света или в случае удаления из протопластов пластид. Результат этих экспериментов однозначно решает вопрос об источнике развития эндоплазматической распределительной системы в пользу хлоропластов. Для полной доказательности эксперименты были многократно повторены на гидрокультурах протопластов из листьев нескольких видов растений (Hortensteiner et al., 1992, 1994; Newell et al., 1998). Результат хорошо воспроизводится: без хлоропластов и в темноте эндоплазматическая мембранная система не восстанавливается.

Трансмиссионная электронная микроскопия позволяет визуально наблюдать производность каналов эндоплазматического ретикулума от оболочки хлоропластов. Публикации с картинami расходящихся от пластидной оболочки ретикулярных тяжей были получены на материале фотосинтетически активных листьев многих растений (Wildman et al., 1962; Thomson, Whatley, 1980; McLean et al., 1988; и др.). Но убедительность этих картин, видимо, все-таки не была достаточной. Оппоненты ссылались на высокую вероятность артефактов в мертвом, фиксированном четырехокисью осмия материале, используемом для ТЭМ.

Прижизненные наблюдения клеток мезофилла с использованием конфокальной лазерной микроскопии подтвердили формирование вокруг хлоропластов радиально растущих от их оболочки ретикулярных трубок, получивших в КЛИМ наименование «стромул» (Köhler et al., 1997; Gray et al., 1999). Их сеть легко окрашивается флуоресцентными маркерами (GFP), синтезируемыми в самих хлоропластах (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004). Справедливости ради следует отметить, что эти структуры наблюдались в живом материале под световым микроскопом и более 100 лет назад (Haberlandt, 1888). Зависимость экспансии сети от фотосинтеза и накопления фотосинтатов, замеченная тогда, также полностью подтвердилась: индукция сети от хлоропластной оболочки инициируется светом, в условиях темноты наблюдается ее редукция (Gray et al., 2001; Hanson, Sattarzadeh, 2008). В благоприятных для фотосинтеза условиях сеть трубок растет, распространяясь со скоростью 1–2 мкм/с от хлоропластов к клеточной периферии. Достигая клеточной оболочки, трубки проникают через нее с образованием плазмодесм (Arimura et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004). GFP-окрашивание десмотрубок плазмодесм, в том числе и «вторичных», формируемых дополнительно между уже неделящимися клетками, позволило понять природу и механизм образования плазмодесм: они являются фотосинтез-зависимыми производными «стромул». И те и другие найдены во всех обследованных тканях растений (Gray et al., 2001). Распределение обеих структур имеет флоэмоцентрический градиент (Гамалей, 2004). Известная по данным ТЭМ сетевая организация десмотрубок плазмодесм — дополнительное свидетельство

идентичности «стромул» трубкам эндоплазматической сети. Одна из двух терминологий, возникших независимо при использовании методов ТЭМ и КЛМ, стала избыточной. Как исторически первая, эндоплазматическая сеть имеет большее право быть сохраненной (Kutsuna et al., 2003; Гамалей, 2006). Термины «стромула» (для трубчатых тяжей, ассоциированных с пластидами) и «матрикула» (для аналогичных структур, ассоциированных с митохондриями) оказались неудачными по многим причинам. Эндоплазматическая сеть, объединяющая органеллы обоих типов, неделима. GFP-маркер распространяется по ней независимо от места синтеза (Kwok, Hanson, 2004). Существование белков стромы в «стромулах» и белков матрикса в «матрикулах» не подтверждено (Arimura et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004).

КЛМ наблюдения за перемещением флуоресцентных маркеров типа GFP показали, что в случае введения метки в пластиды индукцией их синтеза с помощью трансгенов она быстро обнаруживается в эндоплазматической сети и ядерной оболочке соседних клеток; метки, синтезируемые в цитоплазме или вводимые в нее, остаются локализованными внутри клетки (Cantrill et al., 2001). Окраска стромул, проникающих через плазмодесмы, флуоресцентными маркерами, синтезируемыми в хлоропластах (Arimura et al., 2001), стала важным аргументом против концепции «симпласта» как цитоплазматического континуума. Идентичность десмотрубки плазмодесм стромулам и зависимость межклеточной экспансии стромул и формирования плазмодесм от фотосинтеза и экспорта фотосинтатов ставят точку в вопросе о природе транспортного канала фотосинтатов. Им является эндоплазматический ретикулум («вакуум» применительно к целому растению), а не «симпласт» (в расхожем его толковании в качестве цитоплазматического континуума).

Для многоклеточных систем тип питания является признаком ключевым. Мир растений автотрофен, но автотрофия — тип питания прокариот. Раздел между автотрофными и гетеротрофными организмами проходит по границе царств прокариот и эукариот (Пиневиц, 2007). Растения не являются исключением из правила. Фотосинтез и вытекающая из него автотрофия привнесены в мир растений населившими их распределительную систему цианобактериями. В такой интерпретации противоречие между эукариотной организацией растений и автотрофным типом их питания снимается, но многие термины теперь оказываются нуждающимися в уточнении.

Цитоскелетный контроль функционирования пищевого тракта

Ультроструктурными и иммунохимическими методами показано наличие актина и миозина внутри цитоплазматического кольца плазмодесм (Gamalei et al., 1994; Radford, White, 1998; Blackman et al., 1999; Blackman, Overall, 2001), что стало основанием для разработки сфинктерной модели пульсирующего их функционирования (Gamalei et al., 1994; Overall, Blackman, 1996; Overall, 1999; Alfonso et al., 2006). Модель предполагает акто-миозиновый контроль подвижности ретикулярной трубки внутри плазмодесм и их пропускной способности. Показано, что блокаторы конформационной подвижности актина (холод, цитохалазин D, латранкулин В) подавляют развитие и функционирование «стромул» и плазмодесм, вызывая накопление крахмала и растворимых сахаров в фотосинтезирующих клетках (Kwok, Hanson, 2003, 2004; Natesan et al., 2009). Сравнимые последствия вызывает BDM (бутандион-моноксим), ингибитор АТФазы миозинового мотора (Natesan et al., 2005, 2009). Действие может быть кумулятивным, включающим влияние на кон-

формационную пластичность акто-миозиновых фибрилл внутри клетки и внутри плазмодесм. Миозины, локализованные на мембранах эндоплазматической сети цитоплазмы и в плазмодесмах, оказались относящимися к разным его структурным вариантам: в плазмодесмах был найден миозин VIII (Baluska et al., 2004; Samaj et al., 2006), в стромулах — миозин XI (Natesan et al., 2009). Реагенты, подавляющие сборку микротрубочек цитоскелета (оризалин, амипрофосметил), не оказывают сколько-либо заметного эффекта ни на развитие стромул, ни на отток фотосинтатов (Natesan et al., 2009). Следовательно, состояние и межклеточная подвижность пищевого тракта контролируется именно акто-миозиновым компонентом цитоскелета, микротрубочки в этом процессе не участвуют. Зависимая от фотосинтеза и состояния цитоскелета внутри- и межклеточная подвижность эндоплазматической сети (Gunning, 2005; Samaj et al., 2005, 2006) — основа всех трансформаций клеточных систем растений, их роста, редукции и репарации.

При заложении плазмодесм между делящимися клетками первоначально существуют только эндоплазматические тяжи, лежащие поперек формирующейся клеточной пластинки. Цитоплазматическое кольцо вокруг них образуется позже, когда формирование пластинки завершается (Pickett-Heaps, Northcote, 1966; Hepler, 1982). В дальнейшем первичность эндоплазматической трубки и вторичность цитоплазматического кольца многократно демонстрировались наблюдениями над заложением плазмодесм *de novo* (так называемых «вторичных плазмодесм») внутри уже сформированных стенок интерфазных клеток (Kollmann, Glockmann, 1991), в культуре изолированных протопластов (Ehlers, Kollmann, 1996), в случаях регенерации нарушенного флоэмного потока (Kollmann, Glockmann, 1999). Таким же образом происходит образование плазмодесм в стенках между клетками, приведенными в контакт: в культурах протопластов (Monzer, 1991; Ehlers, Kollmann, 1996), в срастающихся органах, между клетками разных видов, в том числе между клетками паразита и хозяина, привоя и подвоя гибридов, химер (Kollmann, Glockmann, 1990; Steinberg, Kollmann, 1994). В столь разных ситуациях механизм образования плазмодесм оказался универсальным. Образование вторичных плазмодесм *de novo* инициируется встречным или односторонним проникновением эндоплазматической трубки («стромулы») через толщу сформированной клеточной стенки. Все эти наблюдения стали аргументом, подтверждающим, что в развитии плазмодесм эндоплазматический канал выступает в роли первичной структуры, а цитоплазматическое кольцо — вторичной.

Модель пульсирующего функционирования плазмодесм предполагает, что рас-пределяемый экссудат движется через них порционно, в виде мембранных везикул. В зонах повышенной концентрации плазмодесм порционный характер транспорта через плазмодесмы отражен структурой эндоплазматической сети, которая имеет форму скоплений («гирлянд») мембранных везикул. Блокада пульсации плазмодесм или нарушения целостности эндоплазматической сети при препарировании тканей растений ведет к падению внутреннего давления и переходу плазмодесм в закрытое состояние, отражаемое отсутствием везикулярных скоплений сети в цитоплазме. При проведении опытов на отделенных листьях разного возраста установлено, что способность плазмодесм реагировать закупоркой эндоплазматической сети на нарушения ее целостности с возрастом падает (Gamalei et al., 1994). Аналогичную возрастную динамику может иметь и частота пульса. Возможно, это связано

с возрастной утратой пластичности актомиозинового сфинктера, принципиально аналогичной склеротическим явлениям в сосудах животных.

Факторы, контролирующие режим пульсации плазмодесм

На X Фотосинтетическом конгрессе в Монтпелье (Франция, 1995) английский ботаник и инженер Джон Милбурн с помощью сконструированной им системы усилителей дал возможность аудитории услышать пульсирующий поток фотосинтатов в листьях проростков *Cucumis sativa*. Методы измерений электрического сопротивления плазмодесм подтвердили их функционирование в режиме пульсации. В дальнейшем эти методы удалось использовать для определения влияния комплекса внешних факторов на частоту пульсации (Holdaway-Clarke et al., 2000). Время полного цикла при температуре +20 °C оказалось равным 10 с, то есть 5–6 пульсаций в минуту. Подготовка к выбросу длится 8–9 с, за 1 с транспортная везикула проскакивает через плазмодесму. Частота пульса оказалась температурно-, водо- и кальциево-зависимой. Среди факторов, блокирующих пульсацию, отмечены низкие положительные температуры, водный дефицит, механические повреждения, изменения рН и содержания цитоплазматического кальция (Quader, Fast, 1990; Gamalei et al., 1994; Holdaway-Clarke et al., 2000). Каждый из вышеперечисленных факторов может быть причиной дисбаланса между внутренним и внешним давлением, ведущего к изменению структуры и функционального статуса плазмодесм.

Пульсация прекращается полностью при температурах ниже +10 °C. Водный дефицит повышает температурный порог прекращения пульсации. Изменения содержания Ca^{2+} и электрических характеристик могут быть посредниками в реакциях плазмодесм на понижение температуры или водного обеспечения. Охлаждение приводит к повышению уровня внутрицитоплазматического Ca^{2+} и изменению пластичности актиновых фибрилл. В ответ на сжатие (преобразование трубки плазмодесм в стержень) их электрическое сопротивление увеличивается в десятки, а иногда и в сотни раз в течение 5 с (Knight et al., 1996).

Существует ряд косвенных показателей изменений функционального статуса плазмодесм. Широко известно явление накопления продуктов фотосинтеза в клетках мезофилла под влиянием холода или засухи (Guy et al., 1992; Ristic, Ashworth, 1993). Параллельно наблюдаются изменения электрических характеристик и содержания свободного цитоплазматического кальция (Holdaway-Clarke et al., 2000). Подавляющее влияние холода и засухи на темп пульсации плазмодесм косвенно подтверждается фактами торможения роста в этих условиях. Возврат к функционированию при повышении температуры может быть зафиксирован по восстановлению пульсации плазмодесм и снижению содержания растворимых сахаров и крахмала в клетках мезофилла. Продолжительное закрытое состояние плазмодесм, вызванное длительным периодом холода, ведет к транспортной дисфункции и погружению растений в состояние покоя. Листопадность многих растений умеренной и аридной зон и связанная с ней сезонность вегетации и фотосинтеза многократно инициировали острые дискуссии о судьбе плазмодесм в диапаузах фотосинтеза. Установление факта редукции уже сформированных стромул при выключении света (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004) свидетельствует о том, что фотосинтетическая активность — непереносимое условие существования плазмодесм и вакуома в целом, ее отсутствие неминуемо ведет к их распаду. Данные о сходстве периодич-

ности фотосинтеза и функциональной активности плазмодесм, публиковавшиеся ранее (Генкель и др., 1968; Esau, 1969), как будто подтверждаются.

Принимая во внимание высокую чувствительность плазмодесм к факторам температурного и водного режима, большой интерес вызывают сравнительные исследования структуры пищевого тракта у представителей биоморф, сформированных в геологические эпохи, отличающиеся климатическими условиями. Наибольший интерес в этом отношении вызывает организация распределения фотосинтатов у деревьев, лиан, кустарников, многолетних и однолетних трав (Гамалей и др., 2008).

Эволюция пищевого тракта и биоморф растений

Климат мела, с которым связывается появление и первые шаги становления двудольных растений, в целом считается благоприятным, несмотря на выраженную дифференциацию: обширные территории суши заняты аридными поясами (Scotese, 2003; Miller et al., 2005). Доля участия двудольных, относящихся к первой волне их таксоногенеза, в растительном покрове была, по-видимому, еще не очень значительной, но их таксономическое разнообразие росло и структурно-функциональная организация усложнялась. Сначала в сочетании с древесным габитусом сравнительно небольшого размера. Общий тренд был направлен на увеличение биоморф, насколько позволяли температура и осадки. Вероятно, поэтому нет резких качественных различий между группами жизненных форм, сформированными в позднем мелу и в начале палеогена. Двудольные позднего мела — растения, которые по структурным признакам могли использовать в качестве русла распределения ассимилятов и вакуом, и апопласт. Оба канала слабо специализированы и не альтернативны (Гамалей и др., 2008).

Появление большого разнообразия специализированных древесных форм двудольных ассоциируется с палеогеном. Таксоны этого поколения обязаны своим происхождением «раннеэоценовому климатическому оптимуму». Оптимизация климата для растений одновременно по нескольким параметрам (температура, осадки, уровень углекислоты) (Gibbs et al., 1999; Veizer et al., 1999; Wallmann, 2004; Miller et al., 2005) в конце палеоцена и раннем эоцене привела к тому, что эндоплазматический канал стал использоваться более полноценно, и это не замедлило отразиться на амплификации и усилении специализации его структур у всей группы древесных двудольных (Гамалей и др., 2008). В конечном счете, интегральным показателем этой метаморфозы стал особый алгоритм деления клеток, направленный на объединение проводящих пучков в общий проводящий цилиндр. Его камбиальная организация стала тестовым признаком древесных форм. Стандартизация формы и клеточного состава терминальных пучков древесного типа завершилась формированием «открытых» спутников ситовидных трубок, характеризующихся обилием плазмодесменных полей на границе мезофилла и флоэмы (Гамалей, 1974; «intermediary cells»: Turgeon et al., 1993). Каждое поле содержит десятки кустообразно ветвящихся в направлении флоэмы плазмодесм. Их общее число на клетку в растущем листе увеличивается и к стадии экспорта сахаров достигает нескольких тысяч. Плазмодесмы функционируют в режиме 6–8 пульсаций в минуту, каждая пульсация сопровождается выбросом везикулы эндоплазматического ретикулума в сторону спутника. На ТЭМ снимках интенсивная везикуляция цитоплазмы спутников и полостей ситовидных элементов наблюдается постоянно.

Исключительно плазмодесменная загрузка флоэмы подтверждается отсутствием сахаров в апопласте (Voitsekhovskaja et al., 2000). Она ассоциируется со многими другими специфическими структурно-функциональными признаками листа: дорсивентральной гипостоматной анатомией, эндопластной компартментацией флоэмного и апопластной ксилемного потоков, олигосахаридным составом флоэмного экссудата, высокими показателями газо- и водообменных функциональных характеристик, слабой реакцией устьиц на отделение листа и водный дефицит, отсутствием водозапасающих тканей. Все признаки отражают обитание в условиях оптимального водного режима, исключая возможность водного дефицита. Увеличение размеров древесных форм обеспечено исключительно высокими показателями фотосинтеза (Van der Heijden, Phillips, 2008). Показатели роста у этих растений тоже максимальные. Им же свойственны и максимальные показатели дыхания точек роста или развития семян. В совокупности эти данные свидетельствуют о том, что распределительная система в этих условиях функционирует очень эффективно, обеспечивая оптимальную реализацию донорно-акцепторных отношений тканей и органов и базирующийся на ней максимальный прирост. Судя по показателям интенсивности роста, распределение фотосинтатов по эндоплазматическому пищевому тракту связано с минимальными энергетическими затратами. Сосудистые растения с такой его организацией — наиболее специализированные. Со второй половиной эоцена связана не только вершина эволюции плазмодесменного транспорта и становление семейств, отличающихся наиболее продвинутыми его структурными вариантами (Bignoniaceae, Oleaceae, Clusiaceae, Combretaceae, Cucurbitaceae, Rubiaceae, и др.), но и наиболее мощная волна экспансии растительности влажных тропических лесов (Morley, 2007).

Усиление интенсивности роста растений и появление на базе новой структурной организации гигантских древесных форм стало предпосылкой возникновения еще одной группы биоморф — лиан. Древовидные лианы — наиболее продвинутой формой древесных двудольных, венчающая эволюцию в этом направлении. Использование чужих опорных структур позволило освободиться от формирования собственных и изменить функциональный баланс в пользу интенсификации ростовых процессов. На основе плазмодесменной организации оттока фотосинтатов рост лиан достигает рекордных для сосудистых растений величин (10–20 и даже до 50 см в сутки). Лианы не могли появиться прежде опор. Производительность или вторичность лиан в лесных экосистемах подтверждается тем, что представители некоторых родов (*Ficus*) на открытых пространствах реализуют себя как деревья, и только в лесу как лианы. Палеоген стал эпохой расцвета древесных жизненных форм и глобальной экспансии базирующихся на них лесных биомов. Дождевые и муссонные леса в это время доминируют на всех континентах и широтах. «Оранжевый» климат палеоэоцена и раннего эоцена не связан со значительной широтной дифференциацией климата, лесная растительность с доминированием деревьев и лиан распространена повсеместно, вплоть до полюсов (Morley, 2007).

Олигоцен ознаменован резкой сменой климатических тенденций. Климат стал более холодным, сухим, усилилась его дифференциация, что привело к росту контраста климатических параметров на экваторе и полюсах (Miller et al., 2005; Zachos et al., 2001). Изменения в этом направлении продолжают прогрессировать в миоцене и плиоцене (Salzmann et al. 2008), что привело к появлению территорий, на которых вегетация древесных растений стала сезонной по одному или обоим параметрам

(сухость и холод) или их обитание стало вообще невозможным. В имитирующих климатическую ситуацию олигоцена экспериментальных условиях на модельных видах показано, что понижение температуры ведет к усилению регидности цитоскелета, контролирующего пульсацию плазмодесм (Gamalei et al., 1994; Гамалей, 2004). Возникающая вследствие изменений пластичности цитоскелета непроницаемость эндоплазматического канала плазмодесм для сахаров становится причиной их избыточного накопления в вакуолях клеток мезофилла. Косвенным признаком дисфункции плазмодесм становится гипераккумуляция крахмала в хлоропластах мезофилла — явление, наблюдаемое под влиянием практически всех факторов, ограничивающих транспорт сахаров и рост растений. За избыточным накоплением сахаров и осмотического давления в вакуолях мезофилла следует утрата тонопластом барьерных в отношении сахаров свойств (Гамалей, 2006). В результате сахара выходят в апопласт. Их концентрация внутри вакуома и, соответственно, осмотический потенциал, контролирующий гидростатическое давление и обеспечивающий пульсацию, понижаются. Редукция плазмодесм начинается с тканей листа: процесс транспирации вызывает значительно большее их охлаждение относительно тканей других органов. Реакции, связанные с низкотемпературным подавлением загрузки флоэмы по плазмодесмам и переходом на апопластную ее загрузку, можно наблюдать не только в контролируемых экспериментах, но и в онтогенезе под влиянием естественных погодных флуктуаций.

Филогенетический адаптогенез по аналогичному сценарию в неогене возможен. Климат в этот период менялся в обоих направлениях, в высоких широтах он становился более холодным, в низких — более сухим (Salzmann et al., 2008). Подавление плазмодесменного транспорта каждым из факторов и обоими тем более ведет к элиминации плазмодесм. Экспорт ассимилятов после утраты плазмодесм может происходить только через апопласт. Филогенетические преобразования в клеточном комплексе терминальной флоэмы в ответ на те же факторы могут идти в выше описанном направлении, но сильно отличаются от них по конечному результату. Они сопровождаются изменением и структуры клеток, и их состава в терминальных пучках. Структурная альтернатива утраченным плазмодесмам — апопластные лабиринты из выростов клеточной оболочки во флоэме спутников «закрытого» типа “transfer cells”: Gunning, Pate, 1974). Если интенсивность эндоплазматического экспорта сахаров пропорциональна развитию плазмодесменных полей, то интенсивность апопластного их экспорта коррелирует со степенью развития апопластного лабиринта (Гамалей, 1990). Это надежный количественный тест. Загрузка флоэмы у этой группы растений через апопласт подтверждена высокой концентрацией сахаров, главным образом в форме сахарозы, в апопласте их листьев (Voitsekhovskaja et al., 2000). Сопряженные структурно-функциональные признаки: изолатеральная амфистоматная анатомия, сахарозный состав флоэмного экссудата, чувствительный осмотический механизм устьичной регуляции, быстрые их реакции на водный дефицит, эндопластная разгрузка ксилемы, обилие специализированных водозапасающих клеток, относительно низкие функциональные характеристики и др. Сравнив, легко убедиться, что весь набор характеристик листа теперь противоположен описанному выше для древесных растений эоцена. Обитая в условиях постоянно низких температур, подавляющих функционирование распределительной системы, они имеют высокие показатели дыхания для фотосинтетических органов (листьев) и низкие — для точек роста. Даже частичная блокада функционирования эндоплаз-

матического пищевого тракта, разрывающая донорно-акцепторные отношения органов, ведет к избытку фотосинтатов в листьях и их дефициту в точках роста. Морфология двудольных меняется в направлении травянистых форм. Частичное или полное подавление роста отражено карликовыми и подушкообразными формами аркто-альпийских трав. Аналогичные варианты дефектных донорно-акцепторных отношений известны для растений аридных зон и солончаков. Функционирование их пищевого тракта подавлено другими факторами (водный дефицит, засоление), но результат сходный — блокада функционирования вакуома и разобщение трофических отношений органов.

Резкая перемена климата в негативном для сосудистых растений направлении могла стать критической для их обитания. Выход в конечном счете нашелся, но ценой редукции биоморф. Даже локальное и временное использование апопласта в качестве транспортного канала ассимилятов связано с огромными энергетическими потерями на трансмембранный их перенос (молекула АТФ на перенос молекулы сахарозы). Пропорционально понижен энергетический потенциал роста растений. Биоморфы редуцируются до трав, но теперь они свободны от климатической зависимости по многим направлениям. Проблема лимитирования оттока сахаров климатическими факторами решена. Апопластные C_3 травы становятся доминантами лугово-степной растительности умеренной зоны. Они способны обитать даже в условиях Арктики и высокогорий: большая часть аркто-альпийских видов относится именно к этой группе. Расход энергии на отток и распределение фотосинтатов резко увеличивается, соответственно сокращается рост. Биоморфы минимизируются, онтогенез укорачивается, темп смены надземных органов или целиком поколений ускоряется.

В качестве продолжения направления эволюции трав появляется еще одна производная группа таксонов — полупаразитные и полностью паразитные растения (сем. Loranthaceae, Rhinanthaceae, Orobanchaceae), способные к перехвату транспортных углеводных потоков из апопласта растений-хозяев. Новая волна адаптогенеза, ведущая к появлению более специализированных форм роста, увенчана набором специфических для них паразитных форм, которые замыкают структурный ряд. Возникновение паразитных форм трав невозможно без перехода на апопластный тип питания гетеротрофной сферы.

Главное следствие похолодания и иссушения климата в неогене — появление огромного разнообразия редуцированных травяных и кустарниковых форм, экспансия растительных формаций с их доминированием. Этим периодом (23–5 млн лет назад) датируется появление и быстрое распространение лугово-степной растительности в Евразии, саванн в Африке, прерий и памп в Америке, бушей и чеп-поралей во флорах средиземноморского типа. С их формированием и экспансией ассоциируется становление семейств новой генерации (Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Solanaceae, Geraniaceae, Linaceae, Dipsacaceae, Fabaceae, Valerianaceae, и др.). Травяные биомы дифференцированы на высокоширотные с доминированием C_3 трав, адаптированных к условиям низких температур обитания, и низкоширотные, составленные преимущественно из C_4 трав, устойчивых к аридным условиям. И те и другие возникли на территориях, которые в эоцене были заняты мегатермальными дождевыми и муссонными лесами, чей ареал значительно сократился в связи со столь радикальными изменениями климата (Morley, 2007; Osborne, 2008). Доля площади лесных экосистем на континентах в эоцене составляла 52 %, к миоцену она

сократилась до 27 %. Вновь появившиеся травяные и кустарниковые биомы заняли 25 % территорий континентов. Разница видового богатства лесных и травяных биомов позволяет предполагать, что в ходе сокращения площади лесных экосистем было утрачено порядка 100 тысяч видов, а в процессе формирования травяных и кустарниковых появилось не более 30–40 тысяч новых, то есть общий баланс видового разнообразия в неогене, по-видимому, был отрицательным.

Цена климатического адаптогенеза биоморф

Первые сравнительные исследования величины генома показали ее зависимость от температуры обитания растений: чем ниже температура, тем выше содержание ядерной ДНК в диплоидном наборе (Bennett, 1976). За прошедшие с тех пор 30 лет сравнительные исследования содержания ДНК расширялись, методика измерений уточнялась, рос круг исследованных таксонов (Bennett, Leitch, 2005). Итогом развития исследований в этом направлении стала электронная база данных, опубликованная в Интернете сотрудниками Ботанического сада Кью (Kew Plant DNA C values database: Bennett, Leitch, 2004). Ее материалы подтвердили, что виды флор умеренных и высоких широт имеют более высокие показатели, чем виды тропиков. Связь величины генома с широтой и температурой автоматически предполагает корреляцию с биоморфами растений. Широтный ряд биоморф, так же как ряд базирующихся на них биомов, адекватен широтному градиенту температуры. Это результат эволюции в течение миллионов лет. Температура, несомненно, могла быть и первичным иницирующим увеличение генома фактором, но теперь это уже результат ее филогенетического влияния. В ходе эволюции в высоких широтах и высокогорьях отобрались виды и жизненные формы, устойчивые к низким температурам, то есть сложившиеся как таковые в условиях холодного климата. С использованием базы данных Кью составлена карта распределений жизненных форм и величин геномов на графическом аналоге системы магнолиофитов А. Л. Тахтаджяна (Гамалей, 2004; Гамалей и др., 2008). Распределения оказались тождественными.

Исходя из палеоботанических сведений о филогенетическом возрасте таксонов, построены эволюционные ряды биоморф и структурно-функциональных синдромов для ведущих филогенетических линий цветковых растений (табл. 1). Параллельно построены ряды их распределения в современных зональных флорах. По обеим линиям сравнения получен близкий результат. Величина генома меняется вдоль зонального ряда современной растительности от тропиков к полярным пустыням в таком же направлении, как вдоль филогенетического ряда от древесных форм эоценового оптимума к травам экстремального по климату миоцена и плиоцена (табл. 1). Сходство рядов вполне объяснимо сравнимостью исторического и географического диапазонов температуры.

В ходе эволюции величина генома растет в соответствии с охлаждением климата в кайнозой, в зональном ряду современных флор — от низких к высоким широтам. Средние величины содержания ДНК в диплоидном наборе у древесных видов эоценового происхождения и у представителей ведущих семейств современных тропических флор не превышают 3 пг (табл. 1). У древовидных лиан этот показатель еще ниже, обычно не более 1 пг. Возможность не формировать собственные опорные структуры проявляется в снижении содержания ДНК. У трав миоценового происхождения и у представителей современной арктической флоры эти показате-

ли в среднем в 3–4 раза выше — 7–8 и более пг (табл. 1). Еще более убедительны различия между деревьями и травами в тех семействах и подсемействах, в которых есть представители тех и других биоморф (табл. 2). Любопытно, что увеличение генома свойственно только C_3 травам высоких широт. C_4 травы низких широт в полном соответствии с температурной зависимостью имеют низкие показатели содержания ДНК (не более 3–4 пг). Статистически достоверных различий между многолетними, однолетними и эфемерными травами пока не установлено.

Таблица 1

Филогенетический ряд величин генома двудольных

Древесная флора палеогена			Травяная флора неогена		
Возраст, млн лет	Семейство (число измерений)	Содержание ДНК, 2С, пг	Возраст, млн лет	Семейство (число измерений)	Содержание ДНК, 2С, пг
55	Myrtaceae (8)	1,7	23	Boraginaceae (9)	5,6
52	Actinidiaceae (7)	2,5	19	Asteraceae (557)	9,1
52	Apocynaceae (14)	2,8	19	Solanaceae II (209)	7,9
52	Meliaceae (6)	1,1	19	Rubiaceae II (26)	4,0
52	Rutaceae (57)	2,4	19	Plantaginaceae (2)	7,6
48	Bignoniaceae (8)	2,3	15	Campanulaceae (13)	9,4
48	Buddleiaceae (2)	2,3	15	Cistaceae (22)	5,5
48	Onagraceae (30)	2,3	14	Dipsacaceae (6)	4,8
48	Oleaceae (11)	3,3	12,5	Plumbaginaceae (10)	9,6
45	Pittosporaceae (2)	0,9	8,5	Geraniaceae (1)	16,2
43	Combretaceae (10)	3,0	8,5	Fabaceae (Faboid.) (927)	7,4
36	Rhizophoraceae	2,0	8,5	Brassicaceae (19)	6,8
36	Rubiaceae I (68)	1,5	7,5	Apiaceae (79)	5,1
31	Lythraceae (3)	1,1	3,5	Primulaceae (7)	10,4
31	Clusiaceae (12)	0,9	3,5	Valerianaceae (6) Scrophulariaceae II (22)	6,4
31	Punicaceae (1)	1,4	3,5		5,6
26	Lamiaceae (38)	2,4			
26	Acanthaceae (2)	2,1			
26	Scrophulariaceae I (2)	2,1			
26	Verbenaceae (5)	3,0			
26	Cucurbitaceae (47)	2,3			
Среднее 2,1			7,6		

Источники данных о возрасте семейств: The Paleobiology Database, <http://flatpebble.pceas.ucsb.edu>; Fossil Record 2. Источник данных о содержании ДНК: Kew Plant DNA C-values Database, <http://www.rbghkew.org.uk/cval/homepage.html> (Bennett, Leitch, 2004). Списки семейств составлены по палеоботаническим данным, проверенным анализом структуры терминальных пучков (Гамалей и др., 2008).

Общий признак трав — апопластный тип питания гетеротрофной сферы. Степень развития апопластного лабиринта в зоне контакта мезофилла и флоэмы, отражающая интенсивность экспорта, положительно связана с величиной генома.

Аналогичный лабиринт и аналогичная корреляция его развития с интенсивностью питания характерна для зоны контакта гаусториальных клеток растений-паразитов с ситовидными трубками растений-хозяев. Тот же тип питания свойствен железкам плотоядных растений. Поглощение белковой пищи ими происходит тоже в сочетании с развитием апопластного лабиринта. Величина генома у обеих групп растений сравнима со свойственной травмам миоцена.

Специфичность величины генома для биоморф двудольных наблюдается на фоне отсутствия отчетливой таксономической специфичности этого показателя для видов, родов и даже семейств, особенно если они включают представителей нескольких биоморф (табл. 2). Виды или роды, которые могут реализовываться в разных биоморфах (например, деревья и лианы *Ficus*), имеют различия содержания ДНК, свойственные соответствующим биоморфам. Видовые величины генома, взятые из разных литературных источников, могут не совпадать между собой, но обычно не выходят за пределы диапазона, характерного для биоморфы (табл. 1, 2). Список примеров, иллюстрирующих большую специфичность данного показателя для биоморф, а не таксонов, может быть продолжен.

Таблица 2

Возраст и величина генома в родственных группах деревьев и трав

Семейство	Деревья		Травы	
	Возраст, млн лет	Содержание ДНК, 2С, пг, (число измерений)	Возраст, млн лет	Содержание ДНК, 2С, пг, (число измерений)
Апосинцевые	61	Alstonia 1,5 (2)	–	Ноя 4,9 (3)
Бобовые	82	Caesalpinioideae 1,8 (25)	8,5	Faboideae 7,4 (927)
Охалиевые	–	Averrhoa 0,5 (1)	–	Oxalis 6,0 (8)
Полигоневые	52	Coccoloba 2,3 (1)	12	Rumex 5,7 (7)
Розовые	106	Prunus 0,6 (12)	14	Fragaria 3,2 (18)
Рубиевые	36	Coffea 1,5 (51)	19	Galium 4,0 (7)
Рутевые	–	Citrus 0,8 (10)	–	Dictamnus 6,9 (2)
Саксифрагевые	61	Ribes 1,1 (2)	–	Saxifraga 3,5 (6)
Скротуляриевые	48	Bignonia 2,3 (8)	3,5	Veronica 5,6 (10)
Соланевые	52	Lycopersicon 2,0 (24)	19	Nicotiana 8,3 (46)
Вербеновые	48	Tectona 0,9 (1)	6	Lantana 5,5 (1)
Зыгофилловые	–	Bulnesia 2,3 (7)	–	Pintoa 5,5 (1)

В биоморфах растений интегрирована совокупность тех структурных и функциональных признаков, которые непосредственно контролируются изменениями климата. Интенсивность фотосинтеза, ксилемного и флоэмного транспорта, роста, продолжительность онтогенеза имеют положительную связь с благоприятностью климата. Например, зональные характеристики интенсивности фотосинтеза и транспирации для тропической флоры в 4–5 раз выше, чем для арктической (Woodward, Smith, 1995; Mu et al., 2007). Величины генома, наоборот, коррелируют со степенью неблагоприятности климата. На основании этого материала сделано заключение, что повышенное содержание ДНК — признак климатического или почвенного неблагоприятия.

В кайнозой ядерный геном сосудистых растений имел тенденцию увеличиваться, а функциональная его эффективность (интенсивность функции на 1 пг ДНК) — снижаться. Проведенные определения функциональной его эффективности по группам жизненных форм разного возраста установили ее снижение от максимально высокой у лиан и деревьев дождевых и муссонных лесов палеоцена и эоцена к минимальной у многолетних и однолетних трав лугово-степной растительности, появившейся в миоцене. Причина роста генома и снижения его эффективности в том, что все климатические параметры, важные для вегетации сосудистых растений (температура, влажность, концентрация CO_2), менялись в кайнозой в неблагоприятную для них сторону. Под влиянием изменений климата от теплого, «оранжерейного» к холодному, «ледниковому», эволюция сосудистых растений могла бы закончиться. Но она продолжилась. Фрагментация пищевого тракта и вызванная ею смена типа питания гетеротрофной сферы обошлись дорого. Четырехкратный рост генома — такова в среднем цена филогенетического адаптогенеза сосудистых растений к резкому похолоданию (в умеренных и полярных областях) и иссушению (в тропиках) климата в течение неогена.

Рост содержания ДНК выступает в качестве антистрессора. Цена спасения зависит от интенсивности стресса, зависимость может быть нелинейной. Пути увеличения генома в ответ на климатический стресс, судя по цитологической литературе, могут быть разными: аллополиплоидия, горизонтальный перенос ДНК, вирусные модификации, гибридизация, использование чужеродных геномов и т. д. (Knight et al., 2005). В тех случаях, когда увеличение генома кратное естественно предполагать полиплоидию в сочетании с гибридизацией. Но есть примеры и не кратного увеличения. Знания в этой области стремительно расширяются, обещая прояснение ситуации.

Сравнение величины генома у разных групп живых организмов, от цианобактерий до млекопитающих, обнаруживает ее связь с их адаптивным потенциалом и специализацией. Величина генома отражает адаптивный потенциал таксона. Специализация связана с сокращением обоих. В этом контексте больший геном и более широкий экологический диапазон трав относительно деревьев не вызывают удивления. Травы и кустарники менее специализированы, чем древесные формы. Они способны обитать там, где деревьям по климатическим условиям нет места. В связи с увеличением генома и снижением специализации, эволюцию трав в неогене следует определить как пост-сосудистую. Если общую тенденцию климатических изменений на остывающей планете определить как ступенчатое похолодание, на каждой ступени можно прогнозировать рост генома и сброс специализации.

Заключение

В опубликованной автором 12 лет назад статье «Надклеточная организация растений» (Гамалей, 1997) была предложена модель клеточно-сетевой организации сосудистых растений. Модель и разработанная на ее основе концепция стали поводом для обсуждения и пересмотра ряда положений клеточной теории применительно к ним (см. “Cell-cell channels”, Springer, 2006). Подтверждение эндосимбиогенетического происхождения растений материалами полного сиквенса генома цианобактерий и хлоропластов сыграло не менее важную роль в становлении новой парадигмы. Центральным ее положением является представление о подвижном

вакуоме, выполняющем функции межклеточного сетевого канала. Вакуом, а не симпласт, является трофическим каналом, альтернативным апопласту. Организация сосудистых растений, основанная на клеточно-сетевой, а не клеточной структуре их тела, теперь представляется значительно лучше обоснованной.

Дифференцированная по континентам и широтам тенденция похолодания и иссушения климата в неогене, вызвав элиминацию плазмодесм и фрагментацию вакуома, сопровождалась переходом растений на апопластное распределение фотосинтатов. Такова причина появления в миоцене многолетних и однолетних трав, чей вакуом составлен из множества отдельных доменов, не объединенных плазмодесмами. В отличие от континуального эндоплазматического пищевого тракта деревьев, апопластный пищевой тракт трав неэффективен: передвижение по нему связано с большими энергетическими затратами на трансдоменный перенос сахаров. Но он свободен от влияния на транспорт неблагоприятных внешних факторов: холода, водного и минерального дефицита. Энергетические проблемы, вызванные фрагментацией эндоплазматического пищевого тракта, привели к редукции клеточных систем. Кризис эндоплазматической системы питания стал поворотным пунктом в эволюции сосудистых растений, их дальнейшую историю следовало бы именовать пост-сосудистой.

Разнообразие организации клеточных систем растений — следствие непостоянства палеоклиматов и адаптогенеза к ним. Рост содержания ДНК, составляющий характерную особенность эволюции высших растений в кайнозой, — базовый процесс адаптивной эволюции, направленной на сохранение антиэнтропии. Рост генома в кайнозой — не функция времени, а функция нарастающей вдоль него неблагоприятности климата. Эволюция высших растений, как и всех эукариотов, может быть продолженной внутри определенного диапазона температурных условий и на остывающей планете развивается в направлении от верхнего к нижнему пределу антиэнтропии. В зональном ряду современных флор он обозначен полярными пустынями. Логика, примененная по отношению к фактору температуры, распространяется на фактор влажности климата, бедности почв, возможно, другие.

Автор пользуется возможностью выразить глубокую признательность коллегам, принимавшим участие в обсуждении материалов статьи. Большая часть исследований проводилась в то время, когда они соответствовали плановой тематике института и никаким дополнительным финансированием не поддерживались. Начиная с 1995 г. работа выполнялась при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 95-04-11043, 98-04-49892, 01-04-49324, 04-04-48387, 07-04-00834).

Литература

- Антонов А. С. Геносистематика растений. М. : Академкнига, 2007. 293 с.
- Гамалей Ю. В. Симпластические связи в мелких жилках листа *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) // Ботанический журнал. 1974. Т. 59. № 7. С. 980–987.
- Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л. : Наука, 1990. 144 с.
- Гамалей Ю. В. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура, функции. СПб. : Наука, 1994. 80 с.
- Гамалей Ю. В. Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 819–846.
- Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб. : Изд-во СПбГУ. 2004. 422 с.

- Гамалей Ю. В. Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в клетках растений // Цитология. 2006. Т. 48. № 4. С. 271–282.
- Гамалей Ю. В. Природа пищевого тракта сосудистых растений // Цитология. 2009. Т. 51. № 5. С. 375–387.
- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Шереметьев С. Н. Двудольные мела, палеогена и неогена. Адап-тогенез терминальной флоэмы // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 3. С. 220–237.
- Генкель П. А., Окнина Е. З., Баканова Л. В. Физиология состояния покоя у растений // Ботанический журнал. 1965. Т. 53. № 8. С. 1063–1068.
- Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза и нового учения о происхождении организмов. Казань: Тип. Имп. ун-та, 1909. 102 с.
- Пиневиц А. В. Микробиология. Биология прокариотов. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2007. Т. 2. 331 с.
- Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Труды Имп. Акад. наук. Физ.-мат. отд. 1907. Т. 20. С. 3–35.
- Alfonso Y. B., Cantrill L., Jackson D. Plasmodesmata: cell-cell channels in plants // Cell-Cell Channels / eds. F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. N.-Y.: Springer, 2006. P. 101–112.
- Arimura S.-I., Hirai A., Tsutsumi N. Numerous and highly developed tubular projections from plastids observed in tobacco epidermal cells // Plant Science. 2001. Vol. 169. C. 449–454.
- Baluska F., Volkmann D., Barlow P. W. Cell bodies in a cage // Nature. 2004. Vol. 428. C. 371.
- Baluska F., Volkmann D., Barlow P. W. Cell-cell channels and their implications for cell theory // Cell-Cell Channels / eds. F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. N. Y.: Springer. 2006. P. 1–18.
- Bennett M. D. DNA amount, latitude, and crop plant distribution // Environmental and Experimental Botany. 1976. Vol. 16. P. 93–108.
- Bennett M. D., Leitch I. J. Kew Plant DNA C values database: <http://www.rbgekew.org.uk/cval/homepage.html>. 2004.
- Bennett M. D., Leitch I. J. Genome size evolution in plants // The evolution of the genome / ed. T. Gregory. L.: Elsevier Acad. Press, 2005. P. 89–162.
- Blackman L. M., Harper J. D. J., Overall R. L. Localization of a centrin-like protein to higher plant plasmodesmata // European Journal of Cell Biology. 1999. Vol. 78. P. 297–304.
- Blackman L. M., Overall R. L. Structure and function of plasmodesmata // Australian Journal of Plant Physiology. 2001. Vol. 28. P. 709–727.
- Cantrill L. C., Overall R. L., Goodwin P. B. Changes in symplastic permeability during adventitious shoot regeneration in tobacco thin cell layers // Planta. 2001. Vol. 211. P. 188–194.
- Cell-Cell Channels / eds. F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. N. Y.: Springer, 2006. 285 p.
- Ehlers K., Kollmann R. 1996. Formation of branched plasmodesmata in regenerating *Solanum nigrum*-protoplasts // Planta. 1996. Vol. 199. P. 126–138.
- Esau K. The Phloem. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1969. 505 p.
- Gamalei Yu. V., van Bel A. J. E., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration // Planta. 1994. Vol. 194. P. 443–453.
- Gibbs M. T., Bluth G. J. S., Fawcett P. J., Kump L. P. Global chemical erosion over the last 250 My: variations due to changes in paleogeography, paleoclimate, and paleogeology // American Journal of Science. 1999. Vol. 299. № 7–9. P. 611–651.
- Gray J. C., Hibberd J. M., Linley P. J., Uijtewaal B. GFP movement between chloroplasts // Nature Biotechnology. 1999. Vol. 17. P. 1146.
- Gray J. C., Sullivan J. A., Hibberd J. M., Hansen M. R. Stromules: mobile protrusions and interconnections between plastids // Plant Biology. 2001. Vol. 3. P. 223–233.
- Gunning B. E. S. Plastid stromules: video microscopy of their outgrowth, refraction, tensioning, anchoring, branching, bridging, and tip-shedding // Protoplasma. 2005. Vol. 225. P. 33–42.
- Gunning B. E. S., Pate J. S. Transfer cells // Dynamic aspects of plant ultrastructure / ed. by A. B. Roberts. L.: McGraw Hill, 1974. P. 441–480.
- Guy Ch., Huber J. L. A., Huber S. C. Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature // Plant Physiology. 1992. Vol. 100. P. 502–508.

- Haberlandt G.* Die Chlorophyllkörper der Selaginellen // *Flora*. 1888. Vol. 71. P. 291–308.
- Hanson M. R., Sattarzadeh A.* Dynamic morphology of plastids and stromules in angiosperm plants // *Plant Cell Environment*. 2008. Vol. 31. P. 646–657.
- Hepler P. K.* Endoplasmic reticulum in the formation of the cell plate and plasmodesmata // *Protoplasma*. 1982. Vol. 111. P. 121–133.
- Holdaway-Clarke T. L., Walker N. A., Hepler P. K., Overall R. L.* Physiological elevations in cytoplasmic free calcium by cold or ion injection result in transient closure of higher plant plasmodesmata // *Planta*. 2000. Vol. 210. P. 329–335.
- Hortensteiner S., Martinoia E., Amrhein N.* Reappearance of hydrolytic activities and tonoplast proteins in the regenerated vacuole of evacuated protoplasts // *Planta*. 1992. Vol. 187. P. 113–121.
- Hortensteiner S., Martinoia E., Amrhein N.* Factors affecting the re-formation of vacuoles in evacuated protoplasts and the expression of the two vacuolar proton pumps // *Planta*. 1994. Vol. 192. P. 395–403.
- Keeling P.* Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts // *American Journal of Botany*. 2004. Vol. 91. P. 1481–1493.
- Knight Ch. A., Molinari N. A., Petrov D.* The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype // *Annual Botany*. 2005. Vol. 95. P. 177–190.
- Knight H., Trewavas A. J., Knight M. R.* Cold and calcium signaling in *Arabidopsis* involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation // *Plant Cell*. 1996. Vol. 8. P. 489–503.
- Köhler R. H., Cao J., Zipfel W. R., Webb W. W., Hanson M. R.* Exchange of protein molecules through connections between higher plant plastids // *Science*. 1997. Vol. 276. P. 2039–2042.
- Köhler R. H., Schwiille P., Webb W. W., Hanson M. R.* Active protein transport through plastid tubules: velocity quantified by fluorescence correlation spectroscopy // *Journal of Cell Science*. 2000. Vol. 113. P. 3921–3930.
- Kollmann R., Glockmann Ch.* Sieve elements in graft unions // *Sieve elements* / eds. Behnke H.-D., Sjolund R.D. Berlin: Springer, 1990. P. 219–239.
- Kollmann R., Glockmann Ch.* Studies on graft union. III. On the mechanism of secondary formation of plasmodesmata at the graft interface // *Protoplasma*. 1991. Vol. 165. P. 71–85.
- Kollmann R., Glockmann Ch.* Multimorphology and nomenclature of plasmodesmata in higher plants // *Plasmodesmata. Structure, function, role in cell communication* / eds. A. J. E. van Bel, W. J. P. van Kesteren. Berlin: Springer, 1999. P. 149–173.
- Kutsuna N., Kumagai F., Sato M. H., Hasezawa S.* Three-dimensional reconstruction of tubular structure of vacuolar membrane throughout mitosis in living tobacco cells // *Plant and Cell Physiology*. 2003. Vol. 44. P. 1045–1054.
- Kwok E., Hanson M. R.* Microfilaments and microtubules control the morphology and movement of non-green plastids and stromules in *Nicotiana tabacum* // *Plant Journal*. 2003. Vol. 35. P. 16–26.
- Kwok E., Hanson M. R.* Plastids and stromules interact with the nucleus and cell membrane in vascular plants // *Plant and Cell Reports*. 2004. Vol. 23. P. 188–195.
- Margulis L.* Symbiosis in cell evolution. San Francisco: Freeman, 1981. 328 p.
- Margulis L.* Serial endosymbiotic theory (SET) and composite individuality. Transition from bacterial to eukaryotic genomes // *Microbiology Today*, 2004. Vol. 31. P. 172–174.
- McLean B. G., Whatley J. M., Juniper B. E.* Continuity of chloroplast and endoplasmic reticulum membranes in *Chara* and *Equisetum* // *New Phytology*. 1988. Vol. 109. P. 51–65.
- Miller K. G., Kominz M. A., Browning J. V., et al.* The phanerozoic record of global sea-level change // *Science*. 2005. Vol. 310. № 5752. P. 1293–1298.
- Monzer J.* Ultrastructure of secondary plasmodesmata formation in regenerating *Solanum nigrum*-protoplast cultures // *Protoplasma*. 1991. Vol. 165. P. 86–95.

- Morley R. J. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforests // Tropical rainforest responses to climate change / eds. M. B. Bush, J. R. Flenley. Berlin : Springer, 2007. P. 1–31.
- Mu Q., Heinsch F. A., Zhao M., Running S. W. Development of a global evapotranspiration algorithm based on MODIS and global meteorology data // Remarks and Sentens of Environment. 2007. Vol. 111. P. 519–536.
- Natesan S. K. A., Sullivan J. A., Gray J. C. 2005. Stromules: a characteristic cell-specific feature of plastid morphology // Journal of Experimental Botany. 2005. Vol. 56. P. 787–797.
- Natesan S. K. A., Sullivan J. A., Gray J. C. 2009. Myosin XI is required for actin-associated movement of plastid stromules // Molecular Plant. 2005. Vol. 2. P. 1–11.
- Newell J. M., Leigh R. A., Hall J. L. Vacuole development in cultured evacuated oat mesophyll protoplasts // Journal of Experimental Botany. 1998. Vol. 49. P. 817–827.
- Osborne C. P. Atmosphere, ecology and evolution: what drove the Miocene expansion of C4 grasslands? // Journal of Ecology. 2008. Vol. 94. P. 35–40.
- Overall R. L. Substructure of plasmodesmata // Plasmodesmata. Structure, function, role in cell communication / eds. van Bel A. J. E., van Kesteren W. J. P. Berlin : Springer, 1999. P. 130–148.
- Overall R. L., Blackman L. M. A model of the macromolecular structure of plasmodesmata // Trends of Plant Science. 1996. Vol. 1. P. 307–311.
- Pickett-Heaps J. D., Northcote D. H. Organization of microtubules and endoplasmic reticulum during mitosis and cytokinesis in wheat meristems // Journal of Cell Science. 1966. Vol. 1. P. 109–120.
- Quader H., Fast H. Influence of cytosolic pH changes on the organisation of the endoplasmic reticulum in epidermal cells of onion bulb scales: acedification by loading with weak organic acids // Protoplasma. 1990. Vol. 157. P. 216–224.
- Radford J. E., White R. G. Localization of a myosin-like protein to plasmodesmata // Plant Journal. 1998. Vol. 14. P. 743–750.
- Ristic Z., Ashworth E. N. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. during rapid cold acclimation // Protoplasma. 1993. Vol. 172. P. 111–123.
- Salzmann U., Haywood A. M., Lunt D. J., Valdes P. J., Hill D. J. A new global reconstruction and data-model comparison for the Middle Pliocene // Global Ecology and Biogeography. 2008. Vol. 17. P. 432–447.
- Samaj J., Chaffey N., Tirlapur U., Jasik J., Hlavacka A., Cui Z. F., Volkmann D., Menzel D., Baluska F. Actin and Myosin VIII in plant cell-cell channels // Cell-Cell Channels / eds. F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. N. Y. : Springer, 2006. P. 119–134.
- Samaj J., Read N. D., Volkmann D., Menzel D., Baluska F. The endocytic network in plants // Trands of Cell Biology. 2005. Vol. 15. P. 425–433.
- Scotese C. R. PALEOMAP Project (<http://www.scotese.com>). 2003.
- Steinberg G., Kollmann R. A quantitative analysis of the interspecific plasmodesmata in the non-division walls of the plant chimera *Luburnocytisus adamii* (Poit) Schneid // Planta. 1994. Vol. 192. P. 75–83.
- Thomson W. W., Whatley J. M. Development of non-green plastids // Annual Rewiev of Plant Physiology. 1980. Vol. 31. P. 375–394.
- Turgeon R., Beebe D. U., Gowan E. The intermediary cell: minor vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the Scrophulariaceae // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446–456.
- Van der Heijden G. M. F., Phillips O. L. What controls liana success in neotropical forests? // Global Ecology and Biogeography. 2008. Vol. 17. P. 372–383.
- Veizer J., Ala D., Azmy K. et al. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evolution of phanerozoic seawater // Chemical Geology. 1999. Vol. 161. № 1–3. P. 59–88.
- Voitsekhovskaja O. V., Pakhomova M. V., Syutkina A. V., Gamalei Yu. V., Heber U. Compartmentation of assimilate fluxes in leaves. II. Apoplastic sugar levels in leaves of plants with different companion cell types // Plant Biology. 2000. Vol. 2. P. 107–112.

- Wallmann K. Impact of atmospheric CO₂ and galactic cosmic radiation on Phanerozoic climate change and the marine $\delta^{18}\text{O}$ record // *Geochemistry, Geophysics and Geosystems*. 2004. Vol. 5. № 6. P. 1–29.
- Whatley J. M. Membranes and plastid origins // *Origin of plastids* / ed. R. A. Lewin. N. Y. : Chapman & Hall, 1992. P. 78–103.
- Wildman S. G., Hongladarom T., Honda S. I. Chloroplasts and mitochondria in living plant cells: cinematographic studies // *Science*. 1962. Vol. 138. P. 434–436.
- Woodward F. I., Smith S. N. Predictions and measurements of the maximum photosynthetic rate, A_{max}, at the Global scale // *Ecophysiology of Photosynthesis* / eds. E.-D. Schulze, M. M. Caldwell. Berlin : Springer, 1995. P. 491–511.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 ma to present // *Science*. 2001. Vol. 292. № 5517. P. 686–693.

Cell System and Plant Life-Form Evolution

Yu. V. Gamalei

V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
St. Petersburg, Russia: ygamalei@mail.ru

Neogene tendency of cooling and aridisation differentiated for continents and latitudes has been induced plasmodesmata elimination and vacuome fragmentation. It was accompanied by transfer to apoplastic distribution of photosynthates. It was the reason for annual and perennial herbs appearance. Their vacuome consists from separate domains without plasmodesmata connections. In contradistinction to endoplasmic pathway of trees, apoplastic pathway of herbs is not effective. Sugar transport along apoplast accompanies by high energy expenses, but it is free from the influence of cold, water and mineral deficit. Energy problems induced by endoplasmic reticulum fragmentation led to cell system reduction. Quadruple growth of genome size is a cost of phylogenetic adaptogenesis of vascular plants to climate cooling and aridisation during neogene.

Keywords: chloroplast, endoplasmic reticulum, plasmodesmata, vacuum, apoplast, transport, cell system, plant life-form, genome size, vascular plants.

ЭВОЛЮЦИЯ ПУТЕЙ ХИМИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ

Н. П. Весёлкин

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
Санкт-Петербург, Россия: npves@yahoo.com; npv@iephb.ru

Регуляции процессов, происходящих в организме, являются необходимой составляющей жизни. Эволюция регуляций связана с развитием структурных и функциональных основ химической сигнализации. Уже у одноклеточных организмов набор химических сигнальных механизмов обеспечивает их жизнедеятельность и ориентацию в пространстве и времени. У многоклеточных животных увеличилась дистанция информационного взаимодействия. Развитие специализированной химической сигнализации пошло двумя путями. Первый, более древний путь — неструктурированное распространение сигнальных молекул на достаточно большое расстояние. При этом место и специфика действия сигнала определяется в точке приложения наличием и характеристиками мишени. Второй путь — это развитие специализированных структур, доставляющих сигнал с высокой точностью в нужное место и в нужное время, что привело к развитию нервной системы. Эволюционно более новый способ передачи химических сигналов, основанный на их доставке из точки в точку, комбинируется с более старым способом селективной химической модуляции.

Ключевые слова: эволюция регуляций, химическая сигнализация, селективная химическая модуляция, нервная система.

Для того чтобы читатель не разочаровался, не найдя в этой статье критического анализа дарвиновской эволюции, следует сразу сказать, что она посвящена другой, хотя и близкой проблеме. Речь в ней пойдет не об эволюции видов, а об эволюции функций (Гинецинский, 1961; Наточин, 2008), которая совсем не обязательно совпадает с эволюцией видов. В то же время эволюция функций является решающим фактором дарвиновской эволюции, будучи важнейшей ее составляющей.

Одной из важнейших функций, присущих всем системам живого организма, является регуляция. Регуляции процессов, происходящих в организме, — необходимый признак жизни, начиная с самого раннего этапа эволюции. Сузив взгляд на организм как систему физиологических функций, можно сказать, что эволюция жизни есть процесс эволюции регуляций. При этом развитие регуляций с момента возникновения жизни и в процессе ее эволюции связано с развитием структурных и функциональных основ химической сигнализации.

У одноклеточных организмов уже имеется набор сигнальных механизмов, обеспечивающих их жизнедеятельность и ориентацию в пространстве и времени. Регуляция физиологических процессов достигла у них высокой степени совершенства. Прежде всего, регулируются в широком диапазоне процессы обмена веществ, в зависимости от внешних и внутренних факторов.

Регулируется и двигательная активность подвижных одноклеточных организмов (Smith, 1908). Движения амебы или реснитчатых простейших не случайны. Основными факторами, влияющими на организм, являются температура, свет и весь комплекс окружающих его химических веществ. Перемещение одноклеточных организмов не просто осуществляется по градиенту внешнего фактора,

но зависит также от внутреннего состояния организма. Для направленного перемещения требуются координационные механизмы, интегрирующие сигналы разной модальности, поступающие из разных источников и регулирующие ответные реакции, обеспечивая таким образом организацию жизнедеятельности и поведения одноклеточных организмов (Adler, Tso, 1974; Levchenko, Iglesias 2002; Huang et al., 2003; Hader et al., 2003; Foster et al., 2006; Josef et al., 2006). Каким бы ни был фактор, запускающий процессы, регулирующие те или иные функции клетки, все сводится к молекулярным явлениям и химической сигнализации. Сильно упрощая, можно сказать, что одноклеточный организм представляет собой высоко организованную систему, состоящую из комплекса структур, обеспечивающих протекание химических реакций и их регуляцию. Но для того чтобы регуляция любых, в том числе химических, процессов соответствовала своему назначению, должен быть соблюден ряд условий. Химические сигналы должны регулироваться по интенсивности и действовать избирательно только в определенном месте.

В самом простом случае, при отсутствии структурных приспособлений, обеспечивающих направленную доставку, химический сигнал, возникающий в определенном месте, свободно диффундирует и достигает всех доступных мишеней с определенным градиентом (рис. 1).

Химический сигнал диффундирует в среде

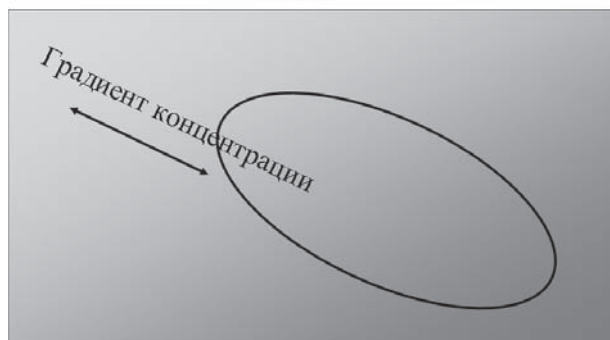


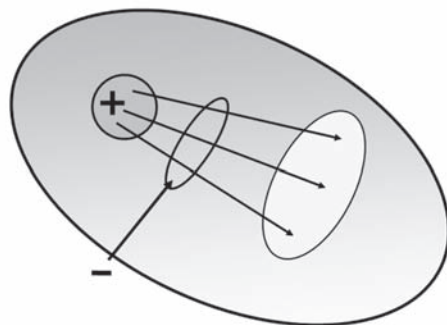
Рис. 1. Одноклеточный организм (изображен в виде овала) находится в среде, содержащей химический сигнал, имеющий градиент концентрации. На поверхности клетки сигнал имеет тот же градиент концентрации. При отсутствии специальных приспособлений сигнал, диффундирующий в теле клетки, стремится к концентрации во внешней среде

Характеристики ответной реакции определяются концентрацией сигнала (интенсивность ответа в определенном месте) и наличием соответствующих образований, способных менять свое состояние при контакте с сигнальными молекулами, то есть соответствующей мишени, от чего зависит локализация ответа (рис. 2).

Уже у одноклеточных имеется широкий спектр сигнальных молекул и специализированные образования (рецепторы), способные избирательно реагировать на определенные химические сигналы. Очевидно, существуют и механизмы, обеспечивающие пространственную и качественную селективность сигнала (Adler, Tso, 1974; Buznikov, 1990; Martin, Gordon, 2001). Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) — тормозный медиатор нервной системы позвоночных. Однако у одноклеточных эукариот описаны ГАМКергические механизмы (Delmonte Corrado et al., 2002) и показано

участие ГАМК_А- и ГАМК_В-рецепторов в модуляции двигательной активности (Bucci et al., 2005, Ramoïno et al., 2006). Подобные сведения существуют и в отношении холинергических механизмов (Trielli et al., 1997; Delmonte Corrado et al., 1999).

Рис. 2. Химический сигнал свободно диффундирует во внутренней среде (или снаружи организма), достигая всех мишеней, способных реагировать на него. При отсутствии специальных приспособлений может регулироваться только вся совокупность ответов



Решающим шагом в расширении возможностей обработки химической сигнализации стало появление рецепторов, реагирующих на один и тот же сигнал, но разделенных на подтипы, избирательно чувствительные к разным регулирующим факторам. На предлагаемой нами схеме (рис. 3) видно, как ответ на сигнал, диффундирующий из точки А и достигающий всей совокупности рецепторов, способных реагировать на него, может избирательно блокироваться (или усиливаться) в точке, где находятся рецепторы a_1 , чувствительные не только к сигналу А, но

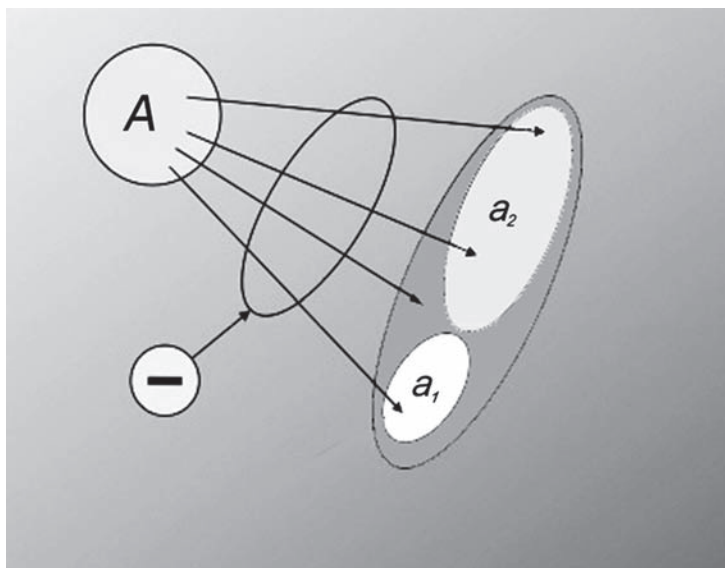


Рис. 3. Только часть мишеней, отвечающих на химический сигнал А, чувствительна к регулирующему фактору (-). В результате регулируются только мишени (рецепторы) a_1

и к фактору избирательно действующему на эту часть рецепторов **a**. При этом ответ рецепторов **a** других подтипов, нечувствительных к регулируемому фактору, остается неизменным. Таким образом, уже на самом раннем уровне эволюции возник простейший молекулярный механизм, регулирующий величину ответа на химический сигнал и позволяющий избирательно локализовать место ответа.

Не исключено, что у одноклеточных организмов имеются и структурно-функциональные приспособления для доставки химического сигнала в определенное место. Механизмы сигнализации, обеспечивающие жизнедеятельность организмов, состоящих из одной клетки, заслуживают специального рассмотрения, но наша задача состоит в том, чтобы проследить дальнейшие пути развития способов передачи сигналов и ее регуляции у более сложно устроенных организмов. На рис. 4 представлена схема основных звеньев регуляции. С возникновением многоклеточных животных увеличилась дистанция, на которой должно происходить информационное взаимодействие, а также появились новые требования, касающиеся адресной доставки сигналов. Сигнализация больше не могла ограничиваться одной клеткой. Возникла необходимость интеграции клеток, из которых состоял организм. В связи с этим развитие специализированной химической сигнализации пошло двумя путями.

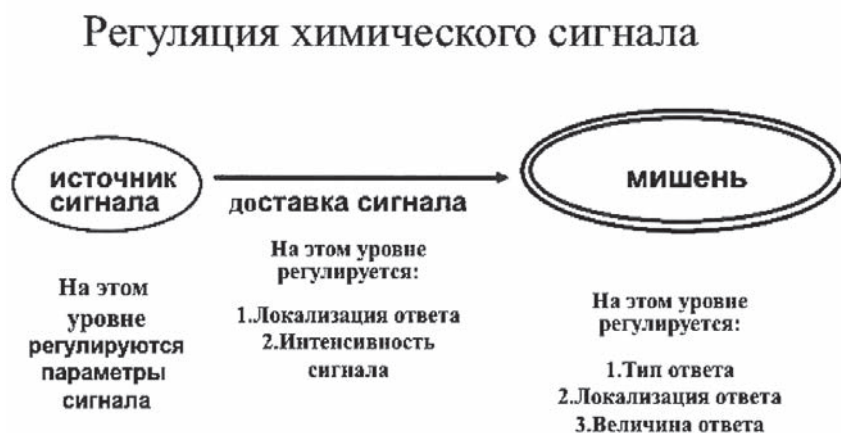


Рис. 4. Уровни регуляции химического сигнала

Первый путь — это неструктурированное распространение сигнальных молекул на достаточно большое расстояние. При этом место и специфика действия сигнала и локализация ответа определяются в точке приложения наличием или отсутствием мишени и ее характеристиками. Простейшим способом доставки сигнала в этом случае является диффузия по градиенту концентрации. Венцом этого вида сигнализации стала гормональная система, развивавшаяся параллельно с развитием способов перемещения и доставки химических продуктов — систем кровообращения, лимфообращения и ликворообращения. Строго говоря, появление специализированных систем циркуляции жидкостей уже явилось одним из путей структурирования

и введения в ограничительные рамки свободной диффузии сигнала. В зависимости от свойств мишени (рецептора) характер ответа на химический сигнал, распространяющийся таким неуправляемым или слабо управляемым способом, может регулироваться специфическими модуляторами — химическими молекулами, избирательно действующими на определенный тип рецептора. Появление модулирующего фактора в месте действия химического сигнала может быть результатом диффузии или доставки специализированным аппаратом.

Второй путь — это развитие специализированных структур, доставляющих сигнал с высокой точностью в нужное место и в нужное время. Достаточно рано в эволюции животных организмов появилась нервная клетка и волокно, доставляющее химический сигнал к месту его контакта с клеткой-мишенью. Простейшая нервная система диффузного типа имеется у кишечнополостных. Нервная клетка способна генерировать электрический импульс, рассматриваемый как электрический сигнал. Но по своей сути это сигнал химический, поскольку в основе генерации нервного импульса лежит локальный электрогенез мембраны клетки, представляющий собой сложный химический процесс. У кишечнополостных межнейронная сигнализация во многих случаях осуществляется в результате непосредственного действия на соседний нейрон электрического сигнала, хотя в ряде случаев происходит связь с помощью химического сигнала, запускаемого нервным импульсом. Однако уже у плоских червей основой межнейронной связи является синапс — специализированный контакт двух нервных клеток, передача сигналов в котором происходит с помощью выделяющегося химического медиатора.

С образованием синапсов появилась возможность передачи химического сигнала с высокой точностью не только к мишени, состоящей из нескольких клеток или одной клетки, но и из определенной части клетки. Если при этом пространственная избирательность достигается за счет структуры нервной связи, то функциональная регуляция эффективности этой связи возможна и на основе других принципов. Существование множества медиаторов и многообразие субъединичного состава рецепторов, чувствительных к общему медиатору, заставляет думать, что одним из механизмов регуляции синаптической связи может быть упомянутый выше (рис. 3) более древний механизм химической интеграции, позволявший локализовать эффект химического сигнала путем селективной модуляции определенного типа рецепторов. Таким образом, эволюционно более новый способ передачи химических сигналов, основанный на их доставке из точки в точку, может комбинироваться и дополняться более старым способом химической селекции рецепторов, позволявшим регулировать только определенную часть синапсов, независимо от других синапсов той же медиаторной модальности, но не имеющих рецепторов, чувствительных к данному регулируемому фактору. На рис. 5 представлена предлагаемая нами схема пространственно-химической интеграции, которая показывает на основе известных данных, как может осуществляться селективная регуляция химической сигнализации.

Представленная система образована несколькими элементами, в данном случае нейронами. Три из них, обозначенные буквой А, являются А-ергическими и связаны волокнами с другими нейронами. Соответственно, из окончаний А-нейронов выделяется медиатор А. Нейроны-мишени имеют А-рецепторы трех типов (a_1 , a_2 и a_3), отличающиеся субъединичным составом или другими характеристиками, делающими их избирательно чувствительными к модулирующим факторам. Только a_3 -рецептор чувствителен к дополнительному фактору, препятствующему его

активации. В результате, когда биологически активное вещество, регулирующий фактор, поступает в межклеточное пространство, окружающее данные нейроны, полностью блокируется передача в контактах, содержащих на постсинаптической мембране только α_3 -рецепторы, или частично, если кроме α_3 рецепторов на мембране есть еще другие представители рецепторов группы α .

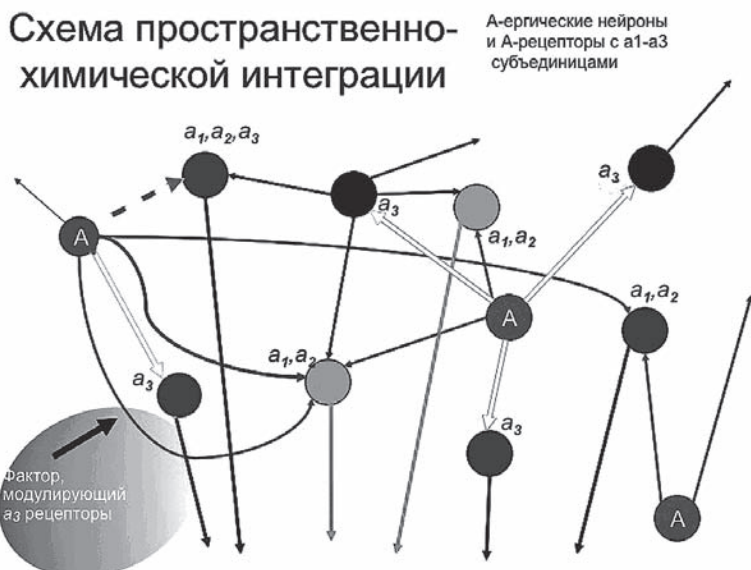


Рис. 5. Схема пространственно-химической интеграции на примере ограниченной нейронной сети. Сеть состоит из А-ергических нейронов, образующих связи со всеми нейронами, представленными на схеме. Медиатор А возбуждает α -рецепторы трех типов: α_1 , α_2 и α_3 . Регулирующий (в данном случае блокирующий) химический фактор достигает всех элементов сети, но действует избирательно только на α_3 -рецепторы. В результате выключаются связи, использующие только α_3 -рецепторы, и снижается эффективность связей, где α_3 -рецепторы совмещены с другими α -рецепторами

Подобная схема химической интеграции возможна в различных комбинациях. Избирательное действие модулятора может ограничиваться пространственно благодаря его более локальному распространению. Примером может быть распространение в ткани мозга катехоламинов, выбрасываемых из свободных терминалей, ограниченное диффузией. Модулирующее действие на синаптическую передачу будет зависеть, с одной стороны, от распространения катехоламинергических терминалей и зоны диффузии катехоламинов, в данном случае дофамина, и, с другой стороны, от избирательности его действия на селективные мембранные рецепторы, имеющиеся в этой зоне. Например, дофаминовые рецепторы могут быть нескольких типов, и реакции разных нейронов, на которых оканчиваются дофаминергические волокна из общего источника, отличаются по знаку в зависимости от того, какой тип дофаминовых рецепторов представлен на их мембране (рис. 6).

Сведения о множественности медиаторов и рецепторов, используемых в синаптической передаче, хорошо известны, но функциональный смысл этого многообразия до сих пор не привлекал большого внимания. Мы уже высказывали мысль о том, что использование разных мессенджеров, в частности многих нейромедиаторов, используемых в синапсах разных нейронов, объясняется возможностью избирательной регуляции химическим фактором только определенного типа рецепторов данного медиатора. Тем самым достигается избирательная регуляция лишь той группы межнейронных контактов, которая осуществляется только определенным передатчиком и определенным рецептором (Весёлкин, Наточин, 1991). Возможность регуляции увеличивается благодаря тому, что рецепторы к одному и тому же нейромедиатору, как и к гормонам и другим передатчикам, часто состоят из разных субъединиц, в результате чего достигается селективность их чувствительности к регулирующим факторам.

Предлагаемый механизм достаточно хорошо соответствует описанной выше схеме химической регуляции. Таким образом, способ пространственной селекции ответной реакции, заложенный еще на уровне одноклеточных и основанный на представленности чувствительной мишени (рис. 3), используется и в определении места и типа реакции на один и тот же синаптический медиатор.

Еще один механизм, расширяющий возможности регуляции сигнализации, состоит в том, что рецепторы, реагирующие на химические сигналы (нейромедиаторы, гормоны и др.), могут запускать принципиально разные процессы. Большинство мембранных рецепторов в результате их активации меняют проводимость клеточной мембраны. Однако значительная часть рецепторов, активируемых теми же или другими молекулами, так называемые метаботропные рецепторы, запускает процессы внутриклеточной сигнализации. Например, по данным Ю. А. Полиной и др. (2008), тормозный медиатор ГАМК, воздействуя через внутриклеточные (Полина и др., 2008) посредники на метаботропный ГАМК-рецептор, может менять (регулировать) реакцию нейрона на другой тормозный медиатор — глицин (рис. 7). Сходный механизм используется и в случае дофаминергической регуляции тормозной передачи, проиллюстрированной рис. 6.

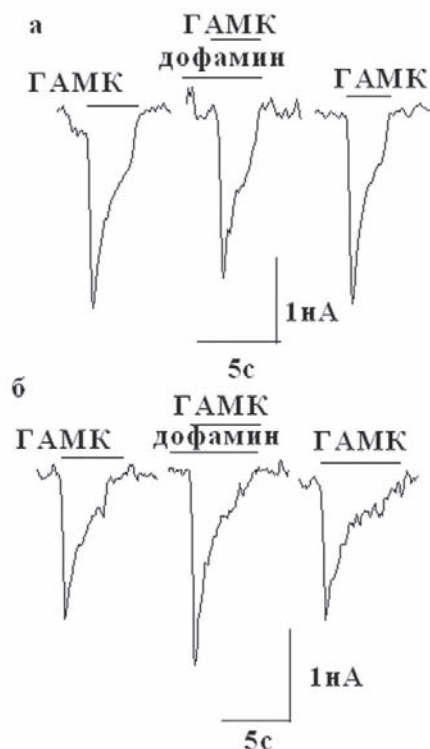


Рис. 6. Трансмембранные токи двух мотонейронов спинного мозга миноги, возникающие в ответ на аппликацию тормозного медиатора (ГАМК). В зависимости от преобладания разных подвидов дофаминовых рецепторов на мембране клетки аппликация дофамина вызывает или уменьшение (а), или увеличение (б) ответа на тормозной медиатор (Букинич, 2010)

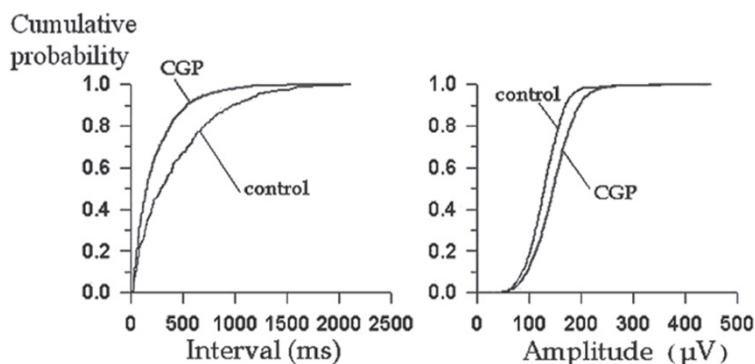


Рис. 7. CGP 35348, селективный антагонист метаботропных ГАМК-рецепторов влияет не только на частоту (интервал), но и на амплитуду глициновых спонтанных миниатюрных тормозных потенциалов мотонейрона лягушки, что свидетельствует об изменении проводимости глициновых каналов мембраны мотонейрона. По вертикали — накопленная вероятность, по горизонтали слева — частота, справа — амплитуда миниатюрных потенциалов

Еще одно не так давно открытое явление — колокализация нейротрансмиттеров в одном и том же пресинаптическом окончании и их совместный выброс — корелиз. Сейчас уже никого не удивляет то, что два нейротрансмиттера могут одновременно выделяться из одной и той же пресинаптической структуры и ответ постсинаптического нейрона представляет собой в этом случае суммарную реакцию на оба медиатора (Полина и др., 2006). Поскольку на постсинаптической мембране в этом случае представлены рецепторы к обоим медиаторам, к тому же каждый из них чувствителен и к избирательным регулирующим (модулирующим) факторам, создаются дополнительные условия для избирательной регуляции синаптической передачи.

Все сказанное и позволило нам составить описанную выше (рис. 5) схему нейрoхимической интеграции, когда эволюционно более поздняя система доставки химического сигнала с помощью нервных связей из точки в точку дополняется более древним способом регуляции путем химической селекции на уровне мишени (рецепторов).

Предлагаемая схема химической интеграции применима для описания как нервных, так и других химических механизмов сигнализации. Функциональный механизм, ответственный за избирательность химической регуляции в предложенной схеме, по-видимому, является одним из самых древних. Механизм избирательного ограничения или выбора действия регулирующего фактора, основанного на индивидуальной специфической чувствительности мишеней в зависимости от их структурно-функциональной принадлежности, скорее всего, был сформирован еще на одноклеточном уровне и прошел свою эволюцию во всех звеньях нервной и гуморальной регуляции. Механизм доставки регулирующего химического сигнала может быть самым различным: от выделения из нервных окончаний и синаптического действия или внесинаптической диффузии до широкого распространения с током

крови или лимфы, от чего зависит степень локальности и специфичность регулирующего действия.

Литература

- Букинич А. А. Модулирующее действие дофамина на амплитуду хемотропных токов, вызванных ГАМК, в мультиполярных нейронах спинного мозга пескоройки // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2010. Т. 46. № 1 С. 52–58.
- Весёлкин Н. П., Наточин Ю. В. Множественность мессенджеров: ее возможное функциональное значение в эволюции регуляторных систем // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1991. Т. 27. № 6. С. 785–795.
- Гинецинский А. Г. Об эволюции функций и функциональной эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 24 с.
- Наточин Ю. В. Эволюция эволюционной физиологии // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2008. Т. 94. № 9. С. 977–988.
- Полина Ю. А., Амахин Д. В., Кожанов В. М., Курчавый Г. Г., Весёлкин Н. П. Три типа тормозных миниатюрных потенциалов в мотонейронах спинного мозга лягушки: возможность комедиадии ГАМК и глицина // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2006. Т. 92. №1. С. 18–26.
- Полина Ю. А., Карамян О. А., Весёлкин Н. П. Модуляция ГАМК_B-рецепторами глицинергической передачи в спинном мозгу амфибий // Механизмы нервных и нейроэндокринных регуляций: мат-лы конф. М., 2008. С. 89–90.
- Adler J., Tso W. W. 'Decision'-making in bacteria: chemotactic response of *Escherichia coli* to conflicting stimuli // Science. 1974. Vol. 184. P. 1292–1294.
- Bucci G., Ramoino P., Diaspro A., Usai C. A role for GABAA receptors in the modulation of *Paramecium* swimming behavior // Neuroscience Letters. 2005. Vol. 386. P. 179–183.
- Buznikov G. A. Neurotransmitters Embryogenesis // Physiology and General Biology. Vol. 1 / ed. by T. M. Turpaev. L.: Harwood Academic Publishers, 1990. P. 1–526.
- Delmonte Corrado M. U., Ognibene M., Trielli F., Politi H., Passalacqua M., Falugi C. Detection of molecules related to the GABAergic system in a single-cell eukaryote, *Paramecium primaurelia* // Neuroscience Letters. 2002. Vol. 329. P. 65–68.
- Delmonte Corrado M. U., Politi H., Trielli F., Angelini C., Falugi C. Evidence for the presence of a mammalianlike cholinesterase in *Paramecium primaurelia* (Protista, Ciliophora) developmental cycle // Journal of Experimental Zoology. 1999. Vol. 283. P. 102–105.
- Foster K. W., Josef K., Saranak J., Tuck N. Dynamics of a sensory signaling network in a unicellular eukaryote // Conference Proceedings — IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. 2006. Vol. 1. P. 252–255.
- Hader D. P., Lebert M., Richter P., Ntefidou M. Gravitaxis and graviperception in flagellates // Advances in Space Research. 2003. Vol. 31. № 10. P. 2181–2186.
- Huang Y. E., Iijima M., Parent C. A., Funamoto S., Firtel R. A., Devreotes P. Receptor-mediated regulation of PI3Ks confines PI(3,4,5)P3 to the leading edge of chemotaxing cells // Molecular Biology of the Cell. 2003. Vol. 14. № 5. P. 1913–1922.
- Josef K., Saranak J., Foster K. W. Linear systems analysis of the ciliary steering behavior associated with negative-phototaxis in *Chlamydomonas reinhardtii* // Cell Motility and the Cytoskeleton. 2006. Vol. 63. № 12. P. 758–777.
- Levchenko A., Iglesias P. A. Models of eukaryotic gradient sensing: application to chemotaxis of amoebae and neutrophils // Biophysical Journal. 2002. Vol. 82. P. 50–63.
- Martin C. C., Gordon R. The evolution of perception // Cybernetics and Systems, 2001. Vol. 32. № 3–4. P. 393–409.

- Ramoino P., Gallus L., Beltrame F., Diaspro A., Fato M., Rubini P., Stigliani S., Bonanno G., Usai C. Endocytosis of GABAB receptors modulates membrane excitability in the single-celled organism *Paramecium* // Journal of Cell Science. 2006. Vol. 119. Pt. 10. P. 2056–2064.
- Trielli F., Politi H., Falugi C., Delmonte Corrado M. U. Presence of molecules related to the cholinergic system in *Paramecium primaurelia* (Protista, Ciliophora) and possible role in mating pair formation: an experimental study // Journal of Experimental Zoology. 1997. Vol. 279. P. 633–638.

The Evolution of Chemical Regulation

N. P. Veselkin

I. M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry RAS
St. Petersburg, Russia: npves@yahoo.com; npv@iephb.ru

Regulation of processes occurring in the living organism represents a necessary component of life. The evolution of regulations is related to development of structural and functional basis of chemical signalization. Even in the single-celled organisms chemical signalization provides vital functions. In multicellular organisms the distance of information exchange increased. The development of specialized chemical signalization followed in two ways. The older one is an unstructured release of signaling molecules. In this case the specificity and place of reaction are determined by the presence of a specific target or receptor. The more recent one is delivery of chemical signals by specialized structures, determining with precision the place and time of signal action, which also led to development of the nervous system. This more recent method using point-to-point transmission is combined with and uses the ancient mechanism of selective chemical modulation.

Keywords: evolution of regulation, chemical signalization, selective chemical modulation, nervous system.

ПОПУЛЯЦИИ ОРГАНИЗМОВ-ОПУХОЛЕНОСИТЕЛЕЙ КАК ПЕРЕХОДНЫЕ ФОРМЫ МЕЖДУ ВИДАМИ ОРГАНИЗМОВ, СТОЯЩИХ НА РАЗЛИЧНЫХ СТУПЕНЯХ ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

А. П. Козлов

Биомедицинский центр;
Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия: contact@biomed.spb.ru

Экспрессия в опухолях эволюционно новых генов может приводить к возникновению новых типов клеток, которые наследуются в поколениях организмов с помощью эпигенетических механизмов, аналогичных имеющим место в наследовании предсуществующих типов клеток. На определенных стадиях эволюции такие явления могли достаточно часто происходить в популяциях организмов с генетически или эпигенетически преддетерминированными опухолями. Таким образом, популяции организмов-опухоленосителей можно рассматривать как переходные формы между видами организмов, стоящих на различных ступенях прогрессивной эволюции. Опухолевые процессы могут быть аналогичны мутационному процессу. Мутационный процесс, с одной стороны, приводит к «молекулярным болезням», а с другой — обеспечивает наследственную изменчивость, без которой невозможна эволюция. Опухоли, с одной стороны, приводят к болезням многоклеточности — ракам, а с другой — могут снабжать эволюционирующие многоклеточные организмы избыточными клеточными массами для экспрессии эволюционно новых генов.

Ключевые слова: опухоли, эволюция, эволюционно новые гены и типы клеток.

В настоящее время происходит синтез эволюционной биологии и наук о здоровье. Появляется новая дисциплина, которую уже называли дарвиновской медициной и которая пытается осуществить эволюционный подход ко всему спектру вопросов, относящихся к здоровью и болезни (Williams, Nesse, 1991). Эпидемиология расширяет горизонт своих исследований, включая туда эволюционное измерение (Ewald, 1994).

Начиная с 1970-х гг., мы развиваем эволюционные представления в онкологии (Козлов, 1976, 1983, 1987, 1988; Kozlov, 1979, 1996, 1910). В этой статье мы рассмотрим свидетельства в пользу возможной положительной роли опухолей в эволюции, в том числе наши собственные экспериментальные данные.

Распространенность опухолей среди многоклеточных организмов

Истоки сравнительной онкологии предшествуют открытию клетки. В 1802 г. одно из научных обществ Эдинбурга впервые сформулировало вопрос: «Встречаются ли у примитивных организмов заболевания, напоминающие рак у человека?» (цит. по: Dawe, 1969). В 1838 г. был установлен клеточный состав опухолей человека (Muller, 1838), а в 1858 г. — опухолей домашних животных (Leblanc, 1858). До конца XIX в. были обнаружены опухоли у рыб (Bugion, 1875) и моллюсков (Ryder, 1887, Collinge, 1891, Williams, 1908). В 1901 г. опухоли были описаны у оболочников (Siedlecki, 1901). В 1938 г. нашему соотечественнику С. Чахотину удалось экспериментально вызвать смертельную атипическую пролиферацию

мезенхимных клеток у иглокожих, погружая оплодотворенные яйца этих животных на стадии бластулы в раствор моноид- или монобромуксусной кислоты (Tchakhotine, 1938). Опухоли были обнаружены даже у ископаемых динозавров (Moodie, 1917, Rothschild et al., 2003).

Эпидемиологическое исследование более чем 10 000 позвонков динозавров с помощью флуороскопии выявило опухоли у гадрозавров, обитавших в меловом периоде. У других семейств динозавров в этом исследовании опухоли выявлены не были, что предполагает специфичность предрасположенности к новообразованиям у различных групп динозавров (Rothschild et al., 2003).

Самые разнообразные влияния внешней среды могут вызвать в тканях растений длительную пролиферативную реакцию, приводящую к возникновению опухолеподобных наростов (Петров, 1961). Более того, некоторые опухоли растений, в частности так называемые «корончатые галлы», возникающие под влиянием «опухолеобразующих» бактерий *Agrobacterium tumefaciens* (Smith, Townsend, 1907), по своей природе близки к истинным опухолям животных (Петров, 1961).

Достижения сравнительной онкологии по изучению новообразований у беспозвоночных и низших позвоночных были подытожены в соответствующей монографии, изданной Национальным раковым институтом США в 1969 г. (Dawe, Harshbarger, 1969). В результате систематизации и обобщения большого количества наблюдений и экспериментальных фактов сравнительная онкология сформулировала представление о широкой распространенности опухолей у многоклеточных организмов, включая беспозвоночных и растения. Была отмечена также относительно более высокая частота возникновения новообразований у высших организмов, например у насекомых и позвоночных, и у эволюционно более успешных видов организмов, например у костистых рыб по сравнению с хрящевыми (Dawe, 1973).

Широкая распространенность опухолей среди многоклеточных организмов предполагает, что опухоли вполне могли играть какую-то роль в эволюции организмов.

Активация генов и способность к дифференцировке с потерей злокачественности — свойства опухолей, которые могли использоваться в эволюции

Давно известно, что многие опухоли и полученные из них клеточные линии способны продуцировать белки, нехарактерные для тканей или клеточных типов, из которых произошли упомянутые опухоли. Это явление получило название «эктопических синтезов». К ним относится, например, синтез гормонов некоторыми опухолями.

В последнее время употребляют термин «пластичность опухолевых клеток», под которой понимается утрата специфической генной экспрессии с одновременной абберрантной экспрессией генов, в норме экспрессирующихся в других клеточных типах. Пластичность в особенности присуща злокачественным опухолевым клеткам. Васкулогенная мимикрия, при которой опухолевые клетки экспрессируют гены, в норме экспрессирующиеся в эндотелиальных клетках, является примером такой пластичности (Hendrix et al., 2007).

Молекулярно-биологическими методами были получены данные, свидетельствующие о том, что в опухолях может активироваться большое число генов, неактивных в нормальных клетках (Supovit, Rosen, 1981; Евтушенко et al., 1989, Kozlov et al., 1992).

Активация транскрипции в опухолях связана с гипометилированием ДНК и гистонов и декомпактизацией хроматина. Эти процессы не обладают жесткой специфичностью и затрагивают обширные участки генома (Lin et al., 2001). Изменения в метилировании ДНК приводят к активизации транскрипции не только генов, связанных с опухолевой прогрессией, но также к неспецифической активации транскрипции последовательностей, расположенных в близких участках генома.

Другим свойством опухолевых клеток, которое могло использоваться в эволюции, является способность опухолевых клеток к дифференцировке с одновременной потерей злокачественности. Имеющиеся данные свидетельствуют, что генетическая информация, ответственная за терминальную дифференцировку опухолевых клеток, присутствует и способна к фенотипической экспрессии (Friend et al., 1971; Mintz, Illmensee, 1975; Hendrix et al., 2007).

Опухоли могут принимать участие в морфогенетических процессах, как, например, в случае ороговевающих непиgmentированных папиллом, или «кожных рогов» (Willis, 1967). Другим примером могут быть своеобразные «шапочки», образующиеся на головах некоторых рыб (см. рис. 1). Можно предположить, что своеобразные разрастания на морде у бородавочника *Phacochoerus aethiopicus*, являющиеся его систематическим признаком, также произошли в результате каких-то опухолеподобных процессов.

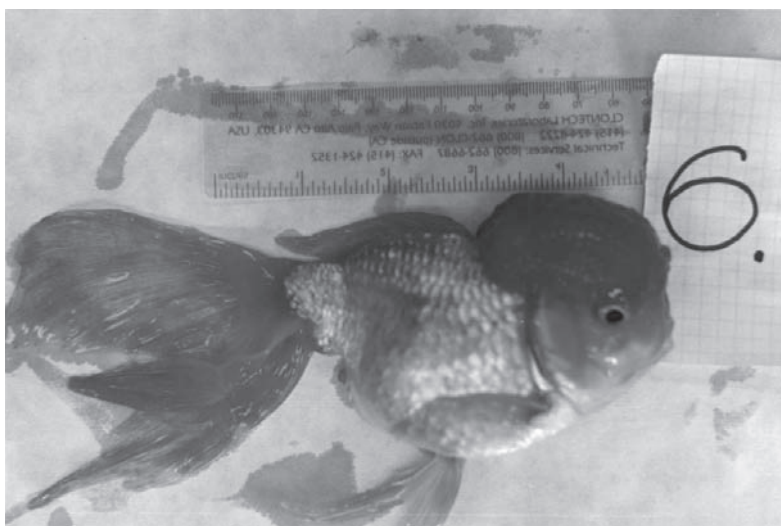


Рис. 1. Шапочка-опухоль у золотой рыбки

Способность опухолевых клеток дифференцироваться в различных направлениях вместе с утратой злокачественности и экспрессией в опухолях генов, не экспрессирующихся в нормальных тканях (но присутствующих в геноме), в том числе эволюционно новых генов, может в принципе приводить к возникновению эволюционно новых типов клеток.

Примеры опухолевых процессов, сыгравших роль в эволюции

Можно привести примеры патологий и патогенов, имеющих адаптивное и/или положительное эволюционное значение. Так, вирусы могут играть положительную роль в эволюции, перенося гены между различными группами организмов (Anderson, 1970; Reanney, 1974; Zdanov, Tikhonenko, 1974).

Признак серповидноклеточности эритроцитов связан с некоторой устойчивостью к малярийному плазмодию *Plasmodium falciparum*, вызывающим малярию (Allison, 1961; Livingstone, 1964). Это пример молекулярной патологии, имеющей адаптивное значение.

Наиболее драматичным примером патологического процесса, играющего важную роль в эволюции, является мутационный процесс. Эволюция невозможна без мутационного процесса, хотя значительная часть мутаций (если не большинство из них) является вредной для индивидуальных организмов. Мутационный процесс имеет две стороны. С одной стороны, он приводит к нарушениям в сбалансированных молекулярных механизмах и работает как генератор разнообразных молекулярных болезней. С другой стороны, он поставляет новый генетический материал для отбора и работает как мотор эволюции.

Аналогичный парадокс может быть справедлив для опухолей. Опухоли можно представить как мутационный процесс на многоклеточном уровне. С одной стороны, опухолевые процессы приводят к различным злокачественным патологиям, вредным для индивидуальных организмов. С другой стороны, опухолевые процессы поставляют избыточные клеточные массы, характеризующиеся высоким уровнем биосинтезов, и это может использоваться в прогрессивной эволюции организмов для возникновения новых клеточных типов. Можно привести примеры, когда это действительно происходило в эволюции.

Азотфиксирующие клубеньки на корнях бобовых, симбиотично ассоциированные с бактериями рода *Rhizobium*, являются примером ситуации, когда опухоли приобретают функцию в организме и становятся новыми органами. Существенным отличием клубеньков от опухолей, вызываемых *A. tumefaciens*, является то, что восстановленный в клубеньках азот используется самим растением, поэтому возникает регулируемая функция и новый орган растения — клубеньки. Напротив, в случае опухолей, индуцируемых *A. tumefaciens*, синтезируемые в них опины используются только бактериями, то есть имеет место паразитизм, вредный для растения.

Следующий пример роли опухолей, реализовавшейся в эволюции, можно найти у рыб рода *Xiphophorus*. У этого рода рыб имеются макромеланофоры, представляющие собой гигантские меланоциты, локализованные по бокам тела. Они играют роль маскировки. В классических экспериментах Gordon и Kosswig (Gordon, 1927; Kosswig, 1928) было показано, что в потомстве, полученном методом обратного скрещивания *X. maculatus* и *X. helleri*, у некоторых рыбок возникают меланомы. Андерс с коллегами предложил генетическую модель, объясняющую эти и другие подобные эксперименты по гибридизации (Ahuja, Anders; 1976, Anders, 1991). Была предложена простая двухлокусная система, где *X. maculatus* является носителем «опухолевого локуса» *Tu*, расположенного на половой хромосоме, и аутосомного регуляторного локуса *R*, подавляющего активность опухолевого гена. У *X. helleri* отсутствуют как *Tu*, так и *R*. При удалении в результате скрещивания аутосом, несущих *R*, локус *Tu* выходит из-под контроля, что приводит к усилению его экспрессии и увеличению

размеров темных пятен на теле у гетерозиготных особей. Отсутствие обоих копий R в потомстве F2, содержащем ген Tu, полученном обратным скрещиванием F1 гетерозигот с *X. helleri*, приводит к развитию злокачественных меланом.

Мы предполагаем, что в эволюции имел место обратный процесс. Сначала могла возникнуть популяция рыб с высокой предрасположенностью к развитию меланом вследствие возникновения локуса Tu. После этого мог возникнуть ген R, который блокировал развитие меланом, что в конечном итоге привело к возникновению макромеланофоров.

Оказывается, что локус Tu включает два гена: Mdl, определяющий различные фенотипы макромеланофорного (пигментного) паттерна, и онкоген Xmrk. Оба гена относительно эволюционно новы и возникли незадолго до возникновения рода *Xiphophorus* (5–6 млн лет назад) (Weis, Schartl, 1998).

Макромеланофоры оказались эволюционно выгодны, так как приобрели функцию, которая закрепились естественным отбором. Таким образом, макромеланофоры у *X. maculatus* являются меланомой, стабилизировавшейся в результате удачной комбинации онкогена, гена-супрессора и возникновения функции, связанной с геном Mdl.

Мы можем также привести пример искусственного отбора доброкачественной опухоли у золотых рыбок (рис. 1). В данном случае декоративность своеобразной «шапочки» на голове у некоторых рыбок, которая является папилломой по данным гистологического анализа, была причиной отбора и успеха в размножении у популяции рыбок, обладающих этим признаком.

У мышей, полевок и леммингов описана мутация, следствием которой является заболевание злокачественным папилломатозом, который приводит к разрастанию роговой выстилки эпителия желудка, где появляются многочисленные ворсинки — папиллы. Такие животные в конце концов гибнут, однако обычно успевают дать несколько пометов и передать этот ген потомству. У африканского хомяка *Mystromys* (подсемейство Cricetinae), азиатских роющих грызунов — цокоров *Myospalax*, африканских роющих грызунов *Tachyoryctes* и представителей совсем другого подотряда грызунов — африканских землекопов *Cryptomys* было обнаружено существование ворсинчатого эпителия в желудке, полностью копирующего злокачественные новообразования при папилломатозе. Такие ворсинки способствуют развитию в желудке симбиотических микроорганизмов, участвующих в расщеплении клетчатки до моносахаридов. Таким образом, мутация папилломатоза, при которой формирование ворсинок сдвинулось на ранние этапы онтогенеза, смогла зафиксироваться у неродственных видов грызунов, обеспечив морфологическую основу для симбиоза с микроорганизмами, что способствовало биологическому прогрессу данных групп (Воронцов, 1999, с. 508).

Таким образом, мы видим, что опухоли и/или опухолеподобные процессы могли играть положительную роль в прогрессивной эволюции организмов, в частности при возникновении новых типов клеток и новых органов.

Гипотеза возможной эволюционной роли опухолей в происхождении новых клеточных типов

Начиная с 1970-х гг. нас привлекала проблема эволюционной роли опухолей и взаимосвязи процессов, протекающих на разных уровнях организации — макромолекулярном, клеточном и многоклеточном уровнях. В результате была развита гипотеза

об эволюционной роли опухолей в происхождении новых клеточных типов, опубликованная в серии статей (Козлов, 1976, 1983, 1987, 1988; Kozlov, 1979, 1996, 2010).

Суть гипотезы состоит в следующем. По мере эволюции генома и увеличения числа новых генов в геномах эволюционирующих организмов должны были иметь место усиление генной конкуренции и возникновение отношений несовместимости между генами. Поэтому предшествующие клеточные типы многоклеточных организмов не обладали способностью обеспечивать экспрессию эволюционно новых генов. Под эволюционно новыми генами мы понимаем гены, возникшие относительно недавно в эволюции данного вида многоклеточных организмов. Из-за генной конкуренции они некоторое время могут не экспрессироваться в клетках данного организма, то есть быть «молчащими», или «спящими», генами.

Для экспрессии эволюционно новых и/или «спящих» генов и появления новых клеточных типов организму необходимы избыточные клеточные массы. Предсуществующие клеточные типы не могут давать избыточные клеточные массы из-за регуляции и наличия достаточно жестких ограничений числа возможных делений (Hayflick, Moorhead, 1961; Stranger et al., 2007). Именно опухоли могли быть тем процессом, который снабжал эволюционирующие многоклеточные организмы избыточными клеточными массами для экспрессии эволюционно новых и/или «спящих» генов.

Таким образом, мы полагаем, что опухоли могли быть полигоном (или резервуаром) экспрессии эволюционно новых и/или «спящих» генов, возникающих в процессе эволюции генома в клетках зародышевой плазмы (но не в клетках опухолей). В тех случаях, когда экспрессия эволюционно нового гена в клетках опухоли приводила к возникновению новой функции, одновременно возникали новые обратные связи и регуляция. Клетки опухоли дифференцировались, и возникал новый тип клеток для данного вида многоклеточных организмов, который наследовался благодаря эпигеномным механизмам, как и предсуществовавшие типы клеток (рис. 2).

Популяции организмов-опухоленосителей, у которых опухоли были генетически или эпигенетически детерминированы, могли представлять переходные формы между видами организмов, находящихся на разных ступенях прогрессивной эволюции (рис. 3). Примером такого рода популяций опухоленосителей могут быть гадрозавры, обсуждавшиеся выше.

В определенные периоды филогенеза дифференцировка опухолевых клеток в популяциях опухоленосителей должна была быть достаточно частым явлением, чтобы давать популяции организмов с новым типом клеток. Организмы с новым клеточным типом затем должны были подвергаться отбору на приспособленность и конкурентоспособность. Примером могут служить рыбы рода *Xiphophorus*.

Новые типы клеток могли принимать участие в образовании новых тканей и органов. Примером могут служить клубеньки у бобовых, которые иногда называют новыми органами. У различных видов обсуждавшихся выше гадрозавров встречаются необычные костные разрастания на голове, имеющие форму гребня и участвовавшие в издании различных звуков (Alexander, 2006).

Образование нового типа клеток является редким эволюционным событием и связано с прогрессивной эволюцией. В частности, у млекопитающих насчитывается только от 200 до 500 специализированных клеточных типов (Kozlov, 1996; Vickaryous, Hall, 2006). Таким образом, если опухоли действительно играли роль



Рис. 2. Эволюция путем дифференцировки опухолевых клеток

Популяции опухоленосителей могут быть переходными формами между видами организмов, стоящими на разных ступенях прогрессивной эволюции

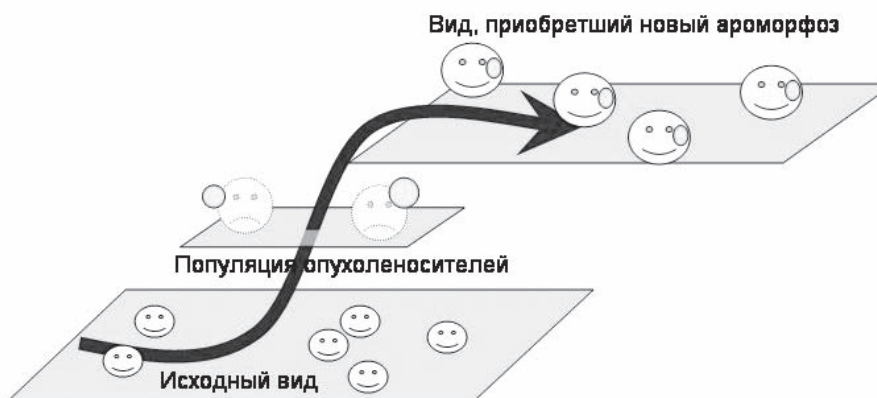


Рис. 3. Популяция опухоленосителей — переходная форма между двумя видами

в происхождении новых клеточных типов у многоклеточных животных, это должно было быть достаточно редким эволюционным явлением.

Результаты экспериментального подтверждения некоторых нетривиальных предсказаний гипотезы

Гипотеза положительной эволюционной роли опухолей не только позволяет объяснить и систематизировать большое количество наблюдений и экспериментальных фактов, но и сделать неочевидные экспериментально проверяемые предсказания. Одним из таких предсказаний является утверждение об активации в опухолях эволюционно новых и/или «спящих» генов. Начиная с 1980-х гг. (Evtushenko et al., 1989), мы работали над экспериментальным доказательством этого предсказания. Методами молекулярной гибридизации нам удалось показать, что в опухолях млекопитающих экспрессируются последовательности, не экспрессирующиеся ни в одной экспериментально доступной нормальной ткани (Evtushenko et al., 1989, Kozlov et al., 1992). К концу 1990-х гг. накопилось большое количество кДНКовых библиотек из самых разнообразных нормальных и опухолевых тканей, последовательности кДНК которых были доступны через соответствующие базы данных. Мы осуществили глобальное сравнение всех опухолевых последовательностей, то есть последовательностей кДНК из всех опухолевых кДНКовых библиотек, и всех нормальных последовательностей, то есть последовательностей кДНК из всех доступных кДНКовых библиотек, полученных из нормальных тканей. Результаты сравнения были описаны в статьях А. В. Барановой с соавторами (Баранова и др., 2001; Baranova et al., 2001).

Как мы и предсказывали, в опухолях действительно была обнаружена экспрессия десятков и сотен последовательностей, не экспрессирующихся в нормальных тканях.

Мы также предприняли эксперименты по подтверждению специфичности опухолевой экспрессии последовательностей, выявленных с помощью глобального КДД.

Всего нами было изучено экспериментально 56 последовательностей из описанных в (Баранова и др., 2001, Baranova et al., 2001). Для 9 из них была подтверждена специфичность опухолевой экспрессии (Krukovskaya et al., 2005, Palena et al., 2007, Круковская и др. 2007). Затем мы предприняли изучение их эволюционной новизны. С использованием молекулярно-биологических методов, методов сравнительной геномики и анализа эволюционной консервативности последовательностей нам удалось показать, что шесть из этих девяти последовательностей являются эволюционно новыми: две из них возникают у человека, одна — у приматов, а другие три имеют ортологов только у млекопитающих и эволюционируют нейтрально, о чем свидетельствуют скорость нуклеотидных замен и отсутствие консервативных фрагментов и консервативных участков вторичной структуры в их составе (Kozlov et al., 2003; Kozlov et al., 2006; Самусик и др., 2006). Таким образом, нетривиальное предсказание нашей гипотезы об активации экспрессии эволюционно новых и/или «спящих» последовательностей в опухолях получило экспериментальное подтверждение в наших работах.

Позитивный отбор большого количества экспрессирующихся в опухолях генов в эволюции приматов прямо подтверждает предположение об отборе на новую функцию в опухолях (Crespi, Summers, 2006). Если эволюционно новый ген экспрессируется в опухолях, или последовательность, которая эволюционирует

нейтрально и экспрессируется в опухолях, обретает функцию и становится эволюционно новым геном, то, как следует из гипотезы, непременно будет иметь место отбор по этой новой функции. Такой отбор называется позитивной селекцией и связан с более высокой скоростью замещения аминокислот в эволюционирующих белках ($K_a/K_s > 1$) в организмах потомства. Именно это явление было обнаружено в исследовании, упомянутом выше, в котором описывается эволюция организмов, а не соматическая эволюция опухолевых клеток.

Закключение

Мы видим, что опухоли могут играть положительную роль в эволюции, представляя эволюционирующим многоклеточным организмам избыточные клеточные массы для экспрессии эволюционно новых генов. Популяции организмов-опухоленосителей могли быть переходными формами между существующими видами организмов на различных ступенях прогрессивной эволюции.

Гипотеза эволюции путем дифференцировки опухолевых клеток объясняет возможные механизмы возникновения новых клеточных типов в многоклеточных организмах, что не может быть связано только с возникновением эволюционно новых генов. Эта гипотеза объясняет парадокс позитивной селекции экспрессирующихся в опухолях генов в поколениях приматов, что невозможно объяснить никаким другим способом. Гипотеза дает возможность сформулировать нетривиальные предположения, планировать новые эксперименты и получать оригинальные данные.

Теория возможной роли опухолей в эволюции новых типов клеток как новая научная парадигма может значительно расширить наше понимание природы опухолей и возможностей для влияния на опухолевые процессы.

Литература

- Баранова А. В., Лобашев А. В., Иванов Д. В., Янковский Н. К., Козлов А. П. Опухолеспецифически экспрессирующиеся нуклеотидные последовательности генома человека: поиск in silico // ВИЧ/СПИД и родственные проблемы : русский журнал. 2001. Т. 5. № 2. С. 45–50.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: УНЦ ДО МГУ, 1999. 639 с.
- Евтушенко В. И., Хансон К. П., Барабикская О. В., Емельянов А. В., Решетников В. Л., Козлов А. П. Регуляторные механизмы как выражение и результат эволюции конкурентных отношений между генами // Соленостные адаптации водных организмов. Л. : Наука, 1976. С. 237–248.
- Козлов А. П. Принципы многоуровневого развития организмов // Проблемы анализа биологических систем / под ред. В. Н. Максимова. М. : Изд-во МГУ, 1983. С. 48–62.
- Козлов А. П. Генная конкуренция и возможная эволюционная роль опухолей и клеточных онкогенов // Теоретические и математические аспекты морфогенеза / под ред. Е. В. Преснова, Е. В. Маресина, А. И. Зотин. М. : Наука, 1987. С. 136–140.
- Козлов А. П. Принципы сохранения в системе молекулярно-биологических законов // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1988. Т. 87. Вып. 1. С. 4–21.
- Козлов А. П. Определение верхнего предела величины экспрессии генома крысы // Молекулярная биология. 1989. Т. 23. № 3. С. 663–675.
- Круковская Л. Л., Носова Ю. К., Полев Д. К., Баранова А. В., Галачьянц Ю. П., Самусик Н. А., Козлов А. П. Изучение экспрессии девяти ассоциированных с опухолями нуклеотидных последовательностей в нормальных и опухолевых тканях человека // ВИЧ/СПИД и родственные проблемы : русский журнал. 2007. Т. 11. № 1. С. 85–86.

- Петров Н. Н. Руководство по общей онкологии. Л. : Медгиз, 1961. 376 с.
- Самусик Н. А., Галачьяниц Ю. П., Козлов А. П. Сравнительно-геномный анализ опухолеспецифически транскрибируемых последовательностей человека // ВИЧ/СПИД и родственные проблемы : русский журнал. 2006. Т. 10. № 2. С. 30–32.
- Ahuja M. R., Anders F. A genetic concept of the origin of cancer, based in part upon studies of neoplasms in fishes // Progress in Experimental Tumor Research. 1976. Vol. 20. P. 380–397.
- Alexander R. McN. Dinosaur biomechanics // Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences. 2006. doi:10.1098/rspb.2006.3532.
- Allison A. C. Genetic factors in resistance to malaria // Annals of the New York Academy Sciences. 1961. Vol. 91. P. 710–729.
- Anders F. Contributions of Gordon-Kosswig melanoma system to the present concept of neoplasia // Pigment Cell Research. 1991. Vol. 4. P. 7–29.
- Anderson N. G. Evolutionary significance of virus infection // Nature. 1970. Vol. 227. P. 1346–1347.
- Baranova A. V., Lobashev A. V., Ivanov D. V., Krukovskaya L. L., Yankovsky N. K., Kozlov A. P. In silico screening for tumor-specific expressed sequences in human genome // Federation of European Biochemical Societies Letters. 2001. Vol. 508. P. 143–148.
- Bugion E. Ein Fall von Sarcoma beim Fische // Deutsch. Zs. Tiermed.Vergl. Path. 1875. Vol. 1. P. 132–134.
- Collinge W. E. Note on a tumor in *Anadonta cygnea* Linn // Journal of Anatomy and Physiology: Normal and Pathological. 1891. Vol. 25. P. 154.
- Crespi B. J., Summers K. Positive Selection in the Evolution of Cancer // Biology Reviews. 2006. Vol. 81. P. 407–424.
- Dawe C. J. Phylogeny and Oncogeny // National Cancer Institute Monograph. 1969. Vol. 31. P. 1–41.
- Dawe C. J. Comparative neoplasia // Cancer Medicine / eds. J. F. Holland, E. Frei. Philadelphia : Lead & Febiger, 1973. P. 193–240.
- Evtushenko V. I., Hanson K. P. Barabitskaya O. V., Emelyanov A. V., Reshetnikov V. L., Kozlov A. P. Determination of the upper limit of rat genome expression // Molecular Biology. 1989. Vol. 23. P. 663–675.
- Ewald P. W. Evolution of Infectious Disease. Oxford: Oxford Univ. Press, 1994. P. 1–298.
- Friend C., Scher W., Holland J. G., Sato T. Hemoglobin Synthesis in Murine Virus-Induced Leukemic Cells In Vitro: Stimulation of Erythroid Differentiation by Dimethyl Sulfoxide // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 1971. Vol. 68. №. 2. P. 378–382.
- Gordon M. The genetics of viviparous top-minnow *Platyopocilus*: the inheritance of two kinds of melanophores // Genetics. 1927. Vol. 12. P. 253–283.
- Hayflick L., Moorhead P. S. The serial cultivation of human diploid cell strains // Experimental Cell Research. 1961. Vol. 25. P. 585–621.
- Hendrix M. J. C., Seftor E. A., Seftor R. E. B., Kasemeier-Kulesa J., Kulesa P. M., Postovit L.-M. Reprogramming metastatic tumor cells with embryonic microenvironments // Nature Reviews Cancer. 2007. Vol. 7. P. 246–255.
- Kosswig C. Über bastarde der teleostier *Platyopocilus* und *Xiphophorus* // Zs. der Induktive. Abstammungs – Vererbungslehre. 1928. Bd. 44. P. 150–158.
- Kozlov A. P. Evolution of Living Organisms as a Multilevel Process // Journal of Theoretical Biology. 1979. Vol. 81. P. 1–17.
- Kozlov A. P. Gene Competition and the Possible Evolutionary Role of Tumors // Medical Hypotheses. 1996. Vol. 46. P. 81–84.
- Kozlov A. P. The possible evolutionary role of tumors in the origin of new cell types // Medical Hypotheses. 2010. Vol. 74. P. 177–185.
- Kozlov A. P., Emeljanov A. V., Barabitskaja O. V., and Evtushenko V. I. The maximal expression of mammalian genome, the complexity of tumor-specific transcripts and the cloning of tumor-specific cDNAs // Abstracts of Annual Meeting Sponsored by Laboratory of Tumor Cell Biology. Bethesda, 1992.

- Kozlov A. P., Galachyants ., Galachyants ., Galachyants Y. P., Dukhovlinov I. V., Samusik N. A., Baranova A. V., Polev D. E. and Krukovskaya L. L. Evolutionarily new sequences expressed in tumors // Infectious Disease and Cancer. 2006. Vol. 1. № 8. doi: 10.1186/1750-9378-1-8.
- Kozlov A., Krukovskaya L., Baranova A., Tyjezelova T., Polev D. Transcriptional activation of evolutionary new genes in human tumors // Russian Journal of HIV/AIDS and Related Problems. 2003. Vol. 7. № 1. P. 30–39.
- Krukovskaya L. L., Baranova A., Tyjezelova T., Polev D., Kozlov A. P. Experimental study of human expressed sequences newly identified in silico as tumor specific // Tumor Biology. 2005. Vol. 26. P. 17–24.
- Leblanc M. U. Recherches sur le cancer des animaux // Recueil de Medecine Veterinaire. 1858. Vol. 35. P. 769–783.
- Lin C. H., Hsieh S. Y., Sheen I. S., Lee W. C., Chen T. C., Shyu W. C. and Liaw Y. F. Genome-wide hypomethylation in hepatocellular carcinogenesis // Cancer Research. 2001. Vol. 61. № 10. P. 4238–4243.
- Livingstone F. B. Aspects of the population dynamics of the abnormal hemoglobin and glucose-6-phosphate dehydrogenase deficiency genes // The American Journal of Human Genetics. 1964. Vol. 16. P. 435–450.
- Mintz B., Illmensee K. Normal genetically mosaic mice produced from malignant teratocarcinoma cells // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 1975. Vol. 72. P. 3585–3589.
- Moodie R. L. Studies of paleopathology. I. General consideration of the evidences of pathological conditions found among fossil animals // Annals of Medical History. 1917. Vol. 1. P. 374–393.
- Muller J. Ueber den feinern Bau und die Formen der krankhaften Geschwülste. Berlin : G. Reimer, 1838.
- Neoplasms and Related Disorders of Invertebrate and Lower Vertebrate Animals / eds. by C.J. Dawe, J. C. Harshbarger // National Cancer Institute Monograph. 1969. V. 31. XVI, 772 p.
- Palena C., Polev D. E., Tsang K. Y., Fernando R. I., Litzinger M., Krukovskaya L., Baranova A. V., Kozlov A. P. Schlom J. The human T-box mesodermal transcription factor Brachyury is a candidate target for T-cell — mediated cancer immunotherapy // Clinical Cancer Research. 2007. Vol. 13. №. 8. P. 2471–2478.
- Reanney D. C. Viruses and evolution // International Journal of Cytology. 1974. Vol. 37. P. 21–52.
- Rothschild B. M., Tanke D. H., Helbling M., Martin L. D. Epidemiologic study of tumors in dinosaurs // Naturwissenschaften. 2003. Vol. 90. P. 495–500.
- Ryder J. A. On a tumor in the oyster // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 1887. Vol. 44. P. 25–27.
- Siedlecki M. Sur les rapports des gregarines avec l'epithelium intestinal // Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie (Paris). 1901. Vol. 53. P. 81–83.
- Smith E. F., Townsend C. O. A plant-tumor of bacterial origin // Science. 1907. Vol. 25. P. 671–673.
- Stranger B. Z., Tanaka A. J., Melton D. A. Organ size is limited by the number of embryonic progenitor cells in the pancreas but not in the liver // Nature. 2007. Vol. 445. P. 886–891.
- Supovit S. C., Rosen J. M. Tumor-specific polyadenylated RNAs from 7,12-dimethyl benz (a) antracene-induced mammary tumors revealed through hybridization with fractionated single copy DNA // Cancer Research. 1981. Vol. 41. P. 3827–3834.
- Tchakhotine S. Cancerisation experimentale des elements embryonnaires obtenus sur les larves d'oursins // Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie (Paris). 1938. Vol. 127. P. 1195–1197.
- Vickaryous M. K., Hall B. K. Human cell type diversity, evolution, development, and classification with special reference to cells derived from neural crest // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. 2006. Vol. 81. № 3. P. 425–455.
- Weis S., Schartl M. The macromelanophore locus and the melanoma oncogene Xmrk are separate genetic entities in the genome of Xiphophorus. Genetics 1998. Vol. 149. P. 1909–1920.
- Williams J. W. A tumor in the fresh-water mussel, Anodonta cygnea Linn // Journal of Anatomy and Physiology: Normal and Pathological. 1908. Vol. 24. P. 307–308.

Williams G. C., Nesse R. M. The Dawn of Darwinian Medicine // The Quarterly Review of Biology. 1991. Vol. 66. P. 1–22.

Willis R. A. Pathology of Tumors. 4th ed. L. : Butterworth, 1967. 992 p.

Zhdanov V. M., Tikhonenko T. I. Viruses as a factor of evolution: exchange of genetic information in the biosphere // Advances in Virus Research. 1974. Vol. 19. P. 361–394.

Populations of Tumor-Bearing Organisms as Transition between Species at Different Stages of Progressive Evolution

A. P. Kozlov

Biomedical Center and Saint-Petersburg State University
St. Petersburg, Russia: contact@biomed.spb

The ability of tumor cells to differentiate in combination with their ability to express genes that are not expressed in normal tissues, may result in the emergence of new cell types in evolution. Tumors may play an evolutionary role by providing conditions (space and resources) for the expression of newly evolving genes. Genetically or epigenetically predetermined tumors at the early stages of progression, benign tumors, and some tumor-like processes in invertebrates and plants, all of which are modes of excess cell growth which provide evolving multicellular organisms with extra cell masses, are considered as potentially evolutionarily meaningful. Malignant tumors at the late stages of progression, however, are not.

The preexisting cell types of multicellular organisms had restricted potential for the expression of newly evolving genes. Because of regulation and gene competition, some of the newly evolving genes may stay silent. Multicellular organisms would need excess cell masses for the expression of newly evolving genes. The preexisting cell types cannot provide such excess cell masses because of limitations imposed on the number of possible cell divisions. Tumors could provide the evolving multicellular organisms with the excess cell masses for the expression of newly evolving genes.

We suggest that tumors could be a sort of proving ground (or reservoir) for the expression of newly evolving genes that originate in the course of genome evolution in the DNA of germ cells (i.e., not in tumor cells themselves). The case in which the expression of a newly evolving gene in tumors results in the origin of a new function would be associated with the origin of new feedback and regulatory circuits, as in root nodules in legumes and macromelanophores in Xiphophorus fishes. Tumor cells would differentiate, resulting in a new cell type for the given multicellular species. This cell type would be inherited because of epigenomic mechanisms similar to those in preexisting cell types. Populations of tumor-bearing organisms with genetically or epigenetically programmed tumors could represent the transition between established species of organisms at different stages of progressive evolution. Experimental confirmation of the prediction of the hypothesis of evolution by tumor cells differentiation concerning the expression of evolutionarily new genes and/or silent (neutrally evolving) sequences in tumor cells is presented.

Keywords: tumors, evolution, evolutionarily new genes and cell types.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МОЗГА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

С. В. Савельев

НИИ морфологии человека РАМН
Москва, Россия: embrains@hotmail.com

Выявлены основные тенденции изменений организации нервной системы архаичных амфибий при переходе из водной среды на сушу. Показано, что широкая мультифункциональность нервной системы стала основой нейробиологических адаптаций, которые могли сложиться в условиях специфической переходной среды. Переходной средой могли быть подземные или растительные водно-воздушные лабиринты. В переходной среде лабиринтов соблюдались условия постепенного приобретения нейробиологических адаптаций необходимых для выхода на сушу. Предложенная нейробиологическая модель эволюции архаичных амфибий в переходной среде водно-воздушных лабиринтов сопоставлена с другими гипотезами происхождения наземных позвоночных.

Ключевые слова: мозг, амфибии, происхождение тетрапод.

Выход на сушу позвоночных остается одним из самых значимых событий в эволюции. В настоящее время сложилась более или менее общепринятая схема, объясняющая пути происхождения наземных позвоночных от древних мясистолапстных (*Sarcopterygii*) (Воробьева, 1977; Panchen, 1977; Lombard, Sumida, 1992).

Наиболее разработанные подходы к этой проблеме можно сформулировать в виде набора аксиом, используемых для эволюционных построений. Первая аксиома гласит, что у рыбообразных предков амфибий были легкие, которые возникли и сформировались еще в воде. Они представляли собой довольно развитый орган, позволявший дышать атмосферным воздухом. По мнению большинства авторов, легкие возникли как адаптация к жизни в бедных кислородом и пересыхающих водоемах. Они развивались параллельно с жаберным аппаратом и постепенно брали на себя основные функции дыхания. Вторая аксиома говорит о том, что мясистые плавники также сформировались у кистеперых предков амфибий в воде. Они только несколько усовершенствовались при выходе на сушу во время ползания от одного водоема к другому. Третья аксиома заключается в том, что сенсорные системы, водный баланс и мозг адаптировались к наземному существованию весьма постепенно и одновременно. Основным аргументом в пользу такой точки зрения является длительность этих событий и постепенность преобразований органов и систем.

В рамках этих представлений реконструкция выхода позвоночных на сушу выглядит следующим образом. Довольно крупные, длиной около 1 м, кистеперые рыбы обитали в хорошо прогреваемых мелких водоемах. У них возникли легкие, которые позволяли дышать атмосферным воздухом, и мясистые плавники, которые выполняли функции конечностей. К моменту пересыхания мелких водоемов уже все основные адаптивные изменения в организме рыб произошли, что и позволило им выйти на сушу.

Такая модель появления наземных позвоночных содержит множество противоречий. Наиболее очевидная проблема модели связана с адаптацией органов дыхания мясистолапстных к условиям наземного существования. Считается, что

предковые формы наземных позвоночных могли обитать на мелководье. В этом случае стимуляция формирования легких обычно объясняется невысокой концентрацией кислорода в прогреваемой воде. Этот тезис вызывает сомнения, поскольку количество кислорода, растворенного в морской воде, при повышении температуры уменьшается незначительно. При +15 °C в морской воде содержится 5,79 мл/л кислорода, а при +30 °C — 4,46 мл/л. Все гипотезы происхождения наземных позвоночных предполагают опреснение прибрежных водоемов. В пресной воде растворено больше кислорода, чем в соленой, а на мелководье происходит постоянная аэрация воды, что увеличивает растворимость кислорода. Следовательно, кислорода в прибрежной опресненной воде оказывается больше, чем в морской.

Еще одна популярная концепция построена на идее пересыхания гниющих водоемов. В этой ситуации первичноводные животные были бы вынуждены адаптироваться к экстремальным условиям дыхания, что и стало бы причиной отбора. Однако эта проблема решается не только с помощью легких. Такие специализированные виды, как *Clarias*, *Plecostomus*, *Hoplosternum*, *Amia calva*, *Lepidosiren*, используют для дыхания оперкулярные и ротовые полости, желудок, кишечник, плавательный пузырь или легкие. Вторая дыхательная система встречается у многих современных сомовых, двоякодышащих и кистеперых рыб. У двух последних групп они одновременно являются плавательным пузырем и зоной дополнительного газообмена. Следовательно, биологические причины и эволюционные механизмы возникновения легких остаются неясными. На необычную среду возникновения легких указывает хорошо развитый у примитивных тетрапод орган обоняния. Развитие системы воздушного обоняния в водоемах, перенасыщенных разлагающимися остатками растений и животных, лишено всякого биологического смысла. Поэтому необычно выглядит эволюция хеморецепторного анализатора, который при выходе на сушу дифференцируется в два органа водного и воздушного обоняния.

Еще более парадоксальная ситуация возникает при анализе слуховой системы и лабиринта у архаичных амфибий. Эта система включает в себя три органа чувств: слуховой аппарат (или его кожный аналог — боковая линия), рецептор линейного ускорения (гравитационный рецептор) и рецептор углового ускорения (и торможения). Вполне справедлив вопрос о том, зачем такая совершенная система управления движением, если животное ползает в мелком водоеме или грязи миллионы лет. Поскольку упрощения этой системы не произошло, можно с уверенностью сказать, что ее обладатели существовали в трехмерной среде.

С этим выводом согласуются особенности строения электрорецепторной системы, характерной для всех саркоптеригий. Под эмалеподобной поверхностью у древних рипидистий и двоякодышащих располагается своеобразный дентин с системой поровых каналов. Найденные у рипидистий образования сходны по строению с ампулами Лоренцини и электрорецепторами современных хрящевых и костистых рыб (Thomson, 1975; Воробьева, 1977; Vorobyeva, 1980). Эти органы необходимы для ориентации в мутной воде и темноте, где другие дистантные рецепторы малоэффективны. У рипидистий это был очень совершенный орган, который позволял ориентироваться и искать добычу по искажениям электрического поля. Следовательно, саркоптеригии обладали специализированной системой электрорецепции, для которой нужен большой объем воды. По сути дела, создается взаимоисключающая ситуация: наиболее совершенный рецептор возник и усовершенствовался в условиях, где его невозможно использовать. По-видимому,

этот орган сформировался и использовался *Crossopterygii* в более подходящих условиях, чем пересыхающие водоемы.

Своеобразно выглядит организация зрительной системы саркоптеригий. У них обнаружены небольшие глазницы, которые свидетельствуют о незначительном развитии зрительной системы. Это странная ситуация, поскольку в мелководных и пересыхающих водоемах зрение должно играть доминирующую роль. Однако вопреки всем ожиданиям развитая зрительная система у рипидистий не встречается.

Попробуем представить себе загадочного предка наземных позвоночных в широко признанной среде обитания. Неглубокий, прогретый и периодически пересыхающий водоем так заполнен разлагающимися органическими остатками, что у рипидистий возникли легкие для воздушного дыхания. В этом водоеме при недостатке пищи находится слабовидящее животное, лишенное возможности использовать развитое обоняние, и практически глухое. Эту парадоксальную картину дополняет ненужный в мелких водоемах, но хорошо развитый рецептор ускорения и такой же никчемный, но совершенный дистантный электрорецептор. Животное обладает всем, что ему совершенно не нужно, и не имеет того, что ему просто необходимо. Все перечисленные противоречия приносятся в жертву одной идее — мелководной промежуточной среде обитания, которая считается «естественным» этапом между водной средой и сушей.

Решение проблемы лежит в поиске переходной среды обитания, которая могла бы соответствовать имеющимся у архаичных земноводных адаптациям. Наиболее вероятным биотопом перехода из воды на сушу для кистеперых были прибрежные водно-воздушные лабиринты. В них находились как морская, так и стекающая с берега пресная вода, полузаполненные воздухом и водой многочисленные камеры и связанные между собой полости. Это могло быть размытое устье реки или набор каверн, возникших по геологическим причинам. Еще одной причиной появления многочисленных районов с полуводными лабиринтами могли стать растения. Растения с полостями внутри погибали, но не разрушались, что позднее создало каменноугольные залежи и дает представление о масштабах процесса. Скопления остатков таких растений с полыми стволами становились обычными и широко распространенными лабиринтами, которыми воспользовались древние рыбы для перехода на сушу. В таких лабиринтах мог сложиться совершенно особый и неповторимый биоценоз с избытком наземных беспозвоночных и водных позвоночных животных.

Переход к наземному образу жизни через адаптивные перестройки организма в системе водно-воздушных лабиринтов повлек за собой изменение нервной системы и других органов. Устойчивое закрепление эффективных адаптаций происходило в условиях продолжительной и интенсивной конкуренции, что вполне соответствует принципам, предложенным Ч. Дарвином при создании теории естественного отбора. Для возникновения жесткой межвидовой конкуренции необходимы естественные ограничения пространства, пищевых и репродуктивных ресурсов, что было достигнуто в среде лабиринтов. Поэтому, исходя из принципов филогенетических изменений органов, необходимо предположить продолжительное существование стабильной переходной среды при выходе позвоночных на сушу.

Лабиринтная переходная среда для появления наземных позвоночных объясняет причины адаптивных изменений нервной системы земноводных. В темноте лабиринтов зрение не играет особой роли, а обоняние становится ведущей системой афферентации. Появляется веская причина для возникновения парного водно-

воздушного обоняния. Поиск пищи, полового партнера и ориентация будут намного успешнее, если появится возможность анализировать сразу обе среды обитания.

Жизнь в полуводных лабиринтах снимает вопрос и о гипертрофированном развитии вестибулярного аппарата. Для ориентации в такой среде он просто жизненно необходим, как и способность воспринимать колебания воздуха над поверхностью воды, поэтому параллельно с сохранением боковой линии у рыб возникла слуховая система и наружная барабанная перепонка у амфибий (Fay, Popper, 1985). В темноте звуковая сигнализация стала одним из ведущих способов общения на расстоянии. Именно это привело к развитию языка, подъязычного и языкоглоточного нервов. Сформировалась система генерации звуков, которая совместно с обонянием обеспечила коммуникационную среду внутри лабиринтов.

Причины возникновения слуховой системы амфибий постоянно вызывают дискуссии, поскольку барабанная перепонка и стремя уха стегоцефалов очень массивны. Их строение явно не позволяло воспринимать слуховые сигналы из воздуха по принципу выравнивания импедансов, как это происходит у современных амфибий. Однако можно допустить, что слуховая система всех древних амфибий сложилась как орган восприятия направлений колебания воды в узких лабиринтах. Для этого достаточно грубой чувствительности, которая должна определять колебания не воздуха, а воды. Собственно большая наружная барабанная перепонка была прекрасным анализатором колебаний воды в погруженном или полупогруженном состоянии. Следовательно, барабанная перепонка и вся слуховая система могли сложиться на границе сред для анализа колебаний воды, а не воздуха. Способность воспринимать колебания воздуха слуховая система приобрела после длительного этапа рецепции колебаний воды в водно-воздушных лабиринтах.

Влажные лабиринты обладали еще одним достоинством — в них можно было довольно долго пользоваться жабрами и параллельно развивать все варианты альтернативного дыхания. Для этого подходили влажная кожа, плавательный пузырь и выросты пищеварительной системы, ставшие легкими. При высокой и постоянной влажности проблем параллельного использования несовершенных легких и быстро-высыхающей кожи не возникало. Никакой необходимости в быстром и глобальном ароморфозе у предков амфибий просто никогда не существовало. Все события адаптации к полуводной среде протекали довольно долго в растительно-подземных лабиринтах. Постепенность перехода от жаберно-кожного дыхания к легочному имела и другие физиологические причины. У рыб, как правило, почки агломерулярные, а у имеющих гломерулы скорость фильтрации крайне низкая. Агломерулярные почки не могли выводить избыток воды из организма. Чем опресненнее водоем, тем меньше шансов выжить было у проамфибий. Эта проблема не могла разрешиться быстро. Вероятно, освоение пресных водоемов происходило через солоноватые прибрежные лабиринты. В солоноватых водах параллельно формировались защита кожи от переобводнения, гломерулярные почки и легкие. Легкие в отличие от жаберного аппарата уже не входили в контакт с водой, что снижало водную нагрузку и позволяло проамфибиям осваивать пресноводные водоемы, а затем и сушу.

Лабиринты были весьма подходящим местом для возникновения конечностей. Многие сохранившиеся скелеты амфибий обладают длинным телом и удивительно короткими конечностями. В открытой водной среде движения тела намного эффективнее, но в тесных лабиринтах от такого мускулистого тела проку немного, а небольшие конечности становятся ценным приобретением. Они позволяют

эффективно двигаться, не затрачивая огромной энергии на сокращение мышц всего тела. При этом выглядит естественным возникновение рычажных конечностей, действующих в противоположных направлениях — задние для движения вперед, а передние — для движения назад. Сохранив способности к изгибаниям тела и эффективному плаванию в открытой воде, амфибии стали универсальными водно-лабиринтными существами и приобрели конечности, необходимые для выхода на сушу.

Возникшими в переходной среде конечностями, легкими и сосудами надо было согласованно управлять, что невозможно без нервной системы. Иначе говоря, у архайчных амфибий должны были возникнуть новый дыхательный, двигательный и интегративный центры. Казалось бы, что такое количество принципиально новых функций должно потребовать необычайно глубокой перестройки нервной системы. Однако этого не произошло. Моторный автоматизм, возникший в спинном мозге первичноводных позвоночных, оказался вполне достаточным субстратом для развития систем наземной локомоции. Принципиальным событием было появление скромного центра согласованного управления конечностями — красного ядра (Савельев, 2005). Этот центр сформировался в ретикулярной формации, которая простирается от продолговатого до промежуточного мозга амфибий.

Небольшое скопление крупных нейронов возникло на пересечении важнейших моторных и сенсорных путей. При этом рядом с красным ядром сформировались еще два мозговых ядра, определяющих саму возможность пребывания на суше: сосудодвигательный и дыхательный центры. Собственно говоря, в нижней части среднего мозга сложился ретикулярный «тетраподный» центр. Он практически объединил все неврологические приобретения головного мозга, необходимые для жизни вне воды. Согласованное управление конечностями, дыханием и сердечно-сосудистой системой реализуется в этом центре через двигательные (эфферентные) выходы. Однако в этом «тетраподном» ретикулярном комплексе реализованы не только моторные, но и сенсорные достижения адаптивной эволюции. К клеткам комплекса поступает информация от гломусных клеток каротидного лабиринта, которые чувствительны к концентрации двуокиси углерода в крови. В результате обеспечивается обратная связь между дыхательной активностью и концентрацией кислорода в крови (Piiper, Scheid, 1977). Без такой системы регуляции дыхания выход на сушу едва ли был возможен.

Сердечно-сосудистая часть этого ретикулярного центра сложилась еще у рыб. Многие рыбы способны к рефлекторному замедлению дыхания и сердечного ритма. На этой базе и возник центр регуляции сердечной активности, который позволяет наземным животным точно приспосабливать физиологическую активность и метаболизм к конкретной ситуации. Однако сенсорным источником контроля за сердечной деятельностью являются сосудистые барорецепторы. Потребность в них возникла только с выходом на сушу и усилением кровообращения. Для рыб, находящихся в стабильной гидродинамической среде, проблемы тонкой регуляции давления крови в сосудах не существует. Описываемый ретикулярный центр обладает не только прямыми сенсомоторными связями, но и обеспечивает необходимой информацией мозжечок, крышу среднего мозга и стриарные структуры переднего мозга. Именно с ним образуются связи обонятельных и вомероназальных центров переднего мозга.

Таким образом, вероятным биотопом для перехода кистеперых рыб из воды на сушу были прибрежные водно-воздушные лабиринты (Савельев, 2005). Они могли быть как почвенного, так и растительного происхождения. В них находились полузаполненные воздухом и водой многочисленные камеры и связанные между собой полости. В этих условиях сформировалась вторая обонятельная система известная как вомероназальный орган. В результате амфибиям стала доступна для химического анализа как воздушная, так и водная среда. При выходе на сушу у рипидистий вестибулярный аппарат был развит намного лучше, чем у их потомков. Это свидетельствует о том, что обладатели совершенного рецептора ускорения существовали в трехмерной среде лабиринтов. Выход на сушу через водно-воздушные лабиринты подтверждается существованием у архаичных рипидистий аналогов электрорецепторных ампул (Савельев, 2005). Эти органы необходимы для ориентации в мутной воде и темноте, где другие дистантные рецепторы малоэффективны. Принципиальным событием было появление центра согласованного управления конечностями — красного ядра. При этом рядом с красным ядром сформировались еще два мозговых ядра, определяющих саму возможность пребывания на суше: сосудодвигательный и дыхательный центры. В описываемом ретикулярном центре сосредоточены как моторные, так и сенсорные достижения адаптивной эволюции. В комплекс поступает информация от гломерульных клеток каротидного лабиринта и барорецепторов сосудов, чем обеспечивается обратная связь между дыхательной активностью и концентрацией кислорода в крови. В возникшем «тетраподный» центре объединены все неврологические приобретения головного мозга, необходимые для жизни вне воды. Без такой системы регуляции дыхания выход на сушу едва ли был возможен. В связи с выходом на сушу у амфибий сформировался единый комплекс управления новоприобретенными органами и системами. В этом комплексе было объединено простое, но эффективное управление «новыми» функциями, которые сложились в условиях лабиринтов переходной среды.

Исследование поддержано грантом президента РФ «Ведущие научные школы» НШ–1808.2003.4

Литература

- Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб // Труды палеонтологического института АН СССР. Т. 153. М.: Наука, 1977. 239 с.
- Савельев С. В. Происхождение мозга. М.: Веди, 2005. 367 с.
- Fay R. R., Popper A. N. The octavolateralis system // Functional vertebrate morphology / eds. M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem, D. B. Wake. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1985. P. 291–316.
- Lombard R. E., Sumida S. S. Recent progress in understanding early tetrapods // American Zoology 1992. Vol. 32. P. 609–622.
- Panchen A. L. The origin and early evolution of tetrapod vertebrate // Problems in vertebrate evolution / eds. S. M. Andrews, R. S. Miles, A. D. Walker. N. Y.: Academic Press, 1977. P. 289–318.
- Piiper J., Scheid P. Comparative physiology of respiration: Functional analysis of gas exchange organs in vertebrates // International Review of Physiology. 1977. Vol. 14. P. 219–253.
- Thomson K. S. On the Biology of Cosmine // Peabody Museum of Natural History Yale University. 1975. Vol. 40. P. 1–58.

Vorobyeva E. I. Observations on Two Rhipidistian Fishes from the Upper Devonian of Lode, Latvia // *Zoology Journal Linneus Society*. 1980. Vol. 70. P. 191–201.

The Origin of Brain of Terrestrial Vertebrates

S. V. Saveliev

Institute of Human Morphology RAMS (Russian Academy of Medical Sciences)
Moscow, Russia: embrains@hotmail.com

Some trends in the phylogenetic changes of the vertebrate neural system in the course of their transition from aquatic to terrestrial mode of life are analyzed. Wide multifunctionality of the neural centers is supposed to be prerequisites of transition of archaic amphibians to the land via a stable transitional environment. The latter include underground or vegetation aquatic-air labyrinths in which condition of gradual acquisitions of adaptations to the terrestrial mode of life occurred. The principal neurological adaptations to such mode of life and less dependence on aquatic environment developed during the long-term evolution in that environment. The neurobiological model of evolution of the archaic amphibians in the transitional environment of aquatic-air labyrinths suggested here with is compared to other hypotheses of the tetrapod origin.

Keywords: brain, amphibians, tetrapod origin.

ПЛОТОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ: ИССЛЕДОВАНИЯ СО ВРЕМЕН Ч. ДАРВИНА ДО НАШИХ ДНЕЙ

А. Н. Иванова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург, Россия: alyx@bk.ru

Синдром плотоядности у растений возникал неоднократно. Морфологические адаптации, позволяющие ловить и переваривать добычу, в близкородственных таксонах могут быть как похожие (например, ловушки-капканы *Dionaea* и *Aldrovanda* сем. Droseraceae), так и различные (в сем. Lentibulariaceae представлены клейкие ловушки *Pinguicula*, ловушки-рачевни *Genlisea* и всасывающие пузырьки *Utricularia*). В то же время в отдаленных таксонах морфология ловушек может быть весьма сходна: кувшины *Cephalotus* (Cephalotaceae) и видов сем. Sarraceniacae.

Адаптации плотоядных растений развиваются согласно общим направлениям эволюции. Так, в порядке Nepenthes примитивные виды (*Drosophyllum* и *Triphyophyllum*) — крупные древесные засухоустойчивые растения с простыми ловушками, но сложно устроенными железками. Продвинутое виды *Dionaea* и *Aldrovanda*, напротив, гидрофильные или водные, мелкие (несколько сантиметров в размере), ловушки высоко специализированы, железки имеют менее сложное строение.

Ключевые слова: Ч. Дарвин, плотоядные растения, насекомоядные растения

Плотоядные растения из-за своих необычных свойств интересовали исследователей с тех пор, как явление плотоядности в растительном мире было впервые описано у венецианской мухоловки *Dionaea muscipula* (Ellis, 1773, цит. по: Lloyd, 1942). В книге «Насекомоядные растения» (“Insectivorous plants”, 1875) Ч. Дарвин систематизировал данные по биологии и физиологии плотоядных растений и высказал предположения об их филогении, которые в большей части получили подтверждение на современном уровне исследований. Волны интереса к плотоядным растениям возникают с появлением новых методов и подходов. Так, в середине XX в. активно изучали электрофизиологический аспект движения листьев (Benolken, Jacobson, 1970) и биохимию переваривания жертвы (Amagase, 1972 и др.), в 80–90-е гг. — механизмы поглощения гидролизатов (Schulze et al., 1999), сейчас наряду с классическими используются новейшие методы — высокоскоростная видеосъемка, неинвазивные микроскопические технологии (Forterre et al., 2005).

Большинство плотоядных растений обитает на бедных почвах. Способность к фотосинтезу у листьев плотоядных растений невелика (Ellison, Gotelli, 2001). Не выдерживая конкуренции, они предпочитают территории, где рост других растений подавляется низким содержанием минеральных веществ в почве. В результате переваривания добычи плотоядные растения получают значительное количество азота и фосфора, а также калий, кальций и другие элементы. Гипотеза о том, что плотоядность — это способ компенсировать недостаточность минерального питания, является общепринятой.

К настоящему времени известно более 600 видов плотоядных растений, относящихся к 11 семействам. Молекулярно-генетические данные показывают, что

плотоядность возникала неоднократно в отдаленных систематических группах (Ellison, Gotelli, 2009).

У всех плотоядных растений ловушки являются видоизмененными листьями. Способ, которым растение ловит и удерживает жертву, определяется типом его ловушек: клейкие (*Drosophyllum*, *Drosera*, *Roridula*, *Byblis*), капканы (*Dionaea muscipula*, *Aldrovanda vesiculosa*), всасывающие ловушки водных видов *Utricularia*, так называемые ловушки-рачевни *Genlisea*, кувшины (*Nepenthaceae*, *Cephalotaceae*, *Sarracenaceae*). Сходные по строению и действию ловушки имеются как у сестринских (*Dionaea*, *Aldrovanda*), так и у неродственных (*Drosophyllum*, *Byblis*) родов, что доказывает независимое возникновение плотоядности в нескольких таксонах. Ч. Дарвин определил, что пищеварительный секрет *Drosera*, *Dionaea*, *Pinguicula* и *Nepenthes* имеет кислую реакцию, и предположил, что в нем содержится фермент, подобный пепсину животных. Действительно, у большинства плотоядных растений обнаружены протеазы или пептидазы с оптимумом pH 2–3, а также кислые фосфатазы (Juniper et al., 1989 и др.). Поглощение питательных веществ происходит через разрывы в кутикуле железок или клеток эпидермы (Anderson, 2005). Некоторые виды имеют листья, которые ловят насекомых, могут всасывать продукты гидролиза, но не способны вырабатывать пищеварительные ферменты. Такие виды называются проплотоядными и большинством авторов считаются предшественниками истинно плотоядных растений (Juniper et al., 1989). У таких растений переваривание происходит за счет живущих в ловушках симбионтов. Привлекательными для насекомых являются красная окраска ловушек, пигменты, видимые насекомыми в ультрафиолетовом свете, блестящая слизь, нектар (Juniper et al., 1989) и ароматические вещества (Lambers et al., 2008). Состав пигментов железок таксоноспецифичен (Муравник, Иванова, 2004).

Порядок *Nepenthes* содержит 4 семейства плотоядных растений, способных вырабатывать пищеварительные ферменты и поглощать продукты гидролиза (*Nepenthaceae*, *Droseraceae*, *Drosophyllaceae* и *Dioncophyllaceae*). Представлены 3 разных типа ловушек: кувшины, капканы и клейкие ловушки.

Ловушки всех 80 видов *Nepenthes* (*Nepenthaceae*) представляют собой сложные высокоспециализированные кувшины: внутренняя поверхность кувшина анатомически является адаксиальной (верхней) поверхностью листа. Жертву привлекает нектар на входе в кувшин (Lloyd, 1942). Верхняя часть кувшина у многих видов исчерчена полосками эпикутикулярного воска (Gaume, 2002), по которым членистоногие соскальзывают внутрь кувшина, где попадают в пищеварительную жидкость, содержащую протеазы и хитиназы (Amagase, 1972). Показано, что они производятся многоклеточными железами (Owen, Lennon, 1999), хотя не отрицается участие в этом процессе симбиотических бактерий (Prankevicus, Cameron, 1991).

В семейство *Droseraceae* входит крупный род *Drosera* (росянки). Общеизвестно, что листья всех росянок несут железки на длинных ножках (так называемые щупальца), выделяющие капли клейкой жидкости и способные сворачиваться вокруг добычи. Ловушки-капканы двух монотипных родов *Dionaea* (венерина мухоловка) и *Aldrovanda* представляют собой две доли листа, соединенные центральной жилкой. На их абаксиальной поверхности располагаются специализированные механорецепторные волоски, прикосновение к которым вызывает стремительное сближение краев листа, то есть захлопывание ловушки-капкана, которое происходит за 0,7 с (Forterre et al., 2005).

Ч. Дарвин провел множество экспериментов, чтобы понять механизм действия ловушек росянки и венериной мухоловки. Он исследовал влияние разных стимулов на движение и секрецию: живых и мертвых насекомых и их экстрактов, растворов органических и неорганических веществ. Он установил, что наибольший эффект на щупальца росянки и ловушку венериной мухоловки в отсутствие механического стимула оказывают соли аммония. Сейчас установлено наличие переносчиков аммония в пищеварительных железах непентеса (Schulze et al., 1999), и можно ожидать, что аналогичные переносчики имеются в железах других плотоядных растений.

Из семейства Droseraceae в отдельное монотипное семейство выделен вид *Drosophyllum lusitanicum*, родственник *Triphyophyllum* (Dioncophyllaceae) (Williams et al., 1994). Морфологически он сходен с *Drosera*, так же несет на листьях выделяющие липкую слизь железки на длинных ножках, однако его железки и листья неподвижны, а переваривание и всасывание гидролизатов осуществляют крупные сидячие железки (Васильев, Муравник, 2002).

Triphyophyllum — монотипный род, содержащий единственный вид *Triphyophyllum peltatum*. Он обитает в тропических лесах Западной Африки, в Сьерра-Леоне и Либерии. Это лиана, на которой развиваются последовательно листья трех форм (Green et al., 1979). У молодых растений листья имеют простую ланцетовидную форму. Затем дополнительно развиваются длинные листья с железками, такими же, как у *Drosophyllum*, способные ловить насекомых и всасывать продукты гидролиза. Листья взрослого растения лишены железок, расположены на раздвоенных черешках и загнуты у верхушки; они выполняют функцию крючков и помогают лиане *T. peltatum* подниматься по опоре. Однако при достаточном количестве питательных веществ в условиях оранжереи растение переходит к третьей стадии развития, минуя стадию плотоядности (Bringmann et al., 2002). Вероятно, плотоядность у других родов Dioncophyllaceae (*Dioncophyllum*, *Habropetalum*) и в близко родственном семействе Ancistrocladaceae была утрачена вторично (Heubl et al., 2006).

Порядок Oxalidales включает австралийское семейство Cephalotaceae, которое представлено единственным видом *Cephalotus follicularis*. Его ловушки-кувшины похожи на кувшины непентеса. На дне кувшина находятся железки, которые продуцируют жидкость, содержащую разнообразные гидролитические ферменты (Parkes, Hallam, 1984).

Два близкородственных семейства из порядка Ericales, Roridulaceae и Sarracenaceae имеют ловушки различного строения: листья с клейкими железками и кувшины соответственно.

У *Roridula* (Roridulaceae) листья похожи на листья *Drosophyllum*, но железки производят не слизь и/или гидролитические ферменты, а смолистые клейкие вещества, то есть растения этого рода являются проплотоядными. Возможность дополнительного питания растения за счет переваривания прилипших членистоногих обеспечивается благодаря мутуализму с жуком *Pameridea roridulae* (Ellis, Midgley, 1996). Его панцирь покрыт толстым слоем маслянистого вещества, препятствующим прилипанию к секрету железок. Жук высасывает жертву, прилипшую к железкам, а лист поглощает его экскременты (Dolling, Palmer, 1991; Anderson, 2005). Дарвин изучал гербарий *Roridula dentata*, обнаружил множество прилипших к листьям насекомых, отметил сходство морфологии листьев с *Drosophyllum*, но не обнаружил сидячих железок, которые свидетельствовали бы о способности к перевариванию добычи (Дарвин, 1948, с. 520–521).

Листья у растений семейства *Sarraceniaceae* (*Sarracenia*, *Heliamphora* и *Darlingtonia*) видоизменены в кувшины. Некоторые виды *Sarracenia* выделяют ароматические вещества, типичные для цветков или плодов (Lambers et al., 2008). Жертва, привлеченная запахом, поднимается к крышке кувшина и падает внутрь, выходу препятствуют волоски, наклоненные ко дну ловушки. Вопрос о том, синтезируют ли ловушки *Sarraceniaceae* гидролитические ферменты, до сих пор остается открытым. С одной стороны, даже в стерильных кувшинах обнаруживаются протеазы, фосфатазы и нуклеазы, уровень экспрессии которых изменяется в зависимости от возраста кувшина и от наличия подкормки (Gallie, Chang, 1997). С другой стороны, в природе кувшины населены множеством организмов, принимающих участие в расщеплении жертвы: бактерии, грибы, простейшие, водоросли, нематоды и др. (Ellison, Gotelli, 2001). Сложные сообщества, которые образуются в кувшинах, делают ловушки *Sarracenia* ценной моделью для экологических исследований (Srivastava et al., 2004).

В порядке Lamiales около 300 из 20 000 видов являются плотоядными или проплотоядными (Müller et al., 2004). У многих неплотоядных видов на листьях имеются липкие железки, которые можно рассматривать как преадаптацию для ловли животных.

Семейство *Lentibulariaceae* состоит исключительно из плотоядных видов. Род *Pinguicula* считается наиболее примитивным. На адаксиальной стороне листа расположены слизевые и пищеварительные железки (Vassilyev, Muravnik, 1988). Когда жертва попадает на лист, края его немного заворачиваются. Плотоядность *Pinguicula* была впервые описана Ч. Дарвином (1875), так же как и ее способность к движению. До сих пор не установлено, как именно растение распознает добычу, даже природа стимула для движения краев листьев (химический или механический) неизвестна.

Растения рода *Genlisea* являются полуводными, их ловушки (ловушки-рачевни, или воронковидные ловушки) — это сильно измененные подземные листья. Они имеют форму У-образных трубок, от 2 до 15 см длиной и около 1 мм толщиной; внутренний диаметр шейки, где соединяются два ответвления, составляет не более 500 мкм. Шейка оканчивается небольшим расширением. Полости ответвлений и шейки заполнены водой, внутренние поверхности выстланы волосками, направленными к этому расширению. Основной добычей *Genlisea* являются простейшие (Barthlott et al., 1998). Попадая в ответвления ловушки, они вынуждены продвигаться по направлению, которое задают волоски, то есть в сторону расширения. В расширении находятся пищеварительные железки, выделяющие гидролитические ферменты для переваривания жертвы (Plachno et al., 2007).

Utricularia — самый обширный род плотоядных растений. Представлены 4 экологические группы: эпифиты, реофиты, наземные и свободно плавающие виды. Все они имеют высокоспециализированные всасывающие ловушки, располагающиеся в почве или воде. Сложное устройство и механизм действия ловушек *Utricularia* был изучен многими авторами (Cohn, 1875; Дарвин, 1875; Lloyd, 1942; Reifenrath et al., 2006 и др.). Ловушки водных видов *Utricularia* представляют собой пузырьки с единственным отверстием, над которым расположен клапан-дверца. На внутренней поверхности ловушки (верхней, абаксиальной стороне листа) располагается множество волосков с четырехклеточной головкой (квадрифид); на наружной стороне дверцы имеются чувствительные антенны. У ловушки, готовой к поимке добычи, дверца закрывает вход, а пузырьки уплощены с боков, поскольку

квадрифиды выкачивают воду из полости ловушки, создавая в ней отрицательное давление. При надавливании на антенны у входа в пузырек дверца открывается и порция воды вместе с добычей мгновенно всасывается внутрь; весь процесс от прикосновения к антенне длится 10–15 мс.

В семействе *Lentibulariaceae* направление эволюции от примитивного рода *Pinguicula* к более продвинутому *Utricularia* подтверждается изменением формы цветка: от почти радиально симметричных цветков у *Pinguicula* через зигоморфные у *Genlisea* к цветкам сложной формы у *Utricularia* (Peroutka et al., 2008).

До настоящего времени является спорным вопрос о продукции пищеварительных ферментов клейкими ловушками *Byblis* (*Byblidaceae*) (Hartmeyer 1998). Возможно, так же как и у *Roridula*, имеет место симбиоз с полужесткокрылым (*Setocornis bybliphilus*) (Hartmeyer, 1998).

У однодольных плотоядность встречается очень редко. Однако у многих видов *Bromeliaceae* порядка *Commelinales* у основания листьев образуется наполненное жидкостью вместилище, где собирается детрит. Органические остатки поглощаются трихомами с проницаемой кутикулой (Benzing et al., 1985; Owen et al., 1991).

Литература

- Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). 2. Секреторные клетки после стимуляции // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 4. С. 1–11.
- Дарвин Ч. Насекомоядные растения // Дарвин Ч. Соч. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 650 с.
- Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурные основы синтеза нафтохинонов в железках представителей рода *Drosera* // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 12. С. 1878–1889.
- Amagase S. Digestive enzymes in insectivorous plants: enzymatic digestion of insects by *Nepenthes* secretion and *Drosera peltata* extract: proteolytic and chitinolytic activities // Journal of Biochemistry. 1972. Vol. 72. P. 765–767.
- Anderson B. Adaptations to Foliar Absorption of Faeces: a Pathway in Plant Carnivory // Annals of Botany. 2005. Vol. 95. № 5. 757–761.
- Barthlott W., Porembski S., Fischer E., Gemmel B. First protozoa-trapping plant found // Nature. 1998. Vol. 392. P. 447.
- Benolken R. M., Jacobson S. L. Response Properties of a Sensory Hair Excised from Venus's Flytrap // Journal of General Physiology. 1970. Vol. 56. № 1. P. 64–82.
- Benzing D. H., Givnish T. J., Bermudes D. Absorptive trichomes in *Brocchinia reducta* (*Bromeliaceae*) and their evolutionary and systematic significance // Systematic Botany. 1985. Vol. 10. P. 81–91.
- Bringmann G., Rischer H., Schlauer J., Wolf K., Kreiner A., Duschek M., Assi L.A. The tropical liana *Triphyophyllum peltatum* (*Dioncophyllaceae*): Formation of carnivorous organs is only a facultative prerequisite for shoot elongation // Carnivorous Plant Newsletters. 2002. Vol. 32. № 2. P. 44–52.
- Cohn F. Ueber die Function der Blasen von *Aldrovanda* und *Utricularia* // Beitrage zur. Biologie der Pflanzen. 1875. Bd. 1. Hf. 3. S. 71–92.
- Dolling W. R., Palmer J. M. *Pameridea* (Hemiptera, Miridae) — predaceous bugs specific to the highly viscid plant genus *Roridula* // Systematic Entomology. 1991. Vol. 16. P. 319–328.
- Ellis A. G., Midgley J. J. A new plant-animal mutualism involving a plant with sticky leaves and a resident hemipteran insect // Oecologia. 1996. Vol. 106. P. 478–81.
- Ellison A. M., Gotelli N. J. Evolutionary ecology of carnivorous plants // Trends in ecology and evolution. 2001. Vol. 16. № 11. P. 623–629.

- Ellison A. M., Gotelli N. J. Energetics and the evolution of carnivorous plants – Darwin's 'most wonderful plants in the world' // Journal of Experimental Botany. 2009. Vol. 60. № 1. P. 19–42.
- Forterre Y., Skotheim J. M., Dumais J., Mahadevan L. How the Venus flytrap snaps // Nature. 2005. Vol. 433. P. 421–425.
- Gallie D. R., Chang S.-C. Signal transduction in the carnivorous plant *Sarracenia purpurea*. Regulation of secretory hydrolase expression during development and in response to resources // Plant Physiology. 1997. Vol. 115. P. 1461–1471.
- Gaume L., Gorb S., Rowe N. Function of epidermal surfaces in the trapping efficiency of *Nepenthes alata* pitchers // New Phytologist. 2002. Vol. 156. P. 479–489.
- Green S., Green T. L., Heslop-Harrison Y. Seasonal heterophylly and leaf gland features in *Triphyophyllum* (Dioncophyllaceae), a new carnivorous plant genus // Botanical Journal of the Linnean Society. 1979. Vol. 78. № 2. P. 99–116.
- Hartmeyer S. Carnivory in *Byblis* revisited II: The phenomenon of symbiosis on insect trapping plants // Carnivorous Plant Newsletter. Vol. 27. 1998. P. 110–113.
- Heubl G., Bringmann G., Meimberg H. Molecular phylogeny and character evolution of carnivorous plant families in Caryophyllales; revisited // Plant Biology. 2006. Vol. 8. № 6. P. 821–830.
- Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. L.: Academic Press, 1989. 353 p.
- Lambers H., Chapin III F. S., Pons T. L. Plant Physiological Ecology. N. Y.: Springer, 2008. 610 p.
- Lloyd F. E. The carnivorous plants. N.-Y.: Chronica Botanica, Co IX. 1942. 352 p.
- Müller K., Borsch T., Legendre L., Porembski S., Theisen I., Barthlott W. Evolution of carnivory in Lentibulariaceae and Lamiales // Plant Biology. 2004. Vol. 6. P. 477–490.
- Owen T. P. Jr., Thomson W. W. Structure and function of a specialized cell wall in the trichomes of the carnivorous bromeliad *Brocchinia reducta* // Canadian Journal of Botany. 1991. Vol. 69. P. 1700–1706.
- Owen T. P. Jr., Lennon K. A. Structure and development of the pitchers from the carnivorous plant *Nepenthes alata* (Nepenthaceae) // American Journal of Botany. 1999. Vol. 86. № 10. P. 1382–1390.
- Parkes D., Hallam N. Adaptation for Carnivory in the West Australian pitcher plant *Cephalotus follicularis* Labill. // Australian Journal of Botany. 1984. Vol. 32. № 6. P. 595–604.
- Peroutka M., Adlassnig W., Lendl T., Pranji K., Lichtscheidl I. K. Functional Biology of Carnivorous Plants // Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology. Advances and Topical Issues. Vol. V / ed. by J. A. Teixeira da Silva. N.Y., 2008. P. 266–286.
- Plachno B. J., Kozieradzka-Kiszkurno M., Swiatek P. Functional ultrastructure of *Genlisea* (Lentibulariaceae) digestive hairs // Annals of Botany. 2007. Vol. 100. P. 195–203.
- Prankevicus A. B., Cameron D. M. Bacterial dinitrogen fixation in the leaf of the northern pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) // Canadian Journal of Botany. 1991. Vol. 69. P. 2296–2298.
- Reifenrath K., Theisen I., Schnitzler J., Porembski S., Barthlott W. Trap architecture in carnivorous Utricularia (Lentibulariaceae) // Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. 2006. Vol. 201. № 8. P. 597–605.
- Schulze W., Frommer W. B., Ward J. M. Transporters for ammonium, amino acids and peptides are expressed in pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes* // Plant Journal. 1999. Vol. 17. P. 637–648.
- Srivastava D. S., Kolasa J., Bengtsson J., Gonzalez A., Lawler S. P., Miller T. E., Munguia P., Romanuk T., Schneider D. C., Trzcinski M. K. Are natural microcosms useful model systems for ecology? // Trends in Ecology and Evolution. 2004. Vol. 19. P. 379–384.
- Vassilyev A. E., Muravnik L. E. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) relative to their function. II. The changes on stimulation // Annals of Botany. 1988. Vol. 62. № 4. P. 343–351.
- Williams S. E., Albert V. A., Chase M. W. Relationships of Droseraceae: a cladistic analysis of RBCL sequence and morphological data // American Journal of Botany. 1994. Vol. 81. № 8. P. 1027–1037.

Carnivorous Plants: from Charles Darwin till Today

A. N. Ivanova

Komarov Botanical Institute RAS
St. Petersburg, Russia: alyx@bk.ru

Carnivory evolved multiple times in plants. Among sister taxons, morphological adaptations for trapping and digesting the prey may be similar (e.g. snap traps of *Dionaea muscipula* and *Aldrovanda vesiculosa* from Droseraceae) or different (e.g. adhesive traps of *Pinguicula*, eel-traps of *Genlisea* and suction bladders of *Utricularia*, all from Lentibulariaceae). At the same time trap morphology is similar in unrelated taxons (pitchers of *Cephalotus follicularis* (Cephalotaceae) from Oxalidales and the same of *Sarraceniaceae* species from Ericales).

Carnivorous plants come within common evolutionary trends. So, in the Nepenthales, primitive species like *Drosophyllum* or *Triphyophyllum* are large woody drought resistant plants with simple traps but complex glandular structures. The highly advanced *Dionaea* and *Aldrovanda* are hydrophilic or aquatic and only a few centimeters in size. The traps are highly elaborated, but the glands are simplified.

Keywords: Ch. Darwin, carnivorous plants, insectivorous plants.

НА ПУТИ К ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ

Г. А. Савостьянов

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
Санкт-Петербург, Россия: gensav@iephb.ru

Дается формализованное описание процедуры разделения труда как важнейшего инварианта прогрессивного развития. Введено понятие элементарной единицы многоклеточности — гистиона, которая возникает в результате такого разделения и представляет собой до сих пор упускаемый из виду самостоятельный уровень биологической организации. Предлагается теория прогрессивного развития на основе разделения труда, позволяющая вычислять состав и структуру множества гистионов и строить их модели. Показано, что развитие этих единиц подчиняется периодическому закону, а их классификация имеет вид периодической таблицы, параметры которой имеют биологический смысл и пригодны для измерения прогрессивного развития. Полученные результаты составляют основу номогенетической теории прогрессивного развития многоклеточных организмов.

Ключевые слова: разделение труда, прогрессивное развитие, инвариант, многоклеточность, элементарные единицы многоклеточности, гистионы, моделирование, естественная система, периодическая таблица, номогенез.

Введение

В настоящее время проблемы исторического и индивидуального развития многоклеточных организмов формулируются только в содержательных терминах и понятиях. Без генов и генных сетей, мутаций и рекомбинаций или без описания анатомических деталей (т. е. материальной составляющей организма) описание данных проблем для многих ученых просто невыносимо. Ориентация на материал уводит от рассмотрения главных вопросов прогрессивного развития и тормозит разработку теории, которая позволяла бы прогнозировать и измерять его.

Для выделения главных вопросов неоднократно проводилось сопоставление развития систем различной природы: биологических, социальных, технических и т. д. (см. напр.: Завадский, 1970; Наточин, Меньшуткин, 1993; и др.). Такое сопоставление позволило установить, что одним из главных инвариантов развития является специализация и интеграция элементов, или разделение труда между ними. Уже давно отмечается необходимость формализованного описания такого разделения на примере развития идеализированной системы (Gibbs, 2003). Однако до сих пор формализованного языка и идеализированных моделей для описания разделения труда не разработано, нет также и параметров для его измерения и количественной оценки.

В данной работе приводятся элементы формализованного языка для описания разделения труда в идеализированном Metazoa (Савостьянов, 2005) и показывается, что прогрессивное развитие можно прогнозировать и измерять.

Элементы формализованного языка для описания разделения труда

Основные понятия и определения

Всякое разделение труда предполагает наличие его перечня, а также набора исполнителей. Эти понятия и будут для нас исходными.

Перечень труда — это набор функций, обеспечивающих существование организма (скажем, защита, питание, раздражимость, подвижность, размножение и т. д.). В дальнейшем будем задавать этот перечень формально как набор $L \ni \langle a, b, c, d, e... \rangle$, где $a-e$ — это вышеперечисленные функции.

Исполнителями функций в нашем случае являются клетки, которые мы будем обозначать кружками. Клетка, выполняющая полный набор функций, является одноклеточным **организмом**, неполный набор — **специализированной клеткой**. Специализированные клетки, дающие в совокупности полный набор функций, назовем **комплементарными**.

Исходный организм. Примем за точку отсчета одноклеточный моноэнергидный организм, отправляющий набор всех функций только для себя в исходном режиме автономного выполнения (РАВ). Порции функций, выполняемых таким организмом в жизненном цикле, будем считать элементарными и обозначать строчными буквами при кружках (рис. 1, организм № 0 в нулевом столбце и строке). Тогда $L \ni \langle a, b, c, d, e \rangle$ — это набор элементарных функций.

Последовательность вовлечения функций в разделение может быть различной. Будем считать, что в процедуру разделения функции вовлекаются постепенно в вышеприведенном порядке.

Элементарные акты развития. Разделение функций происходит с помощью элементарных актов трех видов.

Акт первого вида заключается в принятии решения по каждой функции о необходимости ее специализации. Формально такой акт состоит в переводе избранной функции из РАВ в режим, допускающий специализацию (РДС). Запишем это как $РАВ \rightarrow РДС$. Обозначим функции в этом режиме прописными буквами при кружках (рис. 1, организмы нулевого столбца, находящиеся в строках № 1–5). Поскольку такие акты создают лишь потенции к развитию, их (акты) можно соотнести с ароморфозами в филогенезе или детерминациями в онтогенезе. Число функций, по которым принято решение о разделении (переведенных в РДС), является важным параметром организма. Оно соответствует номеру строк и будет обозначаться буквой *m*.

Система запоминания актов развития первого вида. Последовательность вовлечения функций в такое развитие обозначается цифрами над соответствующими прописными буквами и фиксируется в памяти организма. Например, организм с $m = 1$ на рис. 1 осуществил один акт развития, что обозначено единицей над прописной буквой. Перевод в РДС каждой последующей функции записывается аналогичным образом, при этом всем ранее переведенным в этот режим функциям также добавляется по единице (рис. 1, организмы нулевого столбца с $m = 1-5$). Такая система записи актов развития позволяет определять их число для каждой функции (т. е. помнить ее «филогенетический возраст») и ранжировать функции по этому признаку. Назовем число актов развития каждой функции ее **приоритетным номером**, или — числом потенций.

Важным свойством приоритетных номеров является их аддитивность. Благодаря ей можно определять общее число S приоритетных номеров (и, соответственно, потенций) по всем функциям: оно складывается из приоритетных номеров отдельных функций. Очевидно, что число S представляет собой сумму членов арифметической прогрессии с разностью в единицу, которая в нашем случае имеет следующий вид:

$$S = \frac{(1+m)m}{2},$$

где m — число функций в РДС; это же число служит приоритетным номером самой древней функции, оно же является последним членом прогрессии.

Второй вид актов развития заключается в реализации приобретенных потенций путем клеточной специализации. Это достигается переводом функций (начиная с древнейшей) из РДС в режим осуществленной специализации (РОС). Запишем это как РДС $\rightarrow$ РОС. Функции в РОС обозначаются прописными буквами в кружках. В результате специализации клетка утрачивает статус организма и становится все более узким и производительным специалистом. Число функций, подвергшихся специализации (переведенных в РОС), является вторым важным параметром организма. Оно соответствует номерам столбцов таблицы и будет обозначаться буквой n .

Акт развития третьего вида — интеграция и возникновение гистионов. Поскольку специализированные клетки самостоятельно существовать уже не могут, они объединяются с комплементарными партнерами для обмена результатами труда. Назовем такое объединение интеграцией. Формально оно обозначается стрелками или отрезками между кружками. Пример специализации и интеграции показан в нижней строке рис. 1 на примере развития организма с $m = 5$. В реальности это объединение может осуществляться путем метаболической кооперации, обмена услугами, а также с помощью других клеточных взаимодействий.

Процессы специализации и интеграции являются реализацией приобретенных в первом акте потенций и потому могут сопоставляться с идиоадаптацией. Возникающие в ее результате клеточные группы представляют собой элементарные единицы многоклеточности — гистионы. Очевидно, что число клеток в них совпадает с величиной n и может находиться экспериментально. Отметим, что увеличение числа специализированных клеток гистиона при постоянстве суммы приоритетных номеров в рамках каждой строки приводит к тому, что номеров на всех не хватает, и часть функций у вновь возникающих клеток оказывается с нулями.

Алгоритм развития

Последовательность осуществления описанных актов развития регламентируется тремя правилами:

1. Правило постепенности: функции в процесс деления вовлекаются по одной.
2. Правило повторяемости: последовательность специализаций функций повторяет последовательность их ароморфозов.
3. Правило чередования актов развития: ароморфоз по каждой последующей функции происходит только после осуществления всех идиоадаптаций, ставших возможными в результате предыдущего ароморфоза.

Этот алгоритм характерен для самого медленного и последовательного варианта развития реальных организмов (типа анаболии). Отметим, что можно формулировать и более быстрые алгоритмы развития с неполным перебором вариантов.

Постулаты, регламентирующие развитие гистионов и их структуру

Начнем с простейшего случая, когда все клетки нашего организма существуют в одинаковых условиях среды и к ним предъявляются одинаковые требования.

Сформулируем для этих условий наиболее полный и жесткий набор ограничений, модификация и смягчение которого сможет дать варианты гистионов, способных развиваться в различных условиях.

1. Исходными для развития являются элементарные одноклеточные моноэнергидные организмы.

2. В процессе развития качественный состав и целостность набора функций L остается неизменным.

3. Обеспеченность всех клеток организма полным набором функций L сохраняется, меняются лишь способы такой обеспеченности: путем автономного выполнения функций или интеграции клеток с комплементарными партнерами.

4. Общее число функций, выполняемых каждой клеткой, остается постоянным.

5. Все специализированные клетки обеспечивают по равному числу партнеров и тем самым вносят равный вклад в выживание гистиона.

6. Каждая клетка может специализироваться на выполнение только одной какой-либо функции.

7. Все режимы функций в специализированных клетках технологически совместимы и могут свободно комбинироваться.

8. Интеграция происходит только с обоюдной выгодой (мутуализм).

9. Клетки интегрируются без посредников по принципу «ты мне, я тебе».

10. Все клетки организма имеют общее происхождение, то есть являются потомками одного общего предка (в многоклеточном организме — зиготы).

Эти правила дают некоторое представление о том, какой характер могут иметь законы, регламентирующие развитие реальных организмов. Рассмотрим теперь, что дает проведенная формализация.

Результаты прогрессивного развития гистионов

Рост общей энергидности E гистиона — главный результат разделения труда

Энергидность организма складывается из энергидностей всех его клеток. В общем виде величина E зависит от числа специализированных клеток следующим образом:

$$E = n^2.$$

Как видно, с ростом числа клеток гистиона его энергидность растет сильно возрастающими темпами. Смысл этой энергидности состоит в том, что она показывает, насколько выросло общее число элементарных функций в РОС у гистиона по сравнению с моноэнергидным исходным организмом. Именно рост энергидности организма и есть тот выигрыш, ради которого осуществляется разделение труда и который составляет основу биотехнического прогресса.

Мера прогрессивного развития гистиона с параметрами m и n

Отсутствие такой меры, как важный пробел теории развития подчеркивал Н. В. Тимофеев-Ресовский (1984). Мы в качестве такой меры предлагаем общее число N актов развития, которое складывается из числа всех приоритетных номеров

функций в РДС и числа n функций, переведенных в РОС. В общем виде число N можно записать следующим образом:

$$N = \frac{(1+m)m}{2} + n, \text{ или } N = S + n,$$

где N — общее число актов развития гистиона,

m — число функций в РДС, или приоритетный номер самой древней функции,

n — число специализированных клеток гистиона (экспериментально определяемый параметр).

С помощью этого уравнения можно легко находить общее число N актов развития для любого по величине перечня функций. Это число указывается номером ячейки таблицы (рис. 1) и записывается в ее верхнем левом углу.

Периодическая таблица гистионов

Найденные параметры гистионов позволили обнаружить, что их развитие подчиняется **периодическому закону**, согласно которому **с монотонным возрастанием общего числа актов развития структура гистионов периодически повторяется**. Группируя гистионы в строки с одинаковым числом функций в РДС, а в столбцы — с одинаковым числом функций в РОС (или, что то же самое, с одинаковым числом специализированных клеток), мы получаем возможность представить множество возникающих вариантов гистионов в виде двухмерной **периодической** таблицы (рис. 1). Но если в принятом алгоритме модифицировать второе правило и принять инвертированный или другой порядок специализаций (в результате перераспределения между клетками приоритетных номеров), то это приводит к варьированию состава гистионов. Например, гистион, находящийся в ячейке № 3 периодической таблицы, сможет принимать состав АВ, АС и ВС. Такие гистионы с точностью до изоморфизма сохраняют исходную структуру и поэтому остаются в той же ячейке таблицы, которая становится трехмерной. В общем виде число H возможных изотопов для каждой ячейки таблицы можно записать следующим образом:

$$H = C_m^n,$$

то есть это число равно числу сочетаний из m по n , где m — номер строки и n — номер столбца. Число изотопов указано в правом нижнем углу ячеек.

Возникновение стволовости как неизбежный результат разделения труда

Важным новым результатом, следующим из таблицы, является объяснение причины разделения клеток гистионов на стволовые и специализированные. Убедимся в этом. Каждая строка таблицы начинается с неспециализированного одноклеточного гистиона, обладающего всеми приоритетными номерами и находящегося в нулевом столбце. Такие гистионы соответствуют неспециализированным предкам в филогенезе и зиготам в онтогенезе. Как уже отмечалось, начиная со стадии двухклеточности, доля клеток с приоритетными номерами прогрессивно убывает, а с нулями — возрастает. Последние клетки не обладают генеративными

потенциями и являются рабочими, тогда как клетки с ненулевыми функциями являются стволовыми.

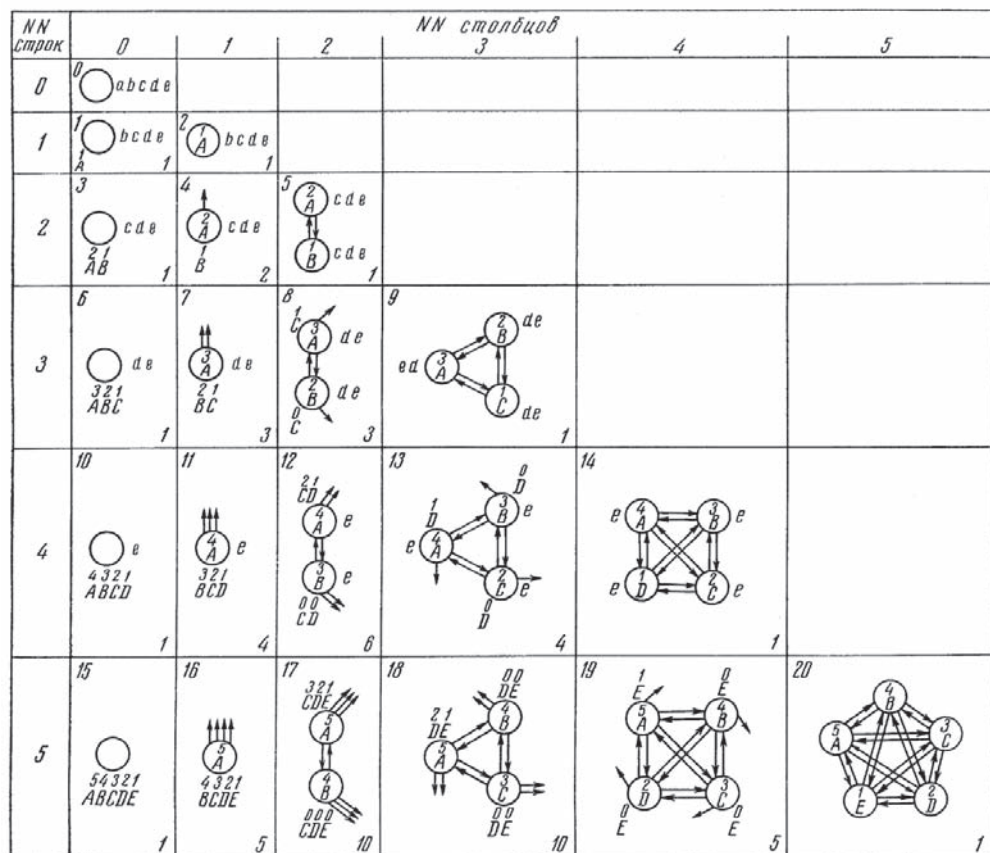


Рис. 1. Периодическая таблица гистионов с различными вариантами разделения функций между клетками

Общая оценка периодической таблицы гистионов и ее сопоставление с биологической реальностью

Построенная таблица хорошо отражает общие тенденции развития. Так, и для таблицы, и для реального развития организмов характерно наличие неспециализированных предков или стволовых клеток (соответствуют гистионам нулевого столбца), дающих полифилетическое начало всем главным стволам жизни. В рамках каждой строки гистионы рождаются, достигают расцвета и умирают. Это придает их развитию цикличность, а в рамках циклов — направленность, параллелизм и конечность с вымиранием специализированных членов. Изменения набора функций в РДС у гистиона в нулевом столбце можно сопоставить с архаллаксисами, изменения последовательности специализаций — с преадаптациями и неотениями. Кроме того,

благодаря трехмерности таблица отражает возможность таких траекторий развития, которые можно сопоставить с девиациями и ценогенезами. Таблица предусматривает также переходы от диахронии к синхронии, от неполночленных гистионов к полночленным, что также характерно для реальности. Наконец, в рамках каждой строки развитие гистионов характеризуются мозаичностью, поскольку их функции выполняются в различных режимах и, таким образом, характеризуются сочетанием прогрессивных и архаичных черт. При этом специализация клеток по древним функциям идет постепенно, тогда как по новым — скачками. Такие же свойства характерны для исторического развития и реальных особей, а также видов и более крупных таксонов.

Заключение

Итак, данная таблица вытекает из самой сути главного инварианта развития — процедуры разделения труда — и не связана с физиологией и генетикой. Нахождение меры развития и объяснение причин возникновения стволовости стало возможным лишь благодаря формальному подходу к описанию этой процедуры. Отсюда можно заключить, что измеряемость развития и стволовость должна быть присуща всякой системе, развивающейся на основе разделения труда. Расположение гистионов в таблице в общем случае не отражает генеалогию, а их соседство вовсе не говорит о родстве. Она указывает лишь пространство логических возможностей. При этом траектории развития и последовательность возникновения гистионов могут быть различными. Основные параметры таблицы (номера строк и столбцов) экспериментально определяемы, а остальные (приоритетные и порядковые номера) легко вычислимы и пригодны для количественного измерения прогрессивного развития. Это выгодно отличает таблицу гистионов от других вариантов периодических таблиц (о них см.: Попов, 2008). Параметры таблицы можно рекомендовать для построения естественных систем и реальных организмов, а также оценки степени их развития. В заключение отметим, что если смягчить жесткость принятых постулатов, то многообразие структур гистионов значительно возрастает и возникают уже нетабличные их варианты (Савостьянов, 2005). Ясно, что разнообразие возможных траекторий развития при этом также существенно увеличивается.

Подчеркнем, что гистионы — не пустая абстракция. Они представляют собой новый, до сих пор упускаемый из виду уровень биологической организации, лежащий между уровнями клеток и тканей. Как было нами недавно показано, они служат моделями пространственной организации дробления, а также являются элементарными морфофункциональными единицами тканей, которые следует рассматривать как полимеризованные гистионы (Савостьянов, 2005). Дальнейший анализ возникновения и развития гистионов, а также их полимеризации с формированием клеточных сетей открывает перспективу разработки номогенетической теории прогрессивного развития реальных организмов и нахождения параметров для его измерения.

Литература

Завадский К. М. К проблеме прогресса живых и технических систем // Теоретические вопросы прогрессивного развития живой природы и техники : мат-лы симпозиума / под ред. К. М. Завадского, Ю. С. Мелешенко. Л. : Наука, 1970. С. 5–28.

- Наточин Ю. В., Меньшуткин В. В. Проблемы эволюции функций в физиологии, экологии и технике // Журнал эволюционной физиологии и биохимии. 1993. № 4. С. 434–446.
- Попов И. Ю. Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 223 с.
- Савостьянов Г. А. Основы структурной гистологии. Пространственная организация эпителиев. СПб. : Наука, 2005. 375 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. Генетика, эволюция и теоретическая биология // Кибернетика живого: Биология и информация. М. : Наука, 1984. С. 18–24.
- Gibbs J. P. A Formal Restatement of Durkheim's "Division of Labor" Theory // Sociological Theory. 2003. Vol. 21. № 2. P. 103–127.

Towards the Theoretical Biology of Multicellularity Development

G. A. Savostyanov

Sechenov Institut of Evolutionary Physiology & Biochemistry RAS
St. Petersburg, Russia: gensav@iephb.ru

Multicellularity arises from the division of labour between cells which is a key invariant of the progressive development. The formalized description of the division is proposed here. We introduce the new elementary unit of multicellularity, histiones, resulting from such a division and corresponding to an independent level of organization unknown thus far. Based on the proposed theory, both composition and structure of the multitude of the histiones can be calculated. We demonstrate that the development of these units obeys the periodical law while their classification can be presented as a periodical table. The parameters of the table allow to estimate the degree of the progressive development. The results reported here provide the basis for the prognostic nomogenetical theory of evolution.

Keywords: multicellularity, elementary units of multicellularity, histiones, division of labour, invariant, progressive development, simulation, periodical law, nomogenesis.

Ч. ДАРВИН И СТАНОВЛЕНИЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

ЮБИЛЕИ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА И ЭВОЛЮЦИЯ ДАРВИНИЗМА (1909–2009)¹

Э. И. Колчинский

Санкт-Петербургский филиал Института истории
естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН
Санкт-Петербург, Россия: ekolchinsky@yandex.ru

Все дарвиновские юбилеи использовались для пропаганды самого дарвинизма, а порой продвижения разного рода политических и философских идеологий. Особое внимание уделено взаимоотношению теории эволюции, креационизма с рядом христианских конфессий, а также достижениям последних двух десятилетий в области молекулярной биологии, геномики, палеонтологии, филогенетики и антропологии. Дается краткая характеристика социально-культурного и когнитивного контекста проведения юбилейных мероприятий на Западе и в России.

Ключевые слова: Ч. Дарвин, социально-культурный контекст, эволюционные концепции, наука, креационизм, религия, идеология, политика.

Сегодня Чарльз Дарвин стал символом науки, оставаясь главным объектом ненависти ее противников. Но даже они не отрицают, что труды Дарвина занимают особое место в интеллектуальной истории человечества. Его произведения не просто сокрушили концепцию постоянства видов, а коренным образом изменили наши представления о мире, представив человека не только как часть биосферы, но и как результат длительной эволюции под воздействием естественного отбора. Каждый юбилей Дарвина становился поводом для подведения итогов развития эволюционной мысли и переосмысления мировоззренческого и общекультурного значения его трудов, отражая не только уровень знаний об эволюции, но социально-политическую и идеологическую обстановку в той или иной стране. На примере юбилейных торжеств в 1909, 1932, 1959, 1984 и 2009 г. я стараюсь показать, как социально-культурный контекст и положение в эволюционной биологии влияли на их проведение. В качестве отправной точки взято мероприятие по увековечению Дарвина сразу же после его смерти.

Увековечение Ч. Дарвина

Немногие научные теории распространялись так быстро, как теория естественного отбора, сразу же названная дарвинизмом². Уже в первое десятилетие книга

¹ Доклад является переработанным вариантом статьи «Юбилей Ч. Дарвина в социально-культурных и когнитивных контекстах» (Колчинский, 2009а).

² Так предложил называть эту теорию Т. Гексли в рецензии на книгу «Происхождение видов» в “Westminster Review” в 1860 г. С ним позднее согласился и соавтор гипотезы естественного отбора А. Уоллес, подчеркивая не столько ведущее значение трудов Дарвина,

«Происхождение видов» более 10 раз была издана в Англии и США, 15 раз в переводах в Германии, Голландии, Франции, Дании, Италии, России и Швеции, сопровождаемых часто обширными комментариями, дополнениями и критикой (The Reception... 2009, р. XXIX–XXXV). Дарвиновская теория мгновенно стала частью культуры образованных кругов, обитавшей вне рамок научных журналов и профессиональных сообществ. Формируя представление о дарвинизме из популярных изданий, художественной, философской, религиозной и политической литературы, музыкальных произведений и изобразительного искусства, люди эмоционально реагировали на сугубо научные идеи, об истинности или ложности которых они не могли судить.

К 1882 г. креационизм практически был вытеснен из биологии, но в других сферах науки многие не принимали эволюционизм, усматривая в нем угрозу морали, этике и самому обществу. В какой-то мере их опасения подтвердились. Некоторые ученые считали возможным использовать законы биологической эволюции для продвижения своих проектов усовершенствования общества. Среди них были создатели социал-дарвинизма Г. Спенсер и Э. Геккель, родоначальники евгеники и расовой гигиены Ф. Гальтон и А. Плоетц. По мере укрепления дарвинизма в биологии практически все политические силы стали использовать его для обоснования своих программ. Каждый в нем видел то, что надо было ему. Там, где Г. Спенсер усматривал борьбу за существование, П. А. Кропоткин видел кооперацию и взаимопомощь. Либералы А. Карнеги и Дж. Д. Рокфеллер в дарвинизме находили оправдание общества, построенного на экономической конкуренции, а К. Маркс уверял, что дарвинизм — естественно-историческая основа его воззрений. Э. Геккель и В. Бёльше хвалили дарвинизм за освобождение от религии, а А. Грей — за прославление мудрости Бога. Ряд ученых и религиозных мыслителей, отказавшись от концепции неизменности видов, пытались объединить идею эволюции с представлениями о Боге как ее первоначальной причине и цели. Многие считали, что Дарвин лишь доказал факт эволюции, но неверно описал ее законы, воспринимая его скорее Коперником, а не Ньютоном биологии.

Тем не менее никто не сомневался в огромном значении его теории эволюции для человечества. Вопреки первоначальным планам семьи Ч. Дарвина, собиравшейся похоронить его в Дауне, по инициативе Лондонского королевского общества, поддержанной премьер-министром Великобритании В. Гладстоном и Палатой общин, было принято решение о погребении Дарвина с королевскими почестями в Вестминстерском аббатстве рядом с могилами самых выдающихся ученых Англии. На похоронах присутствовали представители университетов и научных обществ, общественные деятели, дипломатические представители разных стран, в том числе России, Франции, Италии, Германии и Испании. Как справедливо отметила Дж. Браун (Browne, 2008), само погребение Ч. Дарвина 26 апреля 1882 г. в Вестминстерском аббатстве стало знаком того, что наука не только не является угрозой для моральных ценностей общества, но, напротив, чрезвычайно важна для его стабильности.

сколько расхождения между ними. Свои взгляды Уоллес предпочитал называть уоллесизмом (wallaceism). Еще раньше термины “Darwinism”, “Darwinian”, “Darwinize” использовались для «жизнеописательной» поэзии Эразма Дарвина (дедушки Чарльза) и его натурфилософских спекуляций. Далее под дарвинизмом понимается центральный пункт всех построений Ч. Дарвина — концепция естественного отбора как главной причины эволюции.

В 1886 г. в Британском музее естественной истории была установлена скульптура Ч. Дарвина. С 1890 г. Лондонское королевское общество каждые два года присуждало медаль Ч. Дарвина за выдающийся вклад в развитие разных областей естественной истории. Это — одна из наиболее престижных наград в естествознании.

Кризис дарвинизма и празднование юбилея Ч. Дарвина и его теории в 1909 г.

100-летие со дня рождения Ч. Дарвина и 50-летие выхода в свет «Происхождения видов» пришлось на время критики дарвинизма. Тем не менее во многих странах состоялись юбилейные мероприятия. Они стартовали 1 июля 1908 г. в Линнеевском королевском обществе, учредившем медаль Дарвина—Уоллеса в честь памятного заседания 17 июня 1858 г. Единственную золотую медаль получил сам А. Уоллес. Остальные награды разделили ученые Англии (Дж. Гукер, Фр. Гальтон, Р. Ланкастер) и Германии (Э. Геккель, А. Вейсман, Э. Страсбургер). Тогда же был апробирован набор юбилейных мероприятий: приветствия гостей, доклады об эволюции, грандиозная выставка в Музее естественной истории, банкет в честь лауреатов и иностранных гостей и т. д.

В США специальный комитет, в который входили Г. Бемпес, Ч. Девенпорт, Т. Морган, Г. Осборн и др., 12 февраля 1909 г. организовал торжественное заседание в Американском музее естественной истории в Нью-Йорке. Юбилей был отмечен грандиозной выставкой в музее и публикациями американских ученых. Российские ученые (И. И. Мечников, К. А. Тимирязев, М. А. Мензбир, И. П. Павлов и др.) выпустили книгу «Памяти Ч. Дарвина» (1910) и два собрания сочинения Ч. Дарвина, включая роскошное восьмитомное «Иллюстрированное собрание сочинений Ч. Дарвина» (1907–1909).

Торжества в Кембридже (22–24 июня 1909 г.) вошли в историю науки (Richmond, 2006, p. 447; Wyhe, 2009, p. 58–59). Никогда раньше юбилеи ученых не отмечали как событие мирового значения. В Кембридж приехали более 400 выдающихся естествоиспытателей и сановников из 167 стран. На банкете в Фитцвиллиамском музее присутствовало 1500 человек. С приветствиями выступили: от Германии — О. Гертвиг, от Франции и России — И. И. Мечников, от США — Г. Ф. Осборн, от Великобритании — Э. Р. Ланкастер. Все говорили об огромном воздействии трудов Дарвина на их отрасли биологии, а Ланкастер — о совместимости теории Дарвина с генетикой. Далее шли выставки, приемы, банкеты, осмотр собранных Дарвином коллекций, его библиотеки, комнаты Дарвина в Крайстс-колледже и т. д. В юбилейном сборнике «Дарвин и современная наука» (Darwin and modern... 1909) 28 ученых Англии, США и Германии обсуждали влияние идей Дарвина на разные отрасли науки. Ученые собирались не только для того, чтобы воздать должное



Обложка книги
«Памяти Дарвина» (М., 1910)

одному из своих «героев», но и чтобы оценить прочность его конструкции в критической ситуации. Среди активных участников юбилейных мероприятий был Т. Морган — будущий автор хромосомной теории наследственности.

Важно подчеркнуть уважительный характер всех участников юбилейных мероприятий, независимо от их эволюционных взглядов, и к самому Дарвину, и к его трудам. Разногласия не мешали сотрудничеству и не заставляли искать в оппонентах виновников социально-экономических и политических катаклизмов. Торжества отражали уважение к науке и общества, и правительств в довоенной Европе.

Дарвиновский юбилей в СССР и нацистской Германии

Иначе проходили юбилейные торжества после Первой мировой войны, революций в России, Германии, Австро-Венгрии и всемирного экономического кризиса, потрясших устои европейской цивилизации. Многие были склонны винить в этом дарвинизм. Агрессивная общественная среда неизбежно влияла на мировоззренческие и морально-ценностные основы научного сообщества (Наука., 2003). Сугубо научные дискуссии между ламаркистами и дарвинистами приняли политический характер. Неоламаркизм в Веймарской республике, как и в СССР, считали политически левым, и соответственно — еврейским учением, в то время как его противников причисляли к правому политическому лагерю. В ряде штатов США были приняты законы, запрещающие преподавать дарвинизм в школе и вызвавшие в 1925 г. знаменитый «обезьяний процесс». С другой стороны, именно в США были приняты первые евгенические законы, которые по замыслу их инициаторов были призваны избавить человечество от наследственно больных и асоциальных элементов и тем самым реализовать основополагающий принцип демократии — равенство всех людей (Osborn, 1923). К дарвинизму апеллировали сторонники расовой гигиены в Германии (Э. Баур, О. Фишер и Ф. Ленц) (Fangerau, 2001), а в СССР в нем видели естественно-научную основу марксизма, призванную обеспечить ускоренную модернизацию сельского хозяйства. Фактически все политические течения, включая либерализм, коммунизм и национал-социализм, пытались в те годы найти в дарвинизме оправдание своих идеологий (Колчинский, 2007). Особенно ярко эти тенденции проявились в юбилейных торжествах в СССР в 1932 г. и в Третьем рейхе в 1934 г.

В СССР 50-летие со дня смерти автора теории естественного отбора превратилось в политическую кампанию, призванную показать, что пролетариат — единственный наследник материалистического дарвинизма (Kolchinsky, 2009). Сотни лекций на эту тему были прочитаны на заводах. Для докладчиков были сформулированы лозунги и тезисы выступлений, например «дарвинизм против „ученых“ поповских мракобесов» или «социал-фашиствующие герои обезьяньих процессов». В Московском и Ленинградском университетах, во многих музеях и дворцах культуры были развернуты грандиозные выставки. Прошла серия объединенных заседаний АН СССР, ВАСХНИЛ, Коммунистической академии, Общества биологов-марксистов, Союза воинствующих безбожников.

Тон юбилейных мероприятий задавали статьи в главных партийных газетах — «Известиях» (18 апреля) и «Правде» (19 апреля). Они заявляли, что советская наука находится на подъеме, а зарубежная — переживает глубокий кризис. В. С. Брандгендлер и П. Валескалн в «Известиях» оценивали состояние дарвинизма за рубежом так: «Современные „ученые“, поповские мракобесы, герои „обезьяньих процессов“,



Статьи в газетах «Известия» (18 апреля 1932 г.) и «Правда» (19 апреля 1932 г.)

Пролетарии всех стран соединяйтесь! 10

ВООРУЖИВШИСЬ МЕТОДОМ ДИАЛЕКТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛИЗМА, ПОСТАВИМ ЭВОЛЮЦИОННУЮ НАУКУ НА СЛУЖБУ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОМУ ЖИВОТНОВОДСТВУ И РАСТЕНИЕВОДСТВУ, НА ВЫПОЛНЕНИЕ ИСТОРИЧЕСКИХ РЕШЕНИЙ XVII ПАРТИЙНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ.

Р.С.Ф.С.Р.—Н.К.П.

Ленинградский Государственный Университет
О-во Биологов Марксистов при ЛОКА
В помещении Ленинградского Государственного Университета

ОТКРЫТА В Ы С Т А В К А ПО 20 МАЯ 1932 г.

НА ТЕМУ

ДАРВИНИЗМ НА СЛУЖБЕ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОГО СТРОИТЕЛЬСТВА

РАЗДЕЛЫ ВЫСТАВКИ. I. Социально-экономические и идейные предпосылки дарвинизма. II. Личность и творчество Чарльза ДАРВИНА. III. Учение ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА: а) искусственный отбор, как основное звено в доказательство эволюции; б) естественный отбор и борьба за существование; в) косвенные доказательства эволюции; г) эволюционное дерево животного царства; д) эволюция растительного царства; е) происхождение человека. VI. Научные основы выведения новых форм: а) изменчивость, наследственность, и их законы; б) применение законов эволюции в практике селекционной работы V. Социалистическое строительство и задачи выведения новых пород животных и новых сортов растений.

ЭКСПОНАТЫ: ЧУЖЕЛА ЖИВОТНЫХ, ПРЕПАРАТЫ В СПИРТУ, КОЛЛЕКЦИИ, ГЕРБАРИИ, РАСТЕНИЯ, ПЛАКАТЫ, ДИАГРАММЫ И ПРОЧ.

Обширная ВЫСТАВКА литературы по вопросам дарвинизма.

На ВЫСТАВКУ могут быть организованы экскурсии через ОПТЗ и непосредственно через Сектор Научно-Технической Пропаганды ЛГУ.

ТЕМЫ ЭКСКУРСИЙ: а) Учение ДАРВИНА в свете Марксизма; б) Значение ДАРВИНИЗМА для социализма; в) Анти-религиозное значение ДАРВИНИЗМА; г) Социально-Экономические предпосылки ДАРВИНИЗМА; д) Борьба на два фронта в эволюционном учении; е) Антидарвинизм, как выражение кризиса буржуазной науки эпохи империализма.

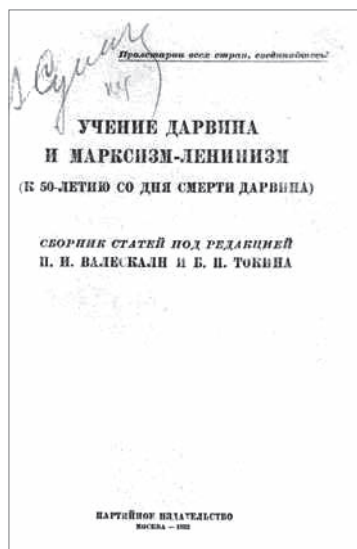
ВЫСТАВКА ОТКРЫТА ЕЖЕДНЕВНО от 11 час. до 21 часа. вход свободный.

Адрес: В. О. Лен. Госуд. Университет, вход с Менделеевской линии (тр. № 4, 5, 8, 12, 23, 29, 35)
СЕКТОР НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ПРОПАГАНДЫ ЛГУ, телеф. 14-15.

Ленгорт № 42451 Полиграф. Лаб. ЛГУ В. О. Университет, наб. 7/9 Зак. № 263 изд. ЛГУ тир. 1000.

Объявление о Дарвиновской выставке в ЛГУ в 1932 г.

социал-фашисты, пытающиеся найти в дарвиновском учении биологическое „оправдание“ капитализму, организации погромов, расстрелов пролетариев, линчеванию — все эти сторожевые псы капитализма имеют единственную „теоретическую“ задачу — спасение идущего ко дну капитализма». Д. Заславский увидел в «обезьяньих процессах» общее отношение к дарвинизму в США. Особая роль в подготовке и проведении юбилея была отведена будущему идеологу лысенкоизма — И. И. Презенту, который выступал с докладами об отношении дарвинизма и диалектического материализма, консультировал докладчиков и лекторов, организовывал выставки. В его брошюре содержатся первые формулировки «советского творческого дарвинизма» (Презент, 1932). Трудом И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко по гибридизации и яровизации Презент уже тогда придавал решающее значение.



Титул сборника
юбилейных статей (1932)

В потоке этих публикаций терялись статьи крупных биологов (В. Л. Комарова, Н. А. Максимова, А. Н. Северцова, Н. Г. Холодного и др.), написанные в академическом тоне и отражающие уважение по отношению к мировой науке. Среди подобных статей особое место принадлежит статье Н. И. Бухарина (1932), защищавшего генетику и дарвинизм, который он впервые характеризовал как «*синтетическую теорию эволюции*» (там же, с. 47, выделено Бухариным). Этому понятию предстояло стать основным в юбилеях дарвинизма в 1959 и 1984 г.

В Германии в условиях восхваления арийской науки главной фигурой для празднования 75-летия выхода в свет «Происхождения видов» был выбран не Ч. Дарвин, а Э. Геккель. В 1934 г. торжественно отмечали его столетний юбилей, прославляя его как пророка национал-социализма (Gasman, 1998; Hossfeld, 2010). В 1942 г. в Йене члены Лиги сторонников монизма организовали Общество Эрнста Геккеля, возглавляемого дарвинистом В. Францем. Акция получила поддержку со стороны гауляйтера Тюрингии Ф. Заукеля и одного из главных идеологов национал-социализма А. Розенберга. Последний, ссылаясь на фюрера, утверждал, что подлинно научное мировоззрение можно сформировать только на основе национал-социалистических достижений и идеи отбора (Колчинский, 2007).

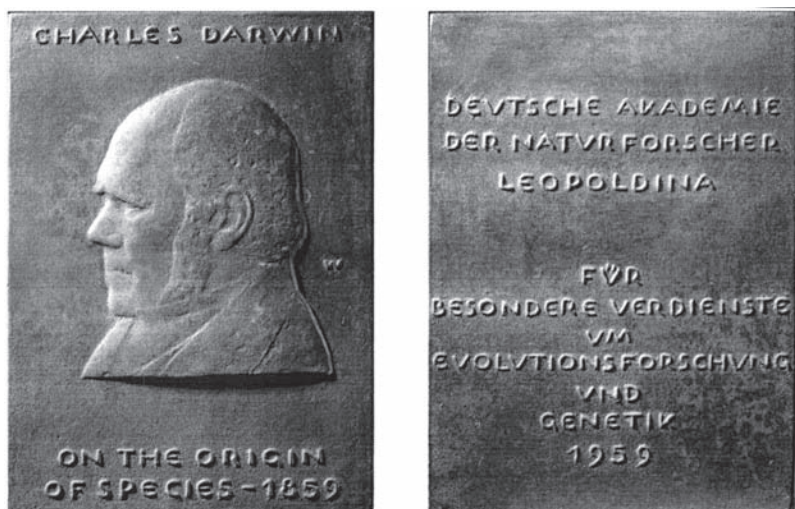
Триумф СТЭ и столетний юбилей Дарвинизма

Следующий юбилей Дарвина и его труда отмечался в 1959 г. К этому времени произошли коренные изменения в самой эволюционной теории и социально-политическом контексте ее развития. Крах национал-социалистической Германии, казалось, навсегда покончил и с социал-дарвинизмом, и с евгеникой. В прошлом остался и кризис дарвинизма, занявшего доминирующее положение в биологии в виде синтетической теории эволюции (СТЭ), которая формировалась одновременно и сходным образом при нацизме, коммунизме и либерализме и стала продуктом творческих усилий представителей разных специальностей из разных

стран. Тем не менее в реалиях послевоенного мира архитекторы СТЭ англо-американского языкового пространства могли наиболее открыто демонстрировать обществу свои успехи. Именно им досталась большая часть медалей Дарвина–Уоллеса. В списке награжденных чувствуется политико-идеологические и концептуальные предпочтения. Среди них не было Ф. Г. Добржанского, Н. В. Тимофеева-Ресовского, С. С. Четверикова, И. И. Шмальгаузена, Г. Геберера и др., зато медаль была вручена Е. Н. Павловскому — руководителю советской делегации на XV Международном зоологическом конгрессе в Лондоне (16–23 июля 1958 г.). Начало работы конгресса было приурочено к столетию со дня публикации статей Ч. Дарвина и А. Уоллеса. Это обеспечило участие в нем сторонников разных взглядов, но делегаты из стран Восточной Европы, включая СССР, как правило, были далеки от эволюционной теории.

Центральными событиями этого юбилея стали также симпозиумы в Колд-Спринг-Харборе «Генетика и дарвинизм XX века», где ключевую роль играли Ф. Добржанский и Э. Майр, и грандиозная встреча в Чикаго 23–28 ноября 1959 г., затмившая все аналогичные мероприятия подобного рода (Smocovitis, 1999). Ее почетным президентом был Дж. Хаксли, но реально руководил антрополог С. Такс, которому удалось собрать более 2500 ученых со всего мира. Среди докладчиков были главные теоретики биологии того времени из США (36) и Англии (7). По одному докладу сделали ученые из Бельгии, Германии, Франции, Швейцарии Кении, Австралии, СССР (Г. Ф. Гаузе). Конференция имела огромный общественный резонанс. Был снят документальный фильм, организованы телевизионные передачи, опубликованы три фундаментальных тома «Эволюция после Дарвина» (1960), где очерчивалась программа развития СТЭ на ближайшее десятилетие.

Конференция в целом отражала состояние эволюционной биологии в середине XX в., но в ней не участвовали главные оппоненты СТЭ. Об окончательном



Памятная плакетка, посвященная 100-летию со дня выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождения видов» (1959)

утверждении дарвинизма говорить было рано. Во Франции значительная часть крупных эволюционистов (А. Вандель, А. Львов и др.) оставалась верна неоламаркизму, а в 1947 г. П. П. Грассе собрал в Париже конгресс «Палеонтология и трансформация» в поддержку взглядов Ж. Б. Ламарка. В сложной ситуации находились сторонники СТЭ в ФРГ и ГДР. Деятельность части протагонистов СТЭ в Третьем рейхе обусловила их изоляцию от международного научного сообщества. В самом биологическом сообществе ФРГ до конца 1960-х гг. доминировали авторы недарвиновских концепций: А. Ремане, А. Тролль, О. Шиндевольф. Усилия Г. Геберера, Б. Ренша, В. Циммермана, Ф. Шваница были направлены на преодоление международной изоляции. Они подготовили второе издание «Эволюции организмов» (1959) и два сборника, оставшихся практически незамеченными в мировой литературе. На годовичное заседание Немецкой академии естествоиспытателей «Леопольдина» в Халле в мае 1959 г., где вручали специально учрежденные по этому поводу бронзовые плакетки Ч. Дарвина, не приехал ни один зарубежный лауреат (Kaasch и. а., 2006). На состоявшейся там конференции по эволюционной теории было много докладов сторонников ортогенеза и неокатастрофизма.

Далеко было до окончательного утверждения СТЭ в СССР. Хотя господство Т. Д. Лысенко было поколеблено, буквально накануне юбилея 1959 г. для сторонников СТЭ и генетиков хрущевская «оттепель» закончилась. За исключением



Телевизионная дискуссия о Дарвине во время юбилейной конференции в Чикаго в 1959 г. Слева направо сидят: С. Тах, Ч. Дарвин, Дж. Хаксли, А. Стивенсон, И. Купсинет и Х. Шэпли (Evolution after Darwin, 1960)

Г. Ф. Гаузе, никто из них не участвовал в зарубежных юбилейных мероприятиях 1959 г., а присужденные «Леопольдиной» награды вручали в Москве. Т. Д. Лысенко и его подручные старались представить свои построения как развитие учения Дарвина и связать идеи Ж. Б. Ламарка с «передовой советской агробиологией». Самому Дарвину доставалось за «механизмизм», «абсолютизацию случайности и постепенно-сти в эволюции», «непонимание закономерного характера эволюции и принципа единства организма и среды», «мальтузианские очки», «внутривидовую борьбу и конкуренцию» и т. д. Эти обвинения в адрес Дарвина, восхваления трудов Ламарка и Лысенко звучали на Всесоюзной конференции в ноябре 1959 г. в Доме ученых в Москве, на торжественном заседании в МГУ, где с докладами выступили президент АН СССР и директор Зоологического института Е. Н. Павловский. Тем не менее заседания и конференции, состоявшиеся в Ленинграде, а также публикации в «Бюллетене Московского общества испытателей природы», «Журнале общей биологии» и др., авторами которых были И. И. Шмальгаузен, В. Н. Сукачев, М. М. Камшилов, Б. С. Матвеев, Т. А. Работнов, Л. Я. Бляхер, В. И. Полянский, показали, что ведущие биологи стоят на позициях СТЭ. Как сторонники Т. Д. Лысенко, так и его противники стремились использовать юбилей Дарвина для укрепления своих позиций.

Научный креационизм: СТЭ «под обстрелом» в 1984 г.

Юбилей 1959 г. сыграл важную роль в продвижении дарвинизма на Западе. Преподавание эволюционной теории стало частью обязательного образования в развитых странах, включая США. Казалось, прекратилось противостояние дарвинизма и христианства. Высшие католические иерархии высказывались за размышления и дискуссии по поводу эволюции. С ними солидаризировалась часть православных богословов. Иную позицию заняли баптисты. В 1961 г. вышла книга теолога Дж. Вайкомба и инженера-гидравлика Г. М. Мориса «Библейский поток», ознаменовавшая рождение «научного креационизма». В США были созданы Общество и Институт креационных исследований, выпускавшие ежегодно десятки брошюр, книг и журналов, красочно оформленных и продаваемых по низким ценам. В них доказывалось, что современное естествознание якобы подтвердило библейские сказания о сотворении Вселенной и человека несколько тысяч лет назад. Цель фундаменталистов состояла в том, чтобы придать креационизму статус нормальной научной теории.

В следующем юбилейном 1984 г. все чаще встречались утверждения, что новейшие открытия в молекулярной биологии, цитологии, кариосистематике, палеонтологии не вписываются в рамки СТЭ. Общим тезисом многих работ по эволюции

СОДЕРЖАНИЕ ТОМА LXIV (4), 1969	
Полянский В. И. О целостности вида и ее эволюции	5
Шмальгаузен И. И. Вспрос о микрофауне и палеонтологической проблеме происхождения животных сообществ	45
Сукачев В. Н. Новые данные по историкоэволюционному изучению взаимоотношений растений	36
Работнов Т. А. Записки работы Ч. Дарвина для изучения естественного развития растений на дубах	41
Стратанович Н. Д. Чарльз Дарвин и Московское общество испытателей природы	52
Беляев Р. И. Теоретические положения дарвинизма в трактате И. И. Мещерякова	51
Робакский П. Ф. Изучение процесса искусственного отбора при естественной и лабораторной селекционной деятельности организмов	75
Григорьев В. А. Опыты-наблюдения (Equisetum arvense L.) и другие современные данные доказательств (часть I)	96
Зелинский А. Л. и Гейнрих А. К. Вспрос о влиянии плотности населения на смертность и развитие ее компонентов у циклопов (Cyclopidae)	125
Мордуханович В. Ф. Д. Некоторые данные о темпах видообразования у водных фауны	141
CONTENTS OF VOLUME LXIV (4), 1969	
Polansky V. I. On the integrity of species and its evolution	5
Schmalganssen I. I. Concerning monophyly and polyphyly in relation to the problem of the origin of land vertebrates	45
Sukachev V. N. New data on the experimental investigation of plant interrelations	36
Работнов Т. А. The significance of Darwin's works for the study of seed reproduction of meadow plants	41
Stratanovich N. D. Charles Darwin and The Moscow Society of Naturalists	52
Belyaev R. I. The theoretical principles of Darwinism in the interpretation of I. I. Metchnikov	51
Робакский П. Ф. A study of the process of artificial selection under conditions of natural and experimentally induced by a very reduction variability	75
Григорьев В. А. On the selection of the larch (Equisetum arvense L.) and of other present day wild herms (part I)	96
Зелинский А. Л. and Гейнрих А. К. On the effect of the density of population upon the mortality rate and development of the components of Cyclopidae, Cyclopidae	125
Мордуханович В. Ф. D. Some data on the rate of species formation in marine fauna	141
Редактор Н. И. Фоменко Тех. редактор Г. И. Георгиева Сдано в набор 28/IV 1969 г. Подготовлено печать 10/XII 1969 г. Д. 120177. Изд. № 1216 Формат 20x30/16. Печ. л. 90. Тираж 2000. Цена 922. Цена 12 руб. Типография Издательства МГУ. Москва, Мясная 9	

Оглавление юбилейного номера «Журнала общей биологии»

онной теории стали призывы к новому синтезу. Вопросы эволюции вновь вышли на страницы популярных изданий и широко обсуждались в образованных кругах. К этому времени книги «научных» креационистов, в которых перепечатавали одни и те же картинки, цитаты, примеры и фразы, надоели публике (Numbers, 2006). В 1984 г. появился более рафинированный вариант креационизма — концепция «разумного замысла». Ее истоком стала книга «Тайна происхождения жизни», написанная учеными-протестантами: химиком К. Тэкстоном, инженером В. Брэдли и геохимиком Р. Олсеном (Thaxton et al., 1984). Все это вызывало противодействие со стороны научного сообщества США. Национальная академия наук США оценила попытки внедрить креационизм в школьные и университетские программы как угрозу не только науке, но и обществу (Science... 1984).

В СССР в те годы стали популярными номогенез и неокатастрофизм. Обращение к не-дарвиновским концепциям эволюции казалось формами безопасного интеллектуального диссидентства. Жаркая дискуссия между сторонниками СТЭ и ее критиками состоялась в сентябре 1984 г. в Тарту на Всесоюзной конференции по методологическим проблемам эволюционной теории. Представителей старшего поколения, вынесших на своих плечах десятилетия борьбы с лысенкоизмом, тревожило, что в речах некоторых молодых приверженцев номогенеза звучали те же обвинения в адрес СТЭ, которые они слышали из уст Т. Д. Лысенко и его подручных. Тем не менее и Всесоюзная конференция в феврале 1984 г. в Москве, посвященная И. И. Шмальгаузену, и конференция «Дарвинизм: история и современность» в ноябре 1984 г. в Ленинграде показали, что большинство отечественных биологов-эволюционистов оставалось приверженцами СТЭ.



Сборник материалов юбилейной конференции «Дарвинизм: история и современность» (Ленинград, 1984 г.)

Современный эволюционный синтез и неокреационизм

В последнее десятилетие ситуация изменилась коренным образом, в связи с интенсивным созданием нового эволюционного синтеза, связанного с объединением молекулярной генетики, геномики и биоинформатики с биологией развития, палеонтологией, антропологией и теорией естественного отбора. Как и ранее, синтез идет в трудах огромного невидимого колледжа ученых разных стран и разных дисциплин, представляя собой очередной этап развития дарвинизма. Контуры современного синтеза очерчены в ряде публикаций (Татаринов, 2007; Современные... 2008; Колчинский, 2009б; Малахов, 2009; Чарльз Дарвин... 2009; Lynch, 2007; Barton, 2007; Coyne, 2009; Evolution, 2009; Evolution: Molecular Landscape, 2009; Experimental... 2009 и др.).

Расшифровка геномов многих видов позволяет проверять, уточнять и перестраивать филогенетические отношения. Не менее важными оказались такие молекулярные методы, как электрофорез белков (аллозимы), мтДНК и секвенирование белков в цепях эволюционной таксономии. Стали доступны анализу геномы некоторых ископаемых видов, включая ближайшего родственника современного *H. sapiens* — неандертальца. Возросла точность датировок ископаемых остатков и точек расхождения филогенетических линий. На базе анализа митохондриальной ДНК и ДНК Y-хромосомы определены время и место появления современного человека в Восточной Африке (195–165 тыс. лет тому назад) и начало его экспансии с Ближнего Востока (70–80 тыс. лет тому назад). Молекулярные данные хорошо совпадают с антропологическими. Число ископаемых видов гоминин перевалило за двадцать, относимых к пяти родам. Причем очевидно, что многие из видов вымерли в результате жесткой конкуренции.

Сравнительная геномика доказала, что все современные организмы происходят из небольшого числа анцестральных форм, а возможно — от одного протоорганизма. Установлено, что жизнь на Земле возникла 3,8 млрд лет тому назад и более 2 млрд лет существуют эукариоты. Палеонтологические находки по всему миру исчисляются сотнями, заполняя с огромной скоростью пробелы в палеонтологической летописи. Подробно изучены пути тетраподизации, маммализации, орнитизации, доказано асинхронное формирование компонентов ароморфной организации, что обеспечивало временный выигрыш в борьбе близкородственных форм.

Рухнул один из главных аргументов против теории Ч. Дарвина — якобы внезапное появление основных типов животных на границе фанерозоя и отсутствие переходных форм между ними. Открытие вендской фауны и тщательное изучение раннего кембрия выявили предков основных типов беспозвоночных животных. Идет настоящая революция в филогении многоклеточных животных.

Опровергнута идея о магистральной линии прогрессивной эволюции как следствии совершенствования адаптаций. В пределах крупных групп организмов невозможно выявить тенденцию к повышению уровня организации. С точки зрения геномики и биоинформации человек не может считаться ни венцом творения, ни вершиной филогенетического дерева, а лишь одной из ветвей в эволюции млекопитающих. Не ясны отношения размеров генома и адаптированности вида у многоклеточных. Повышение сложности и размера генома у многоклеточных, связанное с увеличением избыточной ДНК, скорее, является следствием неэффективности отбора.

Неверно в пределах прокариот строить филогенетические схемы в виде деревьев, учитывая огромные отличия геномов у клонов даже одного вида. Для описания эволюции прокариот лучше подходит сеть или лес с переплетенными ветвями, а филогенетические деревья используют для графического изображения отдельных генов и родственных групп организмов. Тем самым опровергнуты ортогенетические концепции эволюции.

Материалом для отбора могут служить случайные наследственные вариации — не только точечные мутации, но и крупные перестройки генома, частичные или полные дупликации, потери генов, инвазии мобильных генов, горизонтальные переносы генов и геномов и т. д. Механизмом формирования генома служит нормализующий отбор последовательностей полинуклеотидов, предшествующий дарвиновскому классическому отбору по фенотипу. Он отменяет вредные и сохраняет нейтральные мутации, способные стать основой формирования крупных инноваций,

подобно гену FOXP2, ответственному за вербальные способности. Оказалось, что на основе сходного набора генов в ходе эволюции возникало удивительное разнообразие форм и функций, и это подтвердило положение о решающей эволюционной роли малых мутаций в регуляторных областях генов. Модифицируя уровень транскрипции генов, время и место их включения и выключения, такие мутации, опосредованные естественным отбором, суммируются в поколениях и постепенно приводят к инновациям, лежащим в основе различий крупных таксонов. Из общих белков шимпанзе и человека 80 %, по меньшей мере, отличаются хотя бы одной аминокислотой, что обусловлено отличиями в последовательности нуклеотидов у 20 000 генов из 25 000, установленных у человека. У человека есть еще 1400 генов, которых нет у шимпанзе. Тем самым подтверждена важная роль отбора мелких генетических изменений в процессах видообразования. Существуют различия и по числу копий одного и того же гена, времени и месту их экспрессии в онтогенезе. В результате были установлены гены, связанные с иммунитетом, формированием гамет и нервов, чувственным восприятием, передачей информации и т. д.

К настоящему времени биологами оставлены все «новейшие» недарвиновские концепции эволюции. К примеру, С. Гоулд с начала 1990-х гг. не любил вспоминать о «кавалерийских атаках» своей молодости на СТЭ и считал, что развязанная им с Н. Элдриджем (Gould, Eldredge, 1977) полемика больше способствовала оживлению неокреационистских умонастроений, чем прогрессу знаний в области эволюции (Moore, Decker, 2009, р. 145–148). Гоулд, обеспокоенный использованием его трудов креационистами, не раз старался доказать, что его взгляды не имеют ничего общего с критикой эволюционизма вообще и СТЭ в частности. В своем последнем фундаментальном труде «Структура эволюционной теории» он подчеркивал, что концепция прерывистого равновесия не предлагает новую концепцию о механизмах или формах видообразования и макроэволюции (Gould, 2002), а, используя модель аллопатрического видообразования Э. Майра, лишь разъясняет ее действие в масштабах геологического времени при участии видового отбора. Его критика была направлена против абсолютизации градуализма и селекционизма Э. Вильсоном, Д. Деннетом, Р. Доукинсом, Р. Фишером и другими, чреватой возвратом к социалдарвинизму (Gould, 2006).

Сегодня дискуссии по реальным проблемам эволюции исчезли со страниц научно-популярных периодических изданий на Западе и ведутся на языке, понятном и интересном лишь для специалистов. Сторонников недарвиновских концепций практически не осталось среди биологов, палеонтологов и геологов. Спор идет главным образом о границах применимости теории отбора и механизмов его взаимодействия с другими факторами эволюции, представления о которых существенно переосмысливаются. Одним из мотивов более строгого отношения к вновь выдвигаемым концепциям стала активность фундаменталистов. Под влиянием достижений эволюционной биологии папа Иоанн-Павел II 23 октября 1996 г. в послании «Истина не может противоречить истине» признал, что в свете новых знаний теория эволюции перестала быть просто одной из гипотез, и стимулировал тем самым поиск приемлемых для католической церкви интерпретаций эволюции (Калашников, 2009).

Только в России сегодня выходят труды биологов «Эволюция не по Дарвину», «Ортогенез против дарвинизма», «Науки о развитии жизни» и другие, где под видом критики «устаревшего» дарвинизма, гальванизируют лысенкоистские представления об изначальной целесообразности живого, прямом формообразующем влиянии

среды, эволюции без отбора, скачкообразном появлении новых видов и т. д. В них, как отметил А. В. Куприянов, в десятый раз пережевываются мнимые проблемы вымышленного уродливого «дарвинизма» — следствие интеллектуальной изоляции и провинциализма (Куприянов, 2009). К удивлению всего образованного мира, для которого имя Лысенко стало символом псевдонауки, а Н.И. Вавилова — верности науке, в России многотысячными тиражами издаются и переиздаются книги, восхваляющие Т. Д. Лысенко и не только глумящиеся над его жертвами, но и повторяющие клевету на одну из главных наук XX в. — генетику. Вот название некоторых из них: «Продажная девка генетика. Познание мира или кормушка?», «Генетическая бомба. Тайные сценарии наукоемкого биотерроризма». Эти сочинения обсуждаются не только в средствах массовой информации, но даже в академических журналах.

Все это закономерно для общества, где полубразованные круги не желают утруждать себя чтением специальной литературы, но охотно принимают на веру измышления авторов «новейших» теорий эволюции, известность которых ограничена пределами Садового кольца и прилегающих к нему окрестностей. Подобная ситуация выдается за свободу слова, а отечественная околonaучная, а теперь нередко и научная литература превращается в некий Гайд-парк. Но в отличие от последнего, здесь не только можно нести, что угодно, но и найти поддержку со стороны неких властных структур, рекомендующих «подобные труды» в качестве учебной литературы для вузов. Уже не маргинал, а член-корреспондент РАН, директор Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН в научном ВАКовском журнале печатает статью «Человек и биологическое разнообразие: православный взгляд на проблему взаимоотношений» (Жиров, 2008). В ней декан геоэкологического факультета Мурманского государственного технического университета предлагает отказаться от интеллигентного язычества, отягощенного знанием современной биологии (систематики, экологии, генетики, эволюционной теории и т. д.) и, создавая православную биологию (мало нам было пролетарской, диалектической, советской и т. п. биологий), строить природоохранную деятельность на базе высказываний ветхозаветных пророков о «способности людей высокой духовности к онтологическому творчеству в отношении живых тварей». По его мнению, надо создавать экосистемы, где не будет отвратительных гадов, а волк будет пастись с ягненком, корова — с медведицей, барс лежать вместе с козленком и т. д. (там же, с. 629), так как хищничество и паразитизм есть результат грехопадения, а растения, возникшие на третий день Творения, интимно связаны с человечеством и безгрешны. По сравнению с подобными взглядами представления Т. Д. Лысенко — «свет разума в царстве тьмы». Он, по крайней мере, хоть оперировал научными ресурсами XVIII в. К удивлению всех, помнящих уроки лысенкиизма, академическое сообщество безмолвствует, расценивая происходящее как чудачество одного из своих сочленов, перепутавшего исключительно из-за глубокой веры Ветхий завет с учебником по общей биологии.

Иначе ведет себя западное научное сообщество, привыкшее функционировать вне вертикали власти. Выступления сторонников концепции разумного замысла встречают жесткое и успешное противодействие со стороны научного сообщества (Pennock, 2001; Shanks, 2004; Numbers, 2006). Биологов поддерживали ученые других специальностей. В 2006 г. академии наук 68 стран, включая 27 стран Европы, подписали обращение, осуждавшие попытки навязать креационизм системе светского образования, а на следующий год уже Парламентская ассамблея Совета Евро-

пы приняла резолюцию «Опасность креационизма для образования». В мае 2009 г. к обращению 68 академий наук присоединилась и Российская академия наук.

В Европе и США все попытки законно внедрить концепцию «разумного творения» в школьные программы закончились ничем. Хотя в США их поддерживал бывший президент Дж. Буш, Верховный суд запретил преподавать в общественных школах любые концепции, построенные на религиозных, а не на научных доктринах. Популярность креационизма в США и исламских государствах социологические опросы объясняют резким падением уровня школьного образования, а в России — еще и недавней настойчивой пропагандой дарвинизма как естественно-научной основы марксизма, а также стремлением обрести идентичность общества путем его клерикализации (Levit et al., 2007).

Юбилей Ч. Дарвина в 2009 г.

200 лет дня рождения Ч. Дарвина и 150 лет со дня выхода в свет его книги «Происхождения видов» научные сообщества разных стран единодушно отметили как событие огромного значения для всей науки и системы образования (подр. см.: Колчинский, 2009в). На пяти континентах прошли десятки крупных международных конференций и симпозиумов. Многие университеты, научные общества и академии Австралии, Англии, Германии, Канады, Франции, Швейцарии, США и других западных стран посвятили целый год, а иногда и несколько лет дарвиновской тематике. В отличие от юбилеев 1909 и 1959 г. трудно сказать, какой симпозиум, фестиваль, выставка или публикация был центральным событием в юбилее 2009 г.

В Англии юбилей отмечали как величайший национальный праздник (Колчинский, 2009г). В местах, связанных с именем Дарвина — Шрусбери, Кембридж, Лондон, Даун, и во многих других городах состоялось более трехсот мероприятий — фестивали, выставки, фильмы, музыкальные концерты, спектакли, чтение стихов и поэм, экскурсии, богослужения, конференции, дискуссии, лекции, презентации новых книг и т. д. (Колчинский, 2010г). Была организована международная экспедиция по маршруту корабля «Бигль», воссозданного в первоначальном виде. В Кембриджском университете 12 февраля 2009 г. открыт памятник Дарвину (скульптор А. Смит), а в Фитцвиллиамском музее работала роскошная выставка «Бесконечные формы: Ч. Дарвин, естествознание и изобразительное искусство». В Лондонском музее естественной истории функционировала огромная экспозиция «Большой идее — большая выставка». Обе выставки демонстрировались с успехом и в США. 5–10 июля в Кембридже прошел грандиозный фестиваль под названием «Что Дарвин сделал для меня?». Ко дню юбилея были выпущены марки и памятные монеты. В 2008 г. состоялось третье присуждение медали Дарвина–Уоллеса. На этот раз обладателями наград стали Н. Бартон, М. Чейз, Б. Кларк, Дж. Фельзенштейн, С. Голд, Ф. и Р. Грант, Дж. Маллет, Л. Маргулис, Дж. Мэйнард-Смит, М. Ноор, Г. А. Опп и Л. Патридже. С 2010 г. решено эту награду присуждать ежегодно ввиду огромного значения эволюционных исследований.

Подавляющее большинство международных общенаучных, историко-научных и биологических журналов, включая “Nature”, “Science”, “Science News”, “Isis” и др., посвятили юбилею целые номера. Подробный обзор десятков книг, выпущенных к дарвиновскому юбилею и посвященных современному состоянию эволюционной биологии, ее мировоззренческому и культурному значению, был дан

автором раньше (Колчинский, 2009д). К ним следует добавить сильно переработанное и расширенное издание фундаментального труда «Эволюционная энциклопедия» под названием «Мир Дарвина» Р. Милнера (Milner, 2009). Примерно в 600 статьях отражены основные события в жизни Дарвина, его главные труды, круг родных, друзей и коллег, ближайших последователей и единомышленников, эволюционистов последующих поколений, основные понятия и проблемы современной эволюционной теории, ее влияние на философию, религию, искусство, литературу, право и т. д. В ста новых статьях рассказывается о поведении попугая, гориллы и карликового шимпанзе, о последних находках ископаемых гоминин. Книга прекрасно иллюстрирована редкими рисунками и фотографиями, но, к сожалению, в ней очень слабо отражен вклад российских биологов в развитие эволюционной теории.

Характер энциклопедического справочника носит и труд Р. Мура и М. Дескера «Больше, чем Дарвин: люди и места противостояния эволюционизма и креационизма» (Moore, Decker, 2008). Многовековая дискуссия эволюционистов и их противников показана через биографические очерки более 500 ученых, политиков, философов, теологов, юристов, а также через примерно 600 статей о научных обществах, лабораториях и академиях, государственных учреждениях и конфессиях, вовлеченных в этот конфликт.

Весь год и сам Дарвин, и его идея, а также юбилейные мероприятия находились в центре постоянного внимания средств массовой информации, объективно освещавших происходившие события и признававших, как правило, значение дарвиновской революции для развития человечества. Лишь некий турецкий фундаменталист А. Октар назвал Дарвина в эти дни «бичом сатаны». Вторым исключением стало российское телевидение, предпринявшее попытки очернить самого Ч. Дарвина и в ложном свете представить судьбу его идей. 20 января 2009 г. на телеканале «Культура» прошла передача «Эволюционные битвы, или Страсти по Дарвину», в которой всячески стремились дискредитировать теорию эволюции как недоказанную гипотезу. 12 февраля 2009 г., когда весь мир отмечал 200-летие со дня рождения создателя теории эволюции, центральное российское телевидение показало мешанину несвязанных идей и высказываний — фильм «Обвиняется Ч. Дарвин». Обе передачи стали объектом критики бюллетеня «В защиту науки» (2009, № 5), выпускаемом Комиссией по борьбе с лженаукой и фальсификацией научных исследований РАН.

В сложившейся в России ситуации огромная работа Дарвиновского государственного музея, организовавшего серию выставок об эволюции, приобрела особую важность. Журналы «Природа», «Онтогенез», «Информационный вестник ВОГиС» приурочили к юбилею Дарвина специальные выпуски, а Вавиловское общество генетиков и селекционеров посвятило ему свою ежегодную конференцию. Высокий уровень докладов продемонстрировали участники конференции, материалы которой печатаются в этом томе. Как и их зарубежные коллеги, авторы статей и докладов были единодушны в признании основополагающего значения концепции Ч. Дарвина в становлении эволюционной биологии.

На фоне этих мероприятий странно выглядел семинар «Современное христианство и естественные науки», состоявшийся 3–4 ноября 2009 г. в г. Кировске Мурманской области на базе Полярно-альпийского ботанического сада-института РАН. Выступившие на нем представители церкви заклеили «дарвинизм как

антихристианское учение», назвали «светскую науку сборником жалких истин», добытых «по наущению дьявола» и уподобили ее «ядовитому дьяволу, которому надо отрубить хвост и туловище» (Войтецеховский, 2009, с. 23–24). Эти призывы, судя по взрыву комментариев в Интернете, раскрыли многим суть предстоящего «союза» науки и религии.

Дарвиновский юбилей в России показал, что вопреки всем трудностям российские ученые остаются на уровне мировой науки, а разного рода претенциозные заявления о создании каких-то «новейших теорий эволюции», исходящие от специалистов околобиологических наук, носят маргинальный характер. Юбилей пробудил огромный интерес к проблемам эволюции. В СПбГУ был организован дискуссионный клуб по проблемам эволюции, на заседаниях которого регулярно присутствуют около 100 человек, большинство из которых студенты и аспиранты. Обскурантизм, мистика и лженаука надоели ученому сообществу, отечественные биологи начали осознавать необходимость борьбы с ними.

Юбилей показал, что в мировом научном сообществе сегодня нет эволюционных концепций, претендующих на вытеснение дарвинизма, а дискуссии идут в рамках его научно-исследовательской программы. Практически никто не вспоминал о двухсотлетнем юбилее выхода в свет «Философии зоологии» Ж. Б. Ламарка, в котором еще 50 лет тому назад многие видели реальную альтернативу учению о естественном отборе³. Сведены к минимуму и противоречия между градуалистами и сальтационистами. Эволюционному синтезу удалось включить все рациональное из когда-то считавшихся «недарвиновскими» концепций эволюции — симбиогене-

СОДЕРЖАНИЕ	
Г. Д. Лысенко. Вступительное слово	5 ✓
Г. В. Платонов. О соотношении дарвинизма и марксизма	8 ✓
И. И. Преснов. Проблема изменчивости в учении Ч. Дарвина	28 ✓
Л. Ф. Кушнер. Учение Ч. Дарвина и некоторые вопросы разведения сельскохозяйственных животных	38
Л. К. Енисеев. Особенности размножения новых сортов в связи с равнозначностью их тканей	58 ✓

Программа Всесоюзной конференции, посвященной юбилею Ч. Дарвина и Ж. Б. Ламарка (Москва, 1959)

неза, нейтральной эволюции, прерывистого равновесия и т. д.

Католическая церковь официально заявила о совместимости Библии и дарвинизма и о неприемлемости концепции разумного замысла с точки зрения науки и теологии. Глава папского совета по культуре архиепископ Жан-Франко Равази отметил, что эволюционизм не противоречит христианской вере и восходит своими корнями к учению Св. Августина и Св. Фомы Аквинского. Он пояснил: «То, что мы подразумеваем под эволюцией — это мир, созданный Богом», а Бог при создании и формировании человека мог использовать в своих замыслах и промыслах «естественный эволюционный процесс». На конференции в Ватикане в марте 2009 г. споры шли лишь о том, когда Бог вложил душу в предков человека — на стадии австралопитека или неандертальца. Перед Чарльзом Дарвином извинилась англиканская церковь за то, что 150 лет тому назад она не поняла значения его трудов.

³ Мне известна только одна конференция, посвященная в юбилейном году и Ч. Дарвину, и Ж. Б. Ламарку. Она состоялась в Зоологическом музее МГУ в Москве 16 декабря 2009 г. (Эволюция и систематика... 2009).

В целом мировое биологическое сообщество сумело эффективно использовать дарвиновский юбилей для пропаганды достижений эволюционной теории и закрепления ее статуса. Конференции, дискуссии и коллективные публикации демонстрируют продуктивность совместной работы биологов, историков, искусствоведов, философов и теологов в изучении естественно-научного, социального и культурного значения трудов Дарвина и их влияния на различные отрасли современной науки. Они показали, что вопреки мнению, часто выражаемому в средствах массовой информации и изданиях креационистского толка, теория эволюции остается прочной основой современной биологии. В то же время это — бурно развивающаяся отрасль знаний, открытая для новых фактов, гипотез и обобщений. Сейчас наши знания в несколько сотен раз превышают интеллектуальные ресурсы дарвиновского времени. Поэтому можно говорить лишь о сохранении преемственности в рамках сформулированной Дарвином программы и созданной им парадигмы.

Возникающие в процессе развития биологии изменения в представлениях о наследственной изменчивости, о роли эпигенетических изменений в эволюции и другие органически включаются в современную эволюционную теорию, впитывающую в себя все новейшие достижения биологии и смежных с ней наук. Идеи биоинформатики, кибернетики, синергетики, теории игр, коэволюции и т. п. способствуют выработке целостного понимания живой природы, которое вряд ли когда-нибудь придется признать законченным и завершенным.

Работа поддержана грантом РГНФ № 09-03-00166а.

Литература

- Бухарин Н. И. Дарвинизм и марксизм // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм. М., 1932. С. 34–61.
- В защиту науки / [отв. ред. Э. П. Кругляков]; Комиссия по борьбе с лженаукой и фальсификацией научных исследований РАН. М.: Наука, 2009. Бюл. № 5. 182 с.
- Войтеховский Ю. Л. Обзор событий // Тетты. 2009. Т. 4. № 10. С. 20–26.
- Жиров В. К. Человек и биологическое разнообразие: православный взгляд на проблему взаимоотношений // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2008. Т. 11. № 4. С. 609–626.
- Калашиников В. Дарвин и Ватикан // Санкт-Петербургские ведомости. 2009. 6 марта (№ 40).
- Колчинский Э. И. Биология Германии и России–СССР в условиях социально-политических кризисов первой половины XX века. СПб.: Нестор-история, 2007. 637 с.
- Колчинский Э. И. Юбилей Ч. Дарвина в социально-культурных и когнитивных контекстах // Историко-биологические исследования. 2009а. Т. 1. № 1. С. 15–48.
- Колчинский Э. И. Эволюция эволюционных взглядов // Эксперт. Специальный выпуск. 2009б. № 29 (667). С. 80–85.
- Колчинский Э. И. Основные юбилейные мероприятия дарвиновского года // Историко-биологические исследования. 2009в. Т. 1. № 1. С. 181–194.
- Колчинский Э. И. Юбилей Ч. Дарвина в Англии // Вопросы истории естествознания и техники. 2009г. № 4. С. 3–26.
- Колчинский Э. И. Обзор юбилейных публикаций дарвиновской тематики // Историко-биологические исследования. 2009д. Т. 1. № 1. С. 166–173.
- Курпьянов А. В. Дарвин: пора прощаться // Полит.Ру [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.polit.ru/author/2009/02/13/darvin.html>
- Малахов В. В. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. 2009. № 3. С. 40–54.

- Наука и кризисы : историко-сравнительные очерки* / ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб. : Дмитрий Буланин, 2003. 1039 с.
- Презент И. И.* Теория Дарвина в свете диалектического материализма : тезисы к 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина. 19 апреля 1932 г. Л., 1932. 32 с.
- Современные проблемы биологической эволюции.* К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007 г. М. : Изд-во Гос. Дарвиновского музея, 2008. 403 с.
- Татаринов Л. П.* Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 3. С. 165–169.
- Чарльз Дарвин и современная наука* : сб. тез. междунар. науч. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург) и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма» (23–25 сентября 2009 г., Санкт-Петербург) / отв. ред.-сост. И. А. Горлинский, С. Г. Инге-Вечтомов, Э. И. Колчинский. СПб. : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009б. 417 с.
- Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях* : сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 50. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. 366 с.
- Barton N. H., Briggs D. E. G., Eisen J. A., Goldstein D. B., Patel N. H.* Evolution. N. Y. : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 833 p.
- Browne J.* Birthday to remember // Nature. 2008. Vol. 456. P. 324–325.
- Coyne J. A.* Why Evolution is true? Oxford : Oxford Univ. Press, 2009. 309 p.
- Darwin Ch. R.* The autobiography of Charles Darwin 1809–1882. With the original omissions restored / ed. N. Barlow. L. : Collins, 1958. 223 p.
- Darwin and modern science* : essays in commemoration of the centenary of the birth of Charles Darwin and of the fiftieth anniversary of the publication of the Origin of species / ed. by A. C. Seward. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1909. 575 p.
- Evolution. The First Four Billion Years* / eds. M. Ruse, J. Travis. Cambridge (Mass.) ; L. : The Belknap Press, 2009. 979 p.
- Evolution: Molecular Landscape.* 74th Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. May 27 — June 1, 2009. N. Y. : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2009. 264 p.
- Experimental Evolution* Concepts, Methods, and Applications of Selection Experiments / ed. by Th. Garland, Jr. Rose. Berkeley ; Los Angeles ; L. : Univ. of California Press, 2009. 730 p.
- Fangerau H.* Etablierung eines rassenhygienischen Standardwerkes: 1921–1941. Der Baur-Fischer-Lenz im Spiegel der zeitgenössischen Rezensionsliteratur. Frankfurt am Main ; Berlin ; Wien : P. Lang, 2001. 300 s.
- Gasman D.* Haeckel's Monism and the Birth of Fascist Ideology. N. Y. : P. Lang, 1998. VIII, 482 p.
- Ghiselin M.* The Triumph of the Darwinian Method. Berkeley : Univ. of the California Press, 1969. 379 p.
- Gould S. J.* The structure of evolutionary theory. Cambridge (Mass.) : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2002. XXII, 1433 p.
- Gould S. J.* The Richness of Life. The Essential Stephen Jay Gould / ed. by P. McGarra, S. Rose. L. : Vintage Books, 2006. 646 p.
- Gould S. J., Eldredge N.* Punctuated equilibrium: the tempo and mode evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. № 2. P. 115–151.
- Hossfeld U.* Biografie IV. Haeckels Works and die Folgen. Rezeption // Absolute. Ernst Haeckel / Hg. von U. Hossfeld. Freiburg : Orange-press, 2010. S. 200–215.
- Kaasch M., Kaasch J., Hossfeld U.* „Für besondere Verdienste um Evolutionsforschung und Genetik“ Die Darwin-Plakette der Leopoldina 1959 // Acta Historica Leopoldina. 2006. Bd. 46. S. 333–427.
- Kolchinsky E.* Darwinism and Dialectical Materialism in Soviet Russia // The Reception of Charles Darwin in Europe. Vol. 1–2 / eds. E.-M. Engels, T. V. Glick. N. Y. ; L. : Continuum, 2009. P. 522–552.

- Levit I., Hossfeld U., Olson L.* Creationism in the Russian Educational Landscape // Reports. 2007. Vol. 27. № 5–6. P. 13–17.
- Lynch M.* The Origins of Genome Architecture. Sunderland (Mass.) : Sinauer Associates, 2007. 494 p.
- Milner R.* Darwin's Universe: Evolution from A to Z. 2009. Berkeley Univ. of California Press. 496 p.
- Moore R., Decker M.* More than Darwin. The People and Places of the Evolution-Creationism Controversy. Berkeley ; Los Angeles ; L. : Univ. of California Press, 2009. 415 p.
- Osborn H. F.* Address of Welcome // International Congress of Eugenics (New York, 1921). Eugenics, Genetics and the Family. Vol. 1. Baltimore : Williams & Wilkins, 1923. P. 1–4.
- Numbers R. L.* The Creationists. From Scientific Creationism to Intelligent Design. Cambridge (Mass.) ; L. : Harvard Univ. Press, 2006. IX, 606 p.
- Pennock R. T.* Intelligent Design Creationism and its Critics: philosophical, theological and scientific perspectives. Cambridge, MA : MIT Press, 2001. 805 p.
- Richmond M.* The 1909 Darwin Celebration: Reexamining Evolution in the Light of Mendel, Mutation and Meiosis // Osiris. 2006. Vol. 97. № 3. P. 427–484.
- Science and Creationism* // A View of National Academy of Science. Washington : National Academy Press, 1984 (<http://ncseweb.org/media/voices/national-academy-sciences-1984>).
- Shanks S.* God, the Devil, and Darwin. A Critique of the Intelligent Theory. Oxford : Oxford Univ. Press, 2004. XIII, 273 p.
- Smocovitis V.* The 1959 Darwin Centennial Celebration in America // Osiris. 2nd Series. Vol. 14 : Commemorative Practices in Science: Historical Perspectives on the Politics of Collective Memory. 1999. P. 274–323.
- Thaxton Ch., Bradley W., Olsen R.* The Mystery of Life's Origin. Reassessing Current Theories. N. Y. : Philosophical Library, 1984. VII, 186 p.
- The Reception of Charles Darwin in Europe.* Vol. 1–2 / eds. E.-M. Engels, T.V. Glick. N. Y. ; L. : Continuum, 2009. 659 p.
- Wyhe J. van.* Darwin in Cambridge. Cambridge : Christ's college, 2009. 74 p.

Charles Darwin's Anniversaries and Evolution of Darwinism (1909–2009)

Eduard I. Kolchinsky

St. Petersburg Branch of the Institute for the History
of Science and Technology named after S. I. Vavilov
St. Petersburg, Russia: ekolchinsky@yandex.ru

Abstract: The paper demonstrates that Darwin's anniversaries were used for dissemination and popularization of Darwinism, as well as for advancement of various political and philosophical ideas, and shows changing attitudes towards Darwin and Darwinism exhibited by various Christian confessions. Special attention has been paid to interrelations between the evolutionary theory and creationism, and the achievements reached in the last two decades in the fields of molecular biology, paleontology, anthropology. It gives a brief outline of the socio-cultural and cognitive contexts in which Darwin 2009 jubilee events take place in Russia and the West.

Keywords: Charles Darwin, evolutionary concepts, science, creationism, religion, ideology, politics.

NEW ASPECTS IN KARL ERNST VON BAER'S WORLD VIEW CONCERNING DARWIN'S HYPOTHESIS OF NATURAL SELECTION

E. Tammiksaar

University of Tartu, Institute of Ecology and Earth Sciences,
Estonian University of Life Sciences, Centre for Science Studies
Tartu, Estonia: Erki.Tammiksaar@zbi.ee

The versatile naturalist Karl Ernst von Baer (1792–1876) is in the scientific circles, first of all, known as the founder of modern embryology and the discoverer of the mammalian ovum. In the history of evolutionary biology he is regarded as an anti-Darwinist. What does his opposition to Darwin lie in? The historians of evolutionary biology associate it, in the first place, with Baer's teleological world view and inability to understand the functioning mechanisms of natural selection. Von Baer, however, did not reject the development and transformation of species in the course of time. What is the real point of the clash of their views? The objective of this paper is to prove that the reason why von Baer did not understand completely Darwin's views contained in different time scales they accepted in the estimation of the speed of changes taking place in living nature. Besides, von Baer considered man's influence on the processes in organic nature more important than that of spontaneous natural selection. He was convinced that man was responsible for the preservation of living nature on the Earth.

Keywords: Karl Ernst von Baer and his world view, natural philosophy, Charles Darwin, developmental biology.

In the 19th century, sciences on animate, inanimate nature and the human society underwent a qualitative development from descriptive to analyzing ones, as a result of which new scientific disciplines were born. The rapid development of natural and social sciences enabled to study the interrelations between nature and the human society. In the 19th century, these were treated from two different aspects:

- 1) natural processes and the development of nature take place independently of man;
- 2) the Earth, i. e. nature, is the stage of human activities.

The natural geographer Alexander von Humboldt, geologist Gottlob Werner and zoologist Georges de Cuvier, as well as the botanist Gottfried Reinhold Trevianus proceeded from the first aspect in their general treatments. The functioning of nature in a close relation with the development of mankind was treated from different aspects, in the first place, by German naturalists, such as Gottfried Nees von Esenbeck, Johann Friedrich Blumenbach, the human geographer Carl Ritter and several others who were influenced by the natural philosophy of Friedrich Schelling. This line was also kept by the Baltic-German naturalist Karl Ernst von Baer. Schelling's natural philosophy played a very important part in the development of Baer's philosophical views (Stölzle, 1897, S. 35–47).

Baer's views were greatly influenced by the small Baltic-German society, which was aimed at the defence of its special rights in the Russian empire and at supporting of the members of it in the development of their careers (cf. Engelhardt, 1933, S. 92–96). From the scientific point of view, the development of Baer's views was influenced by three research areas which he studied most intensively, namely, the physical geography of the Earth, comparative anatomy or embryology, and physical anthropology. Baer synthesized

these areas into a whole on the basis of Schelling's natural philosophy. In the years 1816–34, Baer acquired general principles of Schelling's natural philosophy and the theoretical basis of the mentioned scientific disciplines and their developmental state. In these years, he studied thoroughly the works by Trevianus, Cuvier, Humboldt and Oken. Probably, several of these studies and, certainly, his own studies on the regularities of the development of embryos convinced him in the correctness of the natural philosophical concepts of Schelling.

Baer assumed that the developmental power of animate nature was determined by the internal power of each member of a plant or animal species owing to which the species survived, repeated the development, and, due to that, was perfected. Thus according to Baer, the development of an individual was “pre-determined” in the embryo already. In his studies, he called the “pre-determinedness” with different terms, such as “notwendige Folge der Selbstbildung” (Baer, 1834, in 1864a, S. 46), „Zweckmässigkeit in der Natur» (1838, in Baer, 1864b, S. 209), „Zweckmässig oder Zielstrebigkeit in der Natur“ (1866).

The precondition for such “pre-determined” development was the existence of a sufficient amount of heat and moisture. According to the observations carried out by Baer, there was an obvious dependence in the decrease of the numbers and total mass of plant and animal species in the continent by latitudes from tropical areas towards the poles with less amount of heat (1838, in Baer, 1864b, S. 183). Baer supposed that such a correlation also held, at least, in the case of the decrease of species numbers from tropical seas towards polar seas. Such a survey of the regularities of the distribution of natural resources on the earth was necessary for Baer to prove that there were areas which resources were very scarce or unavailable to man (e. g., fish stocks in the polar waters), and due to that, these areas would always be scarcely populated (Baer, 1838, in Baer, 1864b, S. 220–222).

Baer used all the above-mentioned as a basis for his natural philosophical hypothesis on the functioning of nature's household (*Haushalt der Natur*) and the role of Man in this system. According to Baer, this “pre-determined” nature's household, based on physical laws, was created to enable Man – the only intellectual and reasoning species on earth – to exist and develop, making use of the resources produced by nature for his own welfare. Nature's household represented a pyramid at the top of which was Man (Baer, 1834, in 1864a, S. 63, 69–70; 1838, in 1864b, S. 206). At the lower developmental levels, there were to be found, for example, the species of algae, crayfish, insects, fish, and plants. These living forms produced, according to Baer's theory, considerably more than was necessary for their own survival. Thus the species occupying the higher developmental stages (e. g. mammals) could make use of the “natural over-production” for their own existence. Similarly to other mammalian species, mankind also used for reproduction the over-production of the species of the lower developmental levels (Baer, 1838, in 1864b, S. 212–213). At the same time, Man was the only living species on the planet who was able to use natural resources for his developmental purposes (domesticating animals and birds, breeding plant species, introducing better working tools to be more effective (technical progress)). That made him different from other species of animate nature (Бэп, 1848).

What was von Baer's vision on the future perspective of animal and plant species which man could not use or did not know how to use in nature's household? Since the mankind was growing, the plant and animal species which proved to be of

no use had to give way and provide space in fields and grasslands for species which would be of value to mankind. Baer understood that the useless to mankind species, including pests (such as termites, migratory locusts) were also very important for the maintenance of a natural balance, as they served as food for the species on higher developmental levels. On the other hand, it was obvious to Baer that the increase in the human race required the cultivation of ever larger areas, the increasing use of water resources, and the exploitation of new mineral resources — inevitably causing the extinction of numerous animal and plant species necessary for the maintenance of a natural balance the existence of which man not even be aware of (Baer, 1834, 1838; in 1864a, b, Бэр, 1848).

In this context, as a warning example Baer put forward the fact of the extinction of Steller's sea cow in the 18th century, during twenty six years only (Baer, 1840; Baer 1861–1863, S. 383–396). The very quick disappearance of such a big mammalian species convinced Baer that there had existed and still existed very many species on earth which were of no use from the point of view of the existence of mankind, and due to man's activities had become extinct in a short time, or were on the verge of dying out. Thus it is not surprising that Baer devoted so much energy to the enrichment of the collections of the zoological museums and botanical gardens in Königsberg and St. Petersburg in every possible way to have at least a specimen of the species which proved of no use to mankind in museums.

Baer assumed the need to protect useful cultivated and non-cultivated species, which determined the well-being of mankind. To illustrate that, two examples are proposed. 1. At the end of the 1830s Baer recommended to grow, as an experiment, quinoa from the Andes of South-America as the area of origin, to supply the northern regions of the Russian empire with food (Бэр, 1839). 2. Baer also devoted a lot of time and energy to organize the collecting of data on the pest in the Russian empire in order to take steps in pest control (Бэр, 1839; Baer, 1840b,c). Thus, respective activities of his in the St Petersburg Academy of Sciences at the end of the 1830s and later, at the beginning of the 1860s, as the President of the Russian Entomological Society, should not surprise anybody, on the contrary, considering his views, these were logical undertakings.

Up to the present day, the science historians who have studied Baer's life and activities and his evolutionary biological views, have not paid attention to the above-mentioned practical steps for the welfare of mankind resulting from his world outlook (Raiikov, 1968; Lenoir, 1984). This is one of the non-biological key aspects to explain why Baer was not keen to support the evolutionary theory put forward by Charles Darwin in 1859, although the latter expected this.

In 1861, Baer published first part an investigation, „Über das Aussterben der Thierarten in physiologischer und nicht physiologischer Hinsicht überhaupt, und den Untergang von Arten, die mit dem Menschen zusammengelebt haben“ in the report of the St Petersburg Academy of Sciences, in which he for the first time touched upon the conceptions on the development of species put forward in Darwin's evolutionary theory. Baer characterized Darwin's theory on the changeability of species as “bold” and “logically” grounded, but as a researcher-practician, he indicated that Darwin did not have reliable paleontological proof confirming the validity of his theory (Baer, 1861–1863, S. 376). For this reason, in one of his later articles Baer used for Darwin's theory the term “hypothesis” (cf. Baer, 1865, S. 1; 1876, S. 282). Baer assumed the change (transmutation) or extinction of species during a longer time-period, depending

on the physiological characteristics of species and the changes of natural conditions in the surrounding living environment. On the basis of the paleontological finds available that time, Baer concluded that in the earlier geological periods transmutation was more intensive as compared with the regarded period, as the greatest masterpiece of nature — reasoning Man — had appeared on the stage earth. Baer did not offer an answer to the question when life had appeared on earth. According to him, the mankind was not older than 8000 years (Baer, 1876, p. 412). The acceptance of fast development in nature was one of the main differences between the views of Baer and Darwin. Another difference was that according to Baer, it was not natural selection, but Man who influenced natural processes (cf. Baer, 1861–1863). The latter controlled the development of species on earth proceeding from his own interests. In a series of articles, written in Russian in 1865, “The place of man in nature, or, what is the position of man as compared to the rest of nature?”, Baer repeated the same idea (Бэр, 1867).

From the first half of the 1860s until the middle of the 1870s, Darwin’s evolutionary theory underwent a rapid development. Ever more and more proofs of its validity were found. At the same time, the theory extended the frames of natural science, and, especially in Germany, there appeared a group of researchers who tried to apply the theory to human society. The victory of the evolutionary theory in this sense would have meant the destruction of a traditional living standard and the appearance of the society of no values. Baer decided to fight against it and in autumn 1874, he started the writing of „Über Darwin’s Lehre“ (published in 1876). In 1876, Baer wrote to one of his correspondents about the background of this writing as follows: “Indeed the future also seems dark to me, when I hear how nowadays people often scoff jubilantly at all religion, all moral law and all values generally as outdated superstition. It is exactly this aspect that makes Darwinism dangerous. Apart from that one may well believe in transmutations as one wants to, there are no proofs either for or against them. For we can only recognize that what happened a number of millenia ago was different from now. But I must doubt very decidedly that humankind will be happier when it abandons all values. To be sure, the human being is the only being that has an understanding of values. If you rob human beings of values then you make them into animals. I touched upon this problem only slightly in my writing, because I wanted to speak only as a naturalist. Had I done the opposite, the Darwinians would have immediately cast me aside.” (Stölzle, 1897, S. 674).

In conclusion. Baer came from a society in which the taking care of the weaker members of it was a generally accepted norm. Man and his role as responsible for living nature and the well-being of the society was the leading idea during his whole life. From this point of view, Baer analyzed Darwin’s evolutionary theory, which main concept was long-term development of nature through minor changes favourable to the development. Baer did not refute the validity of this idea although considered the development of nature in a considerably shorter time scale than Darwin. According to him, the rule of the development of life contained in mutual helpful relations, not in the competition between species. The point which Baer did not accept in Darwin’s theory was regarding man as an animal on the background of this theory, and, consequently, natural selection was valid also in human society, but not caring for each other.

This article was supported by Estonian Science Foundation № 7381 and Grant of the Ministry of Education and Science in Estonia № SF0180049s09.

References

- Бэр К. Предложение о разведении квиной в северных областях Российской империи. СПб. : ИАН, 1839. 24 с.
- Бэр К. О влиянии внешней природы на социальные отношения отдельных народов и историю человечества // Карманная книжка для любителей земледования, издаваемая от Имп. Русского географического общества, 1848. СПб. : Тип. 2-го Отд. Соб. Е.И.В. канц., 1849. С. 197–235.
- Бэр К. Место человека в природе или какое положение занимает человек в отношении ко всей остальной природе? // Натуралист. 1867. № 1–3. С. 1–10.
- Baer K. E. v. Instruction für diejenigen Personen, welche über Raupenfrass auf den Feldern zu berichten haben. St. Petersburg: Typographie des Dritten Departements vom Ministerium der Reichsdomänen, 1839. 7 s.
- Baer K. E. v. Untersuchungen über die ehemalige Verbreitung und die gänzliche Vertilgung der von Steller beobachteten nordischen Seekuh (*Rytina Ill.*) // Mémoires de l'Académie Impériale de St. Pétersbourg. Série VI, Sciences mathématique, physique et naturelles. 1840a. T. 3. P. 53–80.
- Baer K. E. v. Würmer welche die Bienen vertilgen // St.-Petersburgische Zeitung. 1840b. № 202. S. 942–943.
- Baer K. E. v. Communication // Bulletin scientifique publié par Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg. 1840c. T. 3. № 13–14. P. 178–179.
- Baer K. E. v. Über das Aussterben der Thierarten in physiologischer und nicht physiologischer Hinsicht überhaupt, und den Untergang von Arten, die mit dem Menschen zusammengelebt haben, insbesondere // Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg. 1861. T. 3. P. 369–396; 1863. T. 6. P. 513–576.
- Baer K. E. v. (1834). Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwicklung // Baer K. E. v. Reden, gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. St. Petersburg : Schmitzdorff, 1864a. Th. 1. S. 35–74.
- Baer K. E. v. (1838). Ueber die Verbreitung des organischen Lebens // Baer K. E. v. Reden, gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. St. Petersburg : Schmitzdorff, 1864b. Th. 1. S. 161–236.
- Baer K. E. v. Ueber den Zweck in den Vorgängen der Natur. — Erste Hälfte. Ueber Zweckmässigkeit oder Zielbestrebigkeit überhaupt // Baer K. E. v. Reden, gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. (Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften). Braunschweig : Vieweg und Sohn, 1866. Th. 2. S. 49–106.
- Baer K. E. v. Ueber Darwins Lehre // Baer K. E. v. Reden, gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. (Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften). St. Petersburg : Schmitzdorff, 1876. Th. 2. S. 235–480.
- Engelhardt R. v. Die Deutsche Universität Dorpat in ihrer geistesgeschichtlichen Bedeutung. Reval : Franz Kluge, 1933. 570 s.
- Lenoir T. The strategy of life: teleology and mechanics in nineteenth-century German biology (Studies in the History of Modern Science. Vol. 13). Dordrecht ; Boston ; London : Reidel, 1982. XII, 314 s.
- Raikov B. E. Karl Ernst von Baer 1792–1876. Sein Leben und sein Werk. (Acta Historica Leopoldina, Bd. 5). Übersetzt und ergänzt von H. v. Knorre. Leipzig : Barth, 1968. 516 s.
- Stölzle R. Karl Ernst von Baer und seine Weltanschauung. Regensburg : Nationale Verlagsanstalt, 1897. 687 s.

Новые аспекты в мировоззрении Карла Бэра в связи с теорией естественного отбора Чарльза Дарвина

Э. Таммиксаар

Институт экологии и естественных наук, Тартуский университет,
Центр научных исследований, Эстонский университет естественных наук
Тарту, Эстония: Erki.Tammiksaar@zbi.ee

Российский ученый Карл Эрнст фон Бэр (1792–1876) известен в научных кругах в первую очередь как основатель сравнительной эмбриологии и первооткрыватель яйцеклетки у млекопитающих. Историки эволюционной биологии считают его убеждения антидарвинистскими. Почему Бэр не принял взгляды Дарвина? Обычно это объясняют телеологическим мировоззрением Бэра и его неприятием идеи естественного отбора. Автор считает, что основополагающее значение имели другие обстоятельства, и представляет их в данной статье. Бэр и Дарвин имели различные представления о временной продолжительности истории развития природы и человечества. Бэр полагал, что человечество оказывает на природу влияние более значительное, чем может оказать естественный отбор, и потому именно человечество он считал ответственным за сохранение видов живых организмов.

Ключевые слова: Карл Эрнст фон Бэр и его философские взгляды, натурфилософия, Чарльз Дарвин, эволюционная биология.

ПРОБЛЕМА ВИДА В ТРУДАХ А. Ф. МИДДЕНДОРФА

Н. Г. Сухова

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания
и техники им. С. И. Вавилова РАН
Санкт-Петербург, Россия: ihst@ihst.nw.ru

А. Ф. Миддендорф в своих зоологических исследованиях много внимания уделял разным аспектам процесса видообразования. В России он был одним из тех ученых, кто полагал, что на протяжении длительной истории органического мира изменения видов происходили, что разновидности — свидетели таких изменений. Однако Миддендорф критически отнесся к теории Дарвина, не оценив ни идею естественного отбора, ни идею борьбы за существование. Между тем его внимание привлекали многие из тех проблем, которые в «Происхождении видов» рассматривал Дарвин.

Ключевые слова: Миддендорф, теория Дарвина, зоологические исследования.

Имя зоолога А. Ф. Миддендорфа (1815–1894) благодаря его Сибирской экспедиции (1843–1844) хорошо известно зоологам и исследователям Восточной Сибири. Более 30 видов животных названы в честь Миддендорфа, но в работах по истории зоологии речь почти не идет о результатах его зоологических исследований. На этом фоне выделяются статьи П. Б. Юргенсона (Юргенсон, 1961, 1966), который рассматривал разные стороны деятельности Миддендорфа в области зоологии, уделяя большое внимание его зоогеографическим исследованиям и представлениям о виде. В 2005 г. увидели свет две книги, посвященные научной деятельности Миддендорфа, в которых также рассматриваются и проблемы зоологии (Сухова, Таммиксаар, 2005; Шишкин, 2005). Однако его исследования в этой области заслуживают более глубокого анализа.

Сочинения А. Ф. Миддендорфа наполнены огромным количеством фактических данных об особенностях и географическом распределении животных. Анализ коллекций и наблюдений в Сибири, сравнение их с наблюдениями других ученых позволяли Миддендорфу не только обращаться к самым разным проблемам в области зоологии, но и делать важные выводы о влиянии различных явлений природы на биологические особенности и жизнь отдельных организмов. Миддендорф стал основателем малакозоологии в России. Особый труд он посвятил анализу существовавших в науке представлений о видах бурых медведей. Миддендорф первым собрал сведения о находках остатков трупов мамонтов на территории Сибири и предложил свои соображения о времени их существования и причинах гибели. Большое внимание он уделял процессам миграции животных, особенно птиц. Выделенные Миддендорфом кругополярная и кругоборейская фауны легли в основу всех будущих схем зоогеографического районирования. В советское время А. Ф. Миддендорфа называли одним из основателей экологии в России.

Внимание А. Ф. Миддендорфа постоянно привлекала и проблема видообразования. Ученый рассматривал ее не только в научных зоологических сочинениях. По крайней мере с 50-х гг. XIX в. Миддендорф активно занимался сельским хозяйством и стремился содействовать проникновению в практику сельскохозяйственной

деятельности научных методов. Исследования в областях молочного животноводства и коневодства также привели Миддендорфа к проблеме видообразования.

Важнейшим этапом в процессе изучения животных А. Ф. Миддендорф считал задачу классификации (определения характерных черт отдельных видов). Его весьма огорчало стремление современных ему зоологов к чрезвычайному дроблению видов. По мнению Миддендорфа, это происходило, с одной стороны, из-за неопределенности содержания самого понятия «вид» и отсутствия надежных принципов для определения отдельных видов, а с другой — из-за недостаточно глубоких представлений зоологов об истории органического мира.

Согласно Миддендорфу, виды имеют четкие пределы и не могут смешиваться друг с другом. При изучении отдельных животных он стремился выявить такие пределы с помощью самых тщательных наблюдений. Готовя свой труд о Сибирской экспедиции, Миддендорф анализировал условия жизни животных, стремясь понять, как эти условия влияют на внешний вид и внутреннюю организацию каждого организма. Он фиксировал как важные, так и малозаметные признаки, оказывавшие влияние на такие изменения. Определяя особенности того или другого вида, Миддендорф стремился выяснить, какие признаки особи меняются с возрастом или при изменении условий существования, а какие наследуются. Миддендорфа интересовали причины не только сходства и различия видов, но и образования разновидностей. Большое внимание он уделял изучению изменения окраски с возрастом, стремясь понять роль этого признака при определении вида.

Проблема видообразования в исследованиях А. Ф. Миддендорфа теснейшим образом связана с его зоогеографическими исследованиями. В этом отношении особое значение приобрели работы Миддендорфа по малакозоологии, в которых большое внимание уделялось систематике. Даже в отчете по физико-математическому отделению Петербургской академии наук за 1851 г. ее непременный секретарь П. Н. Фус нашел нужным подчеркнуть важность исследований Миддендорфа для классификации моллюсков и определения географического значения каждого вида.

В 1852 г. зоологи Академии наук К. Э. фон Бэр и Ф. Ф. Брандт рекомендовали избрать А. Ф. Миддендорфа ординарным академиком. Представление, написанное рукой Бэра, интересно не только с точки зрения оценки вклада Миддендорфа в проблему систематики, но и с точки зрения мнения самого Бэра по этому поводу. Речь шла о том, что в труде о малакозоологии сделана попытка «к точнейшему определению характера пород (видов. — Н. С.), к вернейшему и по возможности математически близкому описанию отклонений от основного типа и к развитию (объяснению? — Н. С.) причин, обуславливающих эти видоизменения. Итак, автор здесь принял на себя труд спуститься до основания зоологической науки; и мы не можем ни согласиться с ним вполне, если он говорит, что такое углубление в бездну мелочей необходимо для того, чтобы потом можно было обозревать поле науки с возвышенной точки обобщения»¹. Кроме того, Бэр отметил, что важно не только отыскать «исходные точки распространения отдельных форм, но вместе также и условия их изменений и преобразований»². По его словам, «Самой высшею точкою

¹ ПФА РАН. Ф. 2. Оп. 17. № 16. Л. 12 об–13.

² Там же. Л. 13.

зоологии было бы без сомнения знание тех условий, вследствие которых животный мир возник в том виде, в каком он есть [существует], если такое знание возможно уму человеческому». Изучение «допотопных» животных, по мнению Бэра, поможет приблизиться к решению задачи, *«следует ли разные формы животных считать произошедшими одна из другой или нет, и если таковые преобразования действительно могут быть доказаны, то до какой степени это неопровержимо или вероятно»*³ (Выделено мною. — Н. С.).

В этом же представлении К. Бэр обратил внимание на значение выводов Миддендорфа о современном буре медведе и отличиях современных видов от медведя ископаемого. В 1851 г. в труде «Естественная история медведя бурого» на основе тщательного изучения анатомических и морфологически особенностей особей разного возраста Миддендорф доказал, что на территории Евразии водится только один вид бурого медведя⁴. При этом он подчеркивал, что анализ черепов медведей необходим «для точного определения границы вида» (Миддендорф, 1851, с. 222). Вместе с тем Миддендорф возражал тем ученым, по мнению которых, «медведи нашей эпохи (*Ursus arctos* L.) составляют не более как выродившихся потомков первобытных медведей». Он писал также: «Однако всякому ясно, что о достоинстве видов и пределах разновидностей, на которых разделяют первобытных медведей, можно произнести суждение только тогда, когда прежде решим, какие отношения находятся между животными, которые населяют земную планету как наши современники» (там же, с. 223).

А. Ф. Миддендорф не сомневался, что изменение видов происходит, но длится очень медленно — в течение тысячелетий. О причинах изменчивости ученый высказывался осторожно, отмечая, что этот процесс невозможно наблюдать при жизни одного поколения ученых. На изменения видов влияют как внешние условия, так и внутренняя сила организма. Внешние условия могут закрепиться и в потомстве, но определить характер влияния таких условий невозможно. Внутренние закономерности, влияющие на изменения организмов, он называл «типической силой», хотя сущности этой «силы» не знал (Миддендорф, 1869, с. 292).

А. Ф. Миддендорф ставил вопросы, на которые биология того времени еще не могла дать ответа. Например, действительно ли все первые пары были сходны между собою без всякого видового отличия. Его интересовало, почему виды не смешиваются, почему свойства отца и матери наследуются иногда поровну, а иногда один потомок больше похож на отца, а другой — на мать. Миддендорф обращал внимание и на появление некоторых признаков данной особи у более поздних потомков.

В рецензии на книгу Н. А. Северцова «Периодические явления в жизни зверей птиц и гад Воронежской губернии» Миддендорф писал: «Мы ничего не знаем о побудительном движущем начале (*principium movens*), которое заставляет развиваться из данного зародыша ту или иную форму животных, а из другого, микроскопически

³ Там же Л. 13 об.

⁴ Дарвин считал, что найдется мало людей, способных тщательно изучать внутренние и существенные органы и сравнивать их у многих особей одного и того же вида. Миддендорф оказался исследователем, который был способен к длительному и тщательному исследованию.

в точности ему соответствующего, другую определенную форму» (Миддендорф, 1856, с. 203–204).

В труде о Сибирской экспедиции А. Ф. Миддендорф отметил, что некоторые внешние условия, влияющие на изменения организма, могут закрепиться в потомстве, однако определить характер такого влияния невозможно. Вместе с тем существует внутренняя сила организма, которая и ведет к изменениям.

Имя Ч. Дарвина в работах А. Ф. Миддендорфа встречалось редко, однако очевидно, что к его теории он отнесся критически. Отдел «Сибирская фауна» четвертого тома своего труда «Путешествие на север и восток Сибири» Миддендорф создавал после того, как труд «Происхождение видов» увидел свет и уже были опубликованы его немецкий и русский переводы. В это время Миддендорф жил в своем имении Пэрафер (в Лифляндии), лишь изредка приезжая в Петербург. В письмах он жаловался, что у него нет времени знакомиться с новой литературой. Но с трудом Дарвина в какой-то мере Миддендорф все же познакомился.

В отделе «Сибирская фауна» одной из первых А. Ф. Миддендорф поместил главу «Объем видового понятия». Эта глава, несомненно, была реакцией на «Происхождение видов». Миддендорф повторял свои рассуждения прошлых лет об изменении видов. Он отметил: «Довольствоваться в этом случае догадками и предположениями нельзя, напротив того, из самого тщательного наблюдения существующих ныне животных, мы должны дойти до заключения о способности первоначальных и допотопных форм вдаваться в видоизменения» (Миддендорф, 1869, с. 11). Миддендорф писал также: «Нельзя, конечно, отрицать того, что животные, которые теперь единогласно делятся на различные виды, некогда может быть были только непостоянными изменениями одного и того же вида, постепенно раздробившегося в течение нескольких веков» (там же, с. 12).

В конце главы «Объем видового понятия» А. Ф. Миддендорф изложил свое мнение о теории Дарвина. «В новейшее время возникло Дарвиново учение, которое увлекло за собою друзей и недругов. Вполне признавая великие заслуги Дарвина, я, однако же, не в состоянии увлечься фантастическим духом времени, истоки которого выступают из берегов и стремятся по направлению, противоположному тому, которое обнаружилось четверть века тому назад. Огромное влияние места и времени, климата и тысячелетий на видоизменение и даже преобразование организмов не подлежит сомнению; не следует только ему слепо преклоняться. *Если мы не хотим морочить самих себя и других, то нам, как естествоиспытателям, необходимо остановиться на том, что есть множество видов и животных, которые свидетельствуют о переходах от одного вида к другому, и допускать возможность предположить и даже, пожалуй, доказать косвенным образом, что в течение времени вследствие изменений из одного какого-нибудь вида образовались два или три различных вида. Но при всем при том большая часть видов имеет свои определенные и резко очерченные границы; все эти виды не сливаются между собою, а отделены друг от друга огромными промежутками, между которыми нет никаких соединительных звеньев* (Выделено мною. — Н. С.). Поэтому и видоделатели, и видоохранители, т. е. практики-зоологи всех возможных школ, до поры до времени не могут не составить союз против Дарвина, который, будучи сам ренегатом, пристал к партии спекулятивных зоологов, положив в основу своей теории о видоизменениях способность видов легко и сильно подвергаться изменениям — способность,

которую, как доказано опытом, лишь немногие виды отличаются от общей массы» (Миддендорф, с. 14–15).

Из этой обширной цитаты видно, что у А. Ф. Миддендорфа сложилось противоречивое отношение к теории Дарвина. Но так как явно преобладали отрицательные эмоции, он и назвал Дарвина «ренегатом». Между тем Миддендорф был неправ. Дарвин в своем труде *неоднократно* подчеркивал, что видоизменения происходят медленно.

В 1872 г. в популярных лекциях «О способах улучшения скотоводства» А. Ф. Миддендорф упомянул о том, что теория Дарвина — «учение, которое многих заинтересовало и уже стало входить в учение о скотоводстве». Но затем продолжил: «Здесь не место входить в подробное рассмотрение ее, я желаю обратить ваше внимание лишь на то, что приемы скотоводства должны быть сколь возможно положительны, они должны быть чужды предположений, теорий, фантазий. В скотоводстве все должно быть основано на действительности, на практике, следовательно, вводить уже теперь столь юное учение Дарвина в скотоводство рано и даже очень рано» (Миддендорф, 1872, с. 35). Следовательно, и в начале 1870-х гг. концепцию Дарвина Миддендорф считал фантазией, точнее (если отбросить эмоции) — гипотезой.

Миддендорфа можно понять. Как всякому ученому, ему трудно было принять новую концепцию, которая требовала изменения уже сложившихся представлений. В теоретическом плане эти представления определялись в основном взглядами на проблемы вида Ж. Б. Ламарка, Ж. Кювье и К. Э. фон Бэра. Впрочем, их имен он не упоминал, — Миддендорф был весьма независим в своих суждениях. Он стремился собственными исследованиями подтверждать любые существующие идеи. Не все выводы в теории Дарвина казались Миддендорфу достаточно убедительными, и к тому же он не находил ответов на некоторые вопросы — на которые лишь позже смогла ответить генетика.

Ч. Дарвин тщательно подбирал доказательства для каждого своего тезиса, постоянно имея в виду и возможные возражения. Интересно, что среди возражений А. Ф. Миддендорфа имеются и те, на которые в своем труде указывал Дарвин. Например, о том, что геологическая летопись неполна и еще не найдены многие переходные виды животных. Миддендорфа не заинтересовала проблема естественного отбора. Но он (как и Дарвин) много внимания уделял поиску признаков для отбора искусственного. Вообще Миддендорф в своих сочинениях обсуждал многие из тех проблем, которые в своем труде рассматривал Дарвин. Большое внимание Миддендорф уделял идее о центрах распространения видов. Он утверждал, что, если виды встречаются в далеко отстоящих друг от друга местностях, то организмы между этими местностями по какой-то причине либо вымерли, либо уничтожены человеком.

Ни Дарвин, ни Миддендорф не могли знать законов наследственности, которые позже были открыты генетикой. Однако Дарвин считал, что существует «строгий принцип наследственности», а Миддендорф писал о «законной типической силе», которая управляет внутренними изменениями в организмах. Дарвин лишь отмечал, что отсутствуют надежные определения вида. Тогда как Миддендорф своими исследованиями стремился выявить принципы и надежные признаки для классификации.

А. Ф. Миддендорф отметил, что несколько столетий человек не мог «ясно познать и всецело уразуметь законы мироздания потому только, что ему казалось, что познания, добытые по части естественных наук, должны подчиняться святости библейских толкований» (Миддендорф, 1869, с. 9). «Библейские толкования» причин видоизменения отвергал и Дарвин.

В середине 1870-х гг. находим уже более благожелательный отзыв А. Ф. Миддендорфа о Ч. Дарвине, но в неожиданном месте — в отделе «Этнография» труда о Сибирской экспедиции. Миддендорф вспомнил, что еще в 1847 г. в Русском географическом обществе делал доклад о самоедах. В этом докладе он отметил, что череп обезьяны следует принять «за исходную форму для видоизменения человеческого черепа». Мнение это вызвало резкое недовольство присутствующих. Миддендорф, по его словам, «расшевелил пчелиный рой квасного национального чувства». Настолько расшевелил, что ни один журнал не захотел напечатать его доклад. Сообщив об этом, Миддендорф нашел нужным отметить: «Как с тех пор Дарвинова теория успела все-таки охладить чувства людские относительно происхождения человека от обезьяны» (Миддендорф, 1878, отд. 6, с. 624). Интересно, что задолго до Т. Гексли и Ч. Дарвина Миддендорф пришел к выводу, что процессы происхождения человека и обезьяны связаны между собою.

Представления Миддендорфа о процессе изменения видов были противоречивы, но не более, чем взгляды многих его современников. В то же время его мысли отражали не только характер научных воззрений первой половины XIX столетия — времени, когда он получил образование. Миддендорф, по существу, двигался вперед, стремясь выяснить причины изменений. Его рассуждения на эту тему звучали так убедительно для ученых середины XIX столетия, что П. Б. Юргенсон называл идеи Миддендорфа эволюционными.

Эволюционистом А. Ф. Миддендорф (как и многие его современники) не был. Но проблемой видообразования он занимался еще до появления «Происхождения видов». Вполне естественно, что теория Дарвина привлекла его внимание. Можно даже предположить, что в 1860—1875 гг. идеи Дарвина в немалой степени стимулировали размышления Миддендорфа о видах. Ученый не только критиковал Дарвина, но и, кажется, в некоторых случаях именно с ним полемизировал (не называя его имени).

Литература

- Миддендорф А. Ф. Естественная история медведя бурого // Русская фауна или описание и изображение животных, водящихся в империи Российской / сост. Ю. Симашко. Ч. 2 : Млекопитающие. СПб., 1851. С. 187–295.
- Миддендорф А. Ф. Разбор сочинения г. Северцова под заглавием «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» // Двадцать пятое присуждение учрежденных П. Н. Демидовым наград. СПб., 1856. С. 191–212.
- Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и Восток Сибири. Ч. 2. Отд. 5, 6. СПб., 1869–1878. 833 с.
- Сухова Н. Г., Таммиксаар Э. Александр Федорович Миддендорф. М. : Наука, 2005. 329 с.
- Шишкин В. С. А. Ф. Миддендорф // Соколов В. Е., Шишкин В. С. Развитие отечественной териологии в XIX веке. М. : Наука, 2005. С. 159–190.

Юргенсон П. Б. Значение академика А. Ф. Миддендорфа в русской зоогеографии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 1. С. 138–149.

Юргенсон П. Б. Александр Федорович Миддендорфа как исследователь и его мировоззрение // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 1. С. 142–148.

The Species Problem in A. F. Middendorf's Works

N. G. Sukhova

St. Petersburg Branch of the Institute for the History
of Science and Technology named after S. I. Vavilov
St. Petersburg, Russia: ihst@ihst.nw.ru

In his zoological researches A. F. Middendorf paid very much attention to different aspects of speciation process. He was one of Russian scientists of XIX century who believed that during long period of organic world history the changes of species take place and varieties of living forms are evidence of this process. However, Middendorf looked at Darwin's theory much critically and did not agree with ideas of natural selection and struggle for existence. Nevertheless, he was interested in many problems which were observed in Darwin's book "The Origin of Species".

Keywords: A. F. Middendorf, evolution theory of Darwin, zoological researches.

ВЗГЛЯДЫ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА НА ВИВИСЕКЦИЮ И АНТИВИВИСЕКЦИОННОЕ ДВИЖЕНИЕ

Н. Е. Берегой

Санкт-Петербургский филиал Института истории
естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН

Санкт-Петербург, Россия: beregoi@mail.ru

Проблема vivisection — это отнюдь не второстепенный сюжет в истории науки XIX столетия. Роль Чарльза Дарвина в этой истории — ключевая. В начале 1870-х гг. в Англии разразилось то, что многие историки называют «антиvivisectionной лихорадкой». Дарвин отказался подписать петицию против vivisection, поскольку система лицензирования, предложенная антиvivisectionистами, показалась ему слишком ограничивающей свободу исследований. Настроенный решительно, Дарвин сел за составление встречной петиции. О том, как сильно он был увлечен этой работой, говорит его обширная переписка на тему vivisection в этот период. В 1875 г., когда развернулась основная полемика, Дарвин написал 22 и получил 19 писем, связанных с дебатами. В ноябре 1875 г. он давал свои показания Королевской комиссии по изучению вопроса о vivisection, которые были занесены в протокол. Вплоть до самой своей смерти Дарвин был втянут в дебаты о vivisection. Из последнего письма на эту тему, отправленного в феврале 1882 г., мы видим, что мнение Дарвина не изменилось: «Нужно защищать животных, не нанося при этом вред науке».

Ключевые слова: Чарльз Дарвин, vivisection, физиология, парламент, Королевская Комиссия, прогресс науки.

Во второй половине XIX в. в Англии был принят парламентский закон, регулирующий деятельность физиологов, а именно лабораторные исследования с использованием животных. Этот закон не устраивал ученых, и в частности Дарвина, который, как мы увидим ниже, сам принимал непосредственное участие в разработке законодательства в этой области. Не менее интересен и тот факт, что письмо написано уже после принятия закона, следовательно, дебаты не прекратились и, значит, оппозиция научным исследованиям тоже не была удовлетворена законом, а Чарльз Дарвин не прекратил участвовать в этих дебатах. Ну и самое последнее, но не менее важное для нас — это то, что письмо дает нам представление о двух чертах характера Чарльза Дарвина: его любви к животным и его любви к науке. Любви Дарвина к животным стоит посвятить отдельное исследование, а сейчас хотелось бы остановиться на втором пристрастии нашего героя, ведь именно оно заставило Дарвина втянуться в то, что Джанет Браун назвала «последним большим медицинским скандалом века» (Browne, 2002, p. 418), а именно — в полемику о vivisection.

Проблема vivisection — это отнюдь не второстепенный сюжет в истории науки XIX столетия. Вряд ли этот сюжет можно разобрать в одной статье, и мы не будем этого делать. О роли антиvivisectionных выступлений в истории физиологии или биомедицинской науки, как ее называют в зарубежной историографии, написаны

тома¹. Примечательно, что все эти работы по истории викторианской науки или антививисекционного движения включают главу о роли Дарвина в дебатах. В то же время практически все наиболее подробные биографические работы о Дарвине включают историю с полемикой об опытах на животных². Все это указывает на то, что роль Чарльза Дарвина во всей этой истории с антививисекционными биллями и протестом научного сообщества — ключевая. И не только потому, что Дарвин был частью научного мира и человеком, чей вес в обществе и в общественном мнении был очень велик. Но и потому, что отчасти аргументы партии, противостоявшей Дарвину и его друзьям, были почерпнуты из тех самых теорий, которые Дарвин предложил миру и которые этот мир изменили раз и навсегда.

Книга Дарвина «Происхождение человека», изданная в 1871 г., развенчала убеждение о том, что человек и животные различны по своей природе и дала прекрасные аргументы тем, кто направил все силы на защиту животных от жестокого с ними обращения. Ведь если человек и животные имеют общее происхождение, то значит знаменитый вопрос Иеремии Бенета «а могут ли они страдать?» (Введение в принципы морали и закона, 1789) получил однозначный ответ. А если животные способны страдать, то вовсе не удивительно, что среди викторианцев нашлось немало сострадавших им. Тем более что почва для движения была подготовлена. Точка зрения, что животные не отличаются от человека, появилась за много лет до «Происхождения человека». Притчи об уме зверей, их преданности, альтруизме и родительской заботе были стары как мир и в первой половине XIX в. стали снова популярны. Представления о том, что и в людях бывает звериная грубость, бытовали благодаря рассказам путешественников о диких племенах на открытых новых землях. Таким образом, дарвинизм был торжественно явлен миру в тот момент, когда некоторые люди уже начали заполнять концептуальный пробел между человеком и животными (Ryder, 1989, p. 157). Поэтому скандал вокруг вивисекции и занимает такое важное место в истории викторианской науки, что он показал связь этой науки с обществом во всем многообразии аспектов социальной и когнитивной истории.

Тем не менее среди работ по истории дарвинизма и британской науки XIX в. на русском языке мы вообще не встречаем упоминаний об этом сюжете. А в советской историографии находим лишь вскользь сделанные описания в комментариях к публикациям избранных писем и дневников Дарвина. В очень коротком примечании С. Л. Соболя к опубликованному в 1957 г. на русском языке дневнику работы

¹ Наиболее яркие примеры исторических исследований на эту тему: Vivisection in Historical Perspective / ed. by N. A. Rupke. L., 1987; French, R. D. Antivivisection and Medical Science in Victorian Society. Princeton, 1975; Turner J. Reckoning with the Beast. Baltimore, 1980; Victorian Science in Context / ed. by B. Lightman. Chicago ; L., 1997; Rowan A. N. Of Mice, Models and Men: A Critical Evaluation of Animal Research. Albany : Albany : State University of New York Press, 1984; Bynum W. E. Science and the Practice of Medicine in the Nineteenth Century. L., 1994; Desmond A. The Politics of Evolution. Morphology, Medicine and Reform in Radical London. Chicago, 1989.

² Среди биографических работ о Ч. Дарвине об эпизоде с антививисекционной кампанией упоминается в кн.: Bowlby J. Charles Darwin: A New Life. N. Y. ; L., 1992; Browne J. Charles Darwin: The Power of Place. Volume II of A Biography. L., 2002; Desmond A. & Moore J. The Life of a Tormented Evolutionist. N. Y. ; L., 1994; Ирвин У. Обезьяны, ангелы и викторианцы. Гексли и эволюция. М., 1973.

и жизни Дарвина за 1838–1881 гг. мы читаем о том, что Дарвин «выступил вместе с рядом выдающихся английских биологов и врачей против антививисекционистов» (Дарвин, 1957, с. 244). О том, какая история стоит за этим комментарием, мы расскажем в данном материале.

История, предшествовавшая выступлению Дарвина перед Королевской комиссией, уходит корнями в самое начало 1870-х гг., когда в Англии разразилось то, что многие исследователи называют «антививисекционной лихорадкой» (Rachels, 1991, p. 214). Друг и товарищ Дарвина Т. Г. Гексли³ в свойственной ему острой манере говорил, что само слово «вивисекция», которое применялось ко всем без исключения опытам не зависимо от того, резали в них ножом или нет, вызывало у многих помрачение рассудка (Life... 1900, vol. I, p. 427). Сам Гексли, будучи президентом Британской ассоциации за прогресс науки, еще в 1870 г. подвергался резким нападкам за то, что высказался в защиту французского физиолога Браун Секара и в 1871 г. инициировал создание специальной комиссии для составления правил проведения экспериментов на животных и сбора доказательств в пользу допустимости этих экспериментов. Некоторые считают, что свод правил, содержащихся в резолюции Британской ассоциации, довольно хорошо регулировал проведение опытов на животных (Browne, 2002, p. 419). Тем не менее британские физиологи столкнулись с враждебным отношением к себе не только со стороны общественности и сентиментально настроенных кругов, но и со стороны практикующих врачей, клиницистов, многие из которых несколькими годами позже подписали меморандум против вивисекции. Вопрос об авторитетах в науке — старой школы сравнительной анатомии и нового экспериментального направления — подливал масла в огонь, разожженный деятелями Королевского общества предотвращения жестокости к животным (RSPCA⁴) (Desmond, 1989, p. 190).

Уже тогда этот вопрос привлек внимание Дарвина, потому что его мнением, как биолога и национального героя, интересовались все стороны конфликта. Наиболее широко известно и цитируемо письмо Дарвина профессору Эдвину Рю Ланкестеру от 22 марта 1871 г.: «Вы спрашиваете моего мнения о вивисекции. Я вполне согласен, что она допустима в настоящих исследованиях по физиологии; но только не для одного лишь проклятого и отвратительного любопытства. Эта тема приводит меня в ужас, поэтому я больше не скажу ни слова, а то не смогу уснуть сегодня» (Life... 1888, vol. III, p. 200).

Фрэнсис Дарвин (сын и первый биограф Чарльза Дарвина) пишет, а вслед за ним повторяют и многие исследователи, что антививисекционная агитация стала особенно активной в 1874 г. Действительно, термин «вивисекция» внезапно заполнил страницы многих периодических научных изданий и журналов разного характера. Толчком к этому послужил ряд событий. Джон Бурдон Сандерсон, работой которого восхищался Чарльз Дарвин и с которым он позже вел большую переписку, опубликовал в 1873 г. учебник «Руководство для физиологической лаборатории», из которого читателям стало известно о методах обучения молодых экспериментаторов, что вызвало у многих негативную реакцию. Апогеем же стала история,

³ Фамилия дана в общепринятой в СССР и России транскрипции; более точно было бы — Хаксли.

⁴ Royal Society for Prevention of Cruelty to Animals. Первое в мире общество защиты животных от жестокого обращения; основано в Лондоне в 1824 г.

произошедшая на Конгрессе Британской медицинской ассоциации, проходившем в Норвиче в 1874 г. Критике снова, как и в случае с Браун Секаром, подверглось поведение французских вивисекторов. Британская медицинская ассоциация позволила Магнану⁵, бывшему ученику Ф. Мажанди, продемонстрировать опыт по изучению влияния алкоголя на организм, который заключался во вскрытии собаки, в организм которой предварительно был введен абсент. Этот опыт шокировал английских коллег. Собрание закончилось взрывом беспорядков, и против французского невролога Магнана было заведено дело в суде.

Инициатором судебного разбирательства стало RSPCA, а свидетелем был вызван сэр Уильям Фергюссон, участник этого конгресса, член Королевского общества, королевский лейб-хирург, который описал «ужасную науку, стенания собак и их агонию» (цит. по: Ryder, 1989, p. 106). Процесс велся в соответствии с поправками 1849 г. к закону от 1822 г.⁶ Дело развалилось, так как Магнан быстро сбежал в свою страну, но события получили широкую известность. Вследствие этой шумихи на арену борьбы с вивисекцией снова вышла известная деятельница викторианской эпохи феминистка и писательница Фрэнсис Пауэр Кобб, которая раньше уже была инициатором конфликта, связанного с деятельностью физиолога Морица Шиффа в его лаборатории в Италии⁷. Спустя десять лет после меморандума по делу Шиффа, она написала второй меморандум о возрастающем числе опытов, проводимых в Англии, ссылаясь на дело Магнана. Этот меморандум подписали 78 практикующих врачей, многие пэры и священники и такие выдающиеся викторианцы, как кардинал Маннинг, лорд Шефтсбери, Джон Брайт, Томас Карлайль, Альфред Теннисон,

⁵ Джанет Браун (Browne J., 2002) утверждает, что это был Валентин Магнан, а не Юлжин Магнан, как написали в «Британском медицинском журнале» в 1875 г. (British Medical Journal, 1875, № 2, p. 741–754).

⁶ Акт о жестоком обращении с животными 1849 г. — это был акт парламента (12 & 13 Vict., c. 92), который полностью назывался «Закон о более эффективном предотвращении жестокости к животным». Этот акт аннулировал два предыдущих акта, а именно акт от 1822 г. о жестоком обращении со скотиной и акт о жестоком обращении с животными от 1835 г. В нем повторились все пункты жестокого обращения: избивание, оставление без лечения, слишком быстрая езда, унижение и пытки, — и был введен максимальный штраф 5 фунтов и компенсация за причиненный ущерб до 10 фунтов. Этот акт был расширен и дополнен поправками в акте о жестоком обращении с животными 1876 г. Акт о жестоком обращении с животными 1876 г. — это акт парламента (39 & 40 Vict. Public Acts, c. 77), который наложил ограничения на проведение экспериментов на животных, введя систему официального лицензирования и тем самым дополняя акт 1849 г. Его полное название «Акт, дополняющий Закон, относящийся к жестокому обращению с животными (15 августа 1876)». Этот акт спустя 110 лет был заменен на акт от 1986 г. о животных в научных процедурах. Суть поправок к акту 1849 г.: любой, кто проводит или принимает участие в проведении любых экспериментов на животных, в которых подразумевается причинение боли, будет признан виновным в нарушении этого акта. На него будет наложен штраф: если это первый случай нарушения, то не более 50 фунтов, а если второй или любой последующий раз, то, по усмотрению суда, который ведет дело, будет наложен штраф, не превышающий 100 фунтов, или же виновный будет подвергнут тюремному заключению на срок, не превышающий 3 месяцев.

⁷ Подробно этот сюжет описан в статье, посвященной истории экспериментальной физиологии во Флоренции и Морицу Шиффу: *Guarnieri P. Moritz Schiff (1823–96): Experimental Physiology and Noble Sentiment in Florence // Vivisection in Historical Perspective / ed. by N. A. Rupke. L., 1987. P. 105–122.*

Джон Раскин и Роберт Браунинг, который в частности писал: «Я лучше приму смерть, чем позволю мучить собаку или кошку, чтобы избавить меня от приступов боли» (цит. по: Cobbe, 1894, vol. 2, p. 16).

В январе 1875 г. Ф. П. Кобб представила свой меморандум совету RSPCA. Был создан подкомитет, в котором Джон Колам начал собирать свидетельства о болезненных экспериментах из источников, опубликованных в научных журналах. Как раз в эти дни в газете *Morning Post* напечатали письмо бывшего ученика Клода Бернара — доктора Джорджа Хоггана⁸. Письмо произвело еще более глубокое впечатление на общественность. Воспользовавшись этим, Кобб начала активно готовить проект закона об ограничении вивисекции, и в этом ей помогал Ричард Хаттон, редактор журнала *"Spectator"*. Заручившись поддержкой бывшего министра внутренних дел Роберта Лоу и лорда главного судьи Коулриджа, Кобб удалось с помощью лорда Хартисмера представить 4 мая в Палате лордов «Билль для регулирования практики вивисекции». А через неделю, 12 мая, другой билль на ту же тему был представлен в Палате общин членом парламента Лайоном Плейфером. В результате, из-за того, что было представлено два противоречащих друг другу билля, правительство решило назначить Королевскую комиссию для подробного изучения вопроса. Комиссия собралась в начале лета 1875 г. под председательством вице-президента RSPCA лорда Эдварда Кардуэлла, второй вице-президент Общества, член парламента В. Е. Фостер, тоже вошел в состав комиссии. Кроме того, там были еще лорд Винмарли и член парламента Дж. Б. Карслейк, а научное сообщество было представлено профессорами Т. Г. Гексли и Эриком Эрихсенем.

Дарвин был хорошо знаком с Ф. П. Кобб, и о ее намерениях он узнал из петиции, которую она прислала ему на подпись и которую он не только не подписал, но и сразу сел за подготовку встречного документа. Это произошло в самом начале 1875 г., так как уже 4 января он писал дочери Генриетте, стороннице антививисекционной партии, о том, что он получил от Кобб петицию на подпись, но не подписал ее из-за содержащихся в ней нападок на Вирхова за его опыты с трихнином (*Life...* 1888, vol. III, p. 202–203).

Дарвин, настроенный решительно, сел за составление встречной петиции, чтобы «защитить не только животных, но и науку физиологии». Его друзья из физиологов были ошеломлены таким усердием с его стороны, однако они с энтузиазмом восприняли его начинание. Все они подписали петицию, как только получили ее по почте. И хотя реакция на его петицию была положительной, в частности Дж. Д. Гукер⁹ — президент Королевского общества — подписал ее, Дарвин все же считал разумным подготовить еще и билль для предложения в парламенте.

О том, как сильно Дарвин был увлечен этой работой, говорит его обширная переписка на тему вивисекции в этот период. Из писем, опубликованных Фрэнсисом Дарвином и неопубликованных, находящихся в разных архивах, видно, что в 1875 г. — когда шла предварительная работа по законопроекту, Дарвин отослал 22 письма и получил 19 писем, в которых обсуждалась тема вивисекции. Следующим годом, когда уже работала Королевская комиссия, а затем и закон был принят

⁸ *Morning Post*. 1875. February 1.

⁹ Фамилия дана в общепринятой в СССР и России транскрипции; более точно было бы — Хукер.

парламентом, датировано всего 5 писем, связанных с полемикой — 2 письма к Дарвину и 3 написанных им.

Начиная с апреля 1875 г. в его переписке очерчивается круг постоянных корреспондентов, в числе которых — Т. Г. Гексли, Дж. Бурдон Сандерсон, Ричард Личфилд (юрист, муж Генриетты, дочери Дарвина) и Лайон Плейфер. Дарвин также не стеснялся пользоваться своим положением и писал, чтобы заручиться поддержкой, лорду Дерби и министру внутренних дел Р. А. Кроссу.

Билль, представленный в парламенте Плейфером, как оказалось, не был тем самым биллем, черновик которого Ричард Личфилд разработал по просьбе Дарвина. Плейфер настойчиво предлагает сделать более гуманную преамбулу к законопроекту и все более склоняется к компромиссу с тем, что предлагают антививисекционисты при активной поддержке королевы Виктории. Дарвину и его друзьям удалось провести встречный билль, который привел к такому хаосу, что правительству ничего не оставалось, кроме как назначить Комиссию для более глубокого изучения этого вопроса, которое откладывало принятие закона еще как минимум на год. И как мы знаем, Гексли с готовностью ринулся в эту комиссию.

Поразительно, что большинство свидетелей, опрошенных Королевской комиссией, выразило в целом обеспокоенность той неоправданной, на их взгляд, жестокостью, которая творилась в физиологических лабораториях. Даже те, кто не признавал проблему вивисекции в Англии, были готовы признать в своих показаниях, что «во Франции дело зашло слишком далеко». Даже Бурдон Сандерсон считал, что «есть вещи, которые недопустимы с точки зрения гуманности» (цит. по: Ryder, 1989, p. 109). Негодование и протест были вызваны единственными показаниями, которые дал доктор Эммануэль Кляйн, получивший образование в Вене у профессора Страйкера и работавший в Лондоне преподавателем Медицинской школы при больнице Св. Варфоломея. Доктор Кляйн заявил Комиссии, что он никогда не использует наркоз в своих экспериментах, а если и использует, то лишь во время демонстраций опытов студентам, ради их удобства (цит. по: Vuyvan, 1979, p. 86–87).

Королевская комиссия, как сообщил Гексли, пожелала, чтобы Чарльз Дарвин дал свои показания по рассматриваемому вопросу. От Дарвина, собственно, требовалось лишь подтвердить для протокола то, что он и так постоянно заявлял по поводу конфликта науки и защитников животных и что уже было им изложено в его письмах к лорду Кардуэллу. Поскольку основной тезис Дарвина был довольно краток — защитить животных, не навредив науке физиологии, то и процедура его опроса не заняла много времени. Жена Дарвина Эмма писала в письме сыну Леонарду в Новую Зеландию, что «поскольку к тем словам ему нечего было больше добавить, то на все хватило десяти минут» (Emma Darwin, 1915, vol. 2, p. 220). Она сообщала также, что с Дарвином обращались как с графом — лорд Кардуэлл лично приехал за ним домой и потом проводил до дома, выразив на прощанье благодарность. Дарвин был польщен тем, что его мнение настолько важно, что его пожелали получить для протокола. В этих показаниях Дарвин выразил свое абсолютное убеждение, что физиология может достичь прогресса только посредством экспериментов на живых животных, однако на последний вопрос он однозначно ответил, что проведение опытов без наркоза в том случае, когда тот же самый опыт мог быть

проведен с наркозом, или, говоря короче, причинение животному боли, в которой нет совершенно никакой необходимости, заслуживает отвращения и омерзения¹⁰.

Некоторые исследователи отмечают, что в этом интервью позиция Дарвина звучит неопределенно (Ryder, 1989, p. 155). С одной стороны, он говорит, что не понимает возражений против убийства животных (если только они не исходят от индуса), а с другой — питает отвращение к боли, которая с этим убийством связана. Может даже сложиться ощущение, что Дарвину неловко давать показания, об этом говорят его краткие и намеренно сдержанные ответы в начале интервью и прорвавшееся в конце как бы «накипевшее», где он ссылается на «эту страну», имея в виду, скорее всего, увлечение большей части средних и верхних слоев английского общества охотой. В то же время позиция Дарвина в отношении бессмысленного причинения животным страданий звучит отчетливо: это омерзительно. Он даже употребляет два слова с одинаковым значением в своем ответе. Эту особенность манеры речи Ч. Дарвина упоминает Фрэнсис Дарвин, комментируя автобиографические записки отца. Он пишет, что эта особая манера говорить с преувеличением придавала его словам «благородный дух глубокой убежденности», как, например, когда он давал показания перед Королевской комиссией по вивисекции (Darwin, 1949, p. 116).

Трудно сказать, какую роль сыграли показания Дарвина в тех рекомендациях, которые вынесла Комиссия в своем отчете. Известно, что эти рекомендации показались неудовлетворительными представителям научного сообщества. Видимо, нельзя сказать, что мнение Дарвина рассматривалось как источник для подобных рекомендаций. Имени Дарвина нет в списке тех, кто высказался «более или менее против вивисекции» (Royal Commission, 1876, p. 350). Зато в этом списке значатся имена: сэра Чарльза Белла, проф. Оуэна, доктора Уотсона, доктора Абернети, доктора Йео, нескольких представителей «Британского медицинского журнала» (British Medical Journal), доктора Эппса и мистера Брантона, который через несколько лет станет одним из инициаторов учреждения Фонда для защиты исследований, которые оказались под угрозой вследствие принятого на основании рекомендаций Комиссии закона.

В отчете Комиссии, который был опубликован 8 января 1876 г., было сказано, что полный запрет вивисекции был бы неразумным, поскольку исследования порой облегчают человеческую боль, и, кроме того, привел бы к эмиграции ученых в Европу, так что пользы животным это бы не принесло. Тем не менее Комиссия сочла, что необходимо лицензирование как для фундаментальных исследований, так и для демонстрации в учебном процессе. После такого «нейтрального», а точнее сказать, недостаточно радикального отчета обе стороны конфликта засели за составление новых биллей.

К лету 1876 г. Дарвин явно устал от этой полемики, однако остальные «лоббисты» только начали проявлять настоящую активность. Им повезло: во время рассмотрения антививисекционного законопроекта лорда Карнарвона срочно отозвали из Лондона к умирающей матери и его отсутствие оказалось достаточно долгим. Физиологи этим воспользовались. Медицинский совет, вооруженный подписями 3000 представителей

¹⁰ Полный перевод свидетельских показаний Ч. Дарвина перед Королевской комиссией по вивисекции опубликован на с. 57–59 в статье: *Берегой Н. Е.* Чарльз Дарвин, вивисекция и история викторианской науки // *Историко-биологические исследования.* 2009. Т. 1. № 1. С. 49–65.

медицинской профессии, в спешке провел переговоры с Ричардом Кроссом, подав иск об изменении билля. Лорд Солсбери, позже ставший премьер-министром, оказал поддержку Бурдону Сандерсону и его союзникам, к которым теперь примкнул и Эрнест Харт, редактор «Британского медицинского журнала» (*British Medical Journal*). Британская медицинская ассоциация тоже поддержала «экспериментаторов». Все это поставило министра внутренних дел в затруднительное положение и заставило уступить ученым, несмотря на депутацию с другой стороны, где на него давили лорд Хэрроуби, епископ Глостерский и кардинал Маннинг.

10 августа 1876 г. Кросс ввел в парламент новый билль, на который была получена королевская санкция лишь пять дней спустя. Этот билль значительно отличался от того, на что рассчитывали антививисекционисты. Они были разочарованы, но лорд Шефтсбери уговаривал их согласиться с ослабленным биллем, хотя бы как со схемой, в которую позже можно будет вписывать поправки, которые, однако, никогда за всю историю существования этого закона не были вписаны, а потому закон этот, хотя и существенно ограничивал свободу экспериментальной физиологии, воспринимался в обществе как «хартия вивисекторов»¹¹. Так родился акт 1876 г., основными пунктами которого были: ограничение на любой эксперимент, подразумевающий причинение боли живому позвоночному животному; ограничение на использование вивисекции в учебном процессе (лицензирование); обязательная наркотизация подопытного и т. д.¹²

Любопытно, что этот закон не удовлетворил ни одну из сторон конфликта. Дарвин же, имея огромный вес в обществе, был желанной фигурой в обоих лагерях, которые хотели заполучить его себе в качестве «знаменосца». В срочном порядке было создано Физиологическое общество, которое избрало Дарвина своим почетным членом. Но и противоположный лагерь не оставлял попыток заручиться поддержкой Дарвина. Об этом говорят нам письма, которые Дарвин отправлял в течение нескольких последующих лет. В 1877 г. он просит сына Фрэнсиса написать от его имени о том, что он не желает присоединяться к повторной депутации по вопросу вивисекции, и снова его аргумент, все тот же самый, что «нужно защищать физиологию точно так же, как животных».

В августе 1881 г. Дарвин снова был приглашен в качестве фигуры общественного значения. В этот раз в качестве почетного гостя на Медицинском конгрессе, проводимом в Лондоне. Дело было не только в его знаменитости, хотя она и стала главной причиной его приглашения. Дарвин не так давно снова втянулся в дело о вивисекции, написав письмо в «Таймс», где его слова о том, что «бесчисленную пользу скоро можно будет почерпнуть из физиологии», вызвали наплыв возражений от Ф. П. Кобб, Ричарда Хаттона, лорда Шефтсбери и Джорджа Джесси. В то же время они стали неожиданной удачей для науки. Дарвин вдруг оказался самой подходящей фигурой, чтобы прошествовать перед светилами медицины, обязанными прибыть на конгресс.

К этому периоду относится переписка Дарвина с Дж. Роменсом и Лаудером Брантоном, который стал, как мы уже писали выше, одним из основателей Фонда

¹¹ Подробнее о том, как из среды антививисекционистов 1870-х гг. возникло движение аболиционистов, недовольных актом 1876 г., а также о дальнейшей судьбе этого закона и замещении его другим актом в 1986 г. см.: *Hampson J. Legislation: A Practical Solution to the Vivisection Dilemma? // Vivisection in Historical Perspective / ed. by N. A. Rupke. L., 1987. P. 315.*

¹² http://www.tcd.ie/BioResources/documents_general/explanty.htm (пер. — Н. Е. Бегерой).

защиты исследований в связи с делом доктора Феррье, против которого в ноябре 1881 г. представители Антививисекционного общества завели судебное дело в исполнение акта 1876 г. Обвинение строилось на том, что Феррье проводил эксперименты без лицензии, а суть экспериментов состояла в изучении функций мозга на обезьяне. В научном мире симпатии к Феррье были велики, и в письмах мы видим, как обеспокоен Дарвин фактом этого разбирательства. Он обращался к Брантону с просьбой помочь ему сдать деньги по подписке на оплату защиты доктора Феррье в суде, на что Брантон ответил, что эти расходы уже взяла на себя Британская медицинская ассоциация (More Letters, 1903, vol. II, p. 437–440).

Вплоть до самой своей смерти Дарвин был втянут в дебаты о вивисекции. Последнее письмо, адресованное Лаудеру Брантону, Дарвин отправил в феврале 1882 г. Хронологически в этой полемике для Чарльза Дарвина оно последнее. Если мы посмотрим на его содержание, то оно как будто бы соответствует духу всех прочих аргументов, уже приводившихся в этих дебатах и письмах. Дарвин спрашивает, читал ли Брантон статью об этике боли в журнале “Fortnightly Review” и статью в журнале “Cornhill Magazine”, которая символично называлась «Последнее слово о вивисекции». Он пишет, что согласен почти со всем, а это значит, что мы снова видим ту сторону его личности, где царит милосердие и любовь к животным. Но он тут же добавляет, что не может принять мысли автора о том, что нельзя проводить никаких опытов, если они не принесут немедленной пользы. Дарвин считает такой подход «гигантской ошибкой, противоречащей всей истории науки» (Life... 1888, vol. III, p. 210). Здесь мы вновь видим, как другая черта личности Дарвина — его трепетное отношение к науке и научности — берет верх. И нам остается лишь догадываться, что на самом деле чувствовал Чарльз Дарвин в отношении живых существ, которых он наделил сознанием и способностью страдать; верил ли он в прогресс любой ценой, и была ли эта непоколебимость в отношении научного прогресса обусловлена его заботой о будущих поколениях человечества или же любовью к чистому фундаментальному знанию.

Литература

- Берегой Н. Е. Чарльз Дарвин, вивисекция и история викторианской науки // Историко-биологические исследования. 2009. Т. 1. № 1. С. 49–65.
- Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера (Автобиография). Дневник работы и жизни. М. : Изд-во Акад. наук СССР, 1957. 251 с.
- Ирвин У. Обезьяны, ангелы и викторианцы. Гексли и эволюция. М. : Молодая гвардия, 1973. 463 с.
- Bowlby J. Charles Darwin: A New Life. N. Y. ; L. : W. W. Norton & Company, 1992. 511 p.
- Browne J. Charles Darwin: The Power of Place. Vol. II of A Biography. L. : Jonathan Cape, 2002. 591 p.
- Bynum W. E. Science and the Practice of Medicine in the Nineteenth Century. Cambridge : Cambridge University Press, 1994. 280 p.
- Cobbe F. P. Life of Frances Power Cobbe. L. : Richard Bently, 1894. Vol. 1, 2.
- Darwin Ch. Autobiography of Charles Darwin. With two appendices comprising a chapter of reminiscences and a statement of Charles Darwin's religious views by his son sir Francis Darwin. L. : Watts & Co, 1949. 154 p.
- Darwin E. A century of family letters, 1792–1896 / ed. by H. Litchfield. L. : John Murray, 1915. Vol. 2. 326 p.
- Desmond A. The Politics of Evolution. Morphology, Medicine and Reform in Radical London. Chicago : Univ. of Chicago Press, 1989. 503 p.

- Desmond A., Moore J.* The Life of a Tormented Evolutionist. N. Y. ; L. : W. W. Norton & Company, 1994. 808 p.
- French R. D.* Antivivisection and Medical Science in Victorian Society. Princeton, New Jersey : Princeton University Press, 1975. 425 p.
- Life and Letters of Charles Darwin. L. : John Murray, 1887. Vol. III. 424 p.
- Life and Letters of Thomas Henry Huxley. By his son Leonard Huxley. L. : Macmillan, 1900. Vol. I. 458 p.
- More Letters of Charles Darwin. By Francis Darwin. L., 1903. Vol. II. 508 p.
- Rachels J.* Created from Animals: The Moral Implications of Darwinism. N. Y. : Oxford University Press, 1991. 256 p.
- Rowan A. N.* Of Mice, Models and Men: A Critical Evaluation of Animal Research. Albany : State University of New York Press, 1984. 323 p.
- Royal Commission on Vivisection Report. With Minutes of Evidence and Appendix. L. : Printed by George Edward Eyre and William Spottiswoode, printers to the Queen's most excellent majesty, for Her Majesty Stationery Office, 1876. 1397 p.
- Ryder R. D.* Animal Revolution: Changing Attitudes toward Speciesism. Oxford : Basil Blackwell, 1989. 284 p.
- Turner J.* Reckoning with the Beast. Baltimore : John Hopkins Univ. Press, 1980. 224 p.
- Victorian Science in Context / ed. by B. Lightman. Chicago ; L. : Univ. of Chicago Press, 1997. 489 p.
- Vivisection in Historical Perspective / ed. by N. A. Rupke. L. : Routledge, 1987. 373 p.
- Vyvyan J.* In Pity and in Anger: A Study of Use of Animals in Science. L. : Michael Joseph, 1979. 167 p.

Charles Darwin's Attitude towards Vivisection and Anti-Vivisectionists

N. E. Beregoi

St. Petersburg Branch of the Institute for the History
of Science and Technology named after S. I. Vavilov
St. Petersburg, Russia: beregoi@mail.ru

The vivisection is not a side issue in the history of science of the 19th century. The role of Charles Darwin is crucial in this story. In 1870-s England faced what was called by many a "vivisection agitation". Darwin refused to sign a petition against laboratory experiments on living animals because the proposed system of licensing was from his point of view, too restrictive. He was very enthusiastic when he began to compose a counter-petition. The voluminous correspondence that remained from that period tells us how much he was involved in this debate. In the year 1875 when major controversy took place, Darwin wrote 22 and received 19 letters regarding this question. In November 1875 he gave his evidence before the Royal Commission on vivisection, and it was recorded for the minutes. From the next year when the Bill on vivisection was passed in the Parliament we have only 5 Darwin's letters where vivisection was mentioned. Charles Darwin was involved in polemics in some way or another until his last days, and his correspondence shows us that he had not changed his mind over years. In February 1882 he repeated his main argument again "we should protect the science as well as animals".

Keywords: Charles Darwin, vivisection, physiology, Parliament, Royal Commission of vivisection, progress of science.

ИЗДАНИЯ «ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ» Ч. ДАРВИНА В РОССИИ И СССР

М. Б. Конашев, А. В. Полевой

Санкт-Петербургский филиал Института истории
естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН
Санкт-Петербург, Россия: mbkonashev@mail.ru

В работах по истории эволюционной биологии вплоть до настоящего времени основное внимание уделялось происхождению эволюционной теории Дарвина, а также ее восприятию и развитию в разных странах, включая Россию. При этом история знакомства читающей российской публики (в первую очередь ученых) с работами Дарвина, в том числе история перевода и издания на русском языке его самого известного труда, была освещена лишь фрагментарно. В статье проанализировано, каким образом, в какой степени и в какой форме дарвиновская эволюционная теория повлияла на развитие биологии в России.

Ключевые слова: эволюционная теория Ч. Дарвина, издания «Происхождение видов», русский перевод в досоветский и советский период.

Влияние эволюционной теории Ч. Дарвина, изложенной в книге, по названию посвященной происхождению видов (Darwin, 1859), на отечественных биологов в предельно кратком виде может быть выражено известным высказыванием К. А. Тимирязева о России как второй родине дарвинизма. Причем СССР, в отличие от постсоветской России (Конашев, 2008б), ею оставался (Полянский, 1977; Gall, Konashev, 2008). Правда, в создании и развитии современной эволюционной теории лидирующую роль играли, безусловно, США. Но первооснователем ее в США все же был наш соотечественник — Ф. Г. Добржанский (Конашев, 1996; Конашев, 2008а). Значительно уступая по количеству и качеству эволюционных исследований своему основному конкуренту в геополитической сфере, СССР был, несомненно, впереди всех других стран по тому, какое место занимала эволюционная теория Ч. Дарвина в образовании и идеологии, включая партийно-государственную пропаганду (Соболь, 1957; Воронцов, 1984).

Вплоть до настоящего времени в исследованиях по истории эволюционной биологии основное внимание уделялось происхождению эволюционной теории Ч. Дарвина, а также ее восприятию и развитию в разных странах, в том числе в России (Гайсинович, 1982; Георгиевский, 1983; Георгиевский, Хахина, 1996; Ипатова, 1970; Rogers, 1973; Todes, 1987). Лишь фрагментарно освещенной оставалась история знакомства читающей российской публики, в первую очередь научной, с работами Дарвина, в том числе история перевода и издания на русском языке самого знаменитого труда ученого. Однако для понимания того, каким образом, в какой степени и в какой форме эволюционная теория Ч. Дарвина повлияла на развитие биологии в России, прежде всего на становление и развитие эволюционной мысли, эволюционных программ и исследований, выяснение данной истории имеет особое значение. В том числе потому, что в современной отечественной и зарубежной исторической, политологической, философской и даже историко-биологической литературе, не говоря уже о литературе художественной и публицистике, до сих пор вновь и вновь возникает и активно обсуждается, подчас с явными перегибами, тема своеобразия или специфики развития

России, включая своеобразие развития российской науки, в особенности советского периода, получившей в ряде публикаций даже название «сталинистской» или «красной» (Krementsov, 1997; Сойфер, 1998). Поэтому определение и описание конкретно-исторического механизма воздействия теории Ч. Дарвина на развитие биологической и общественной мысли в России, отдельных элементов этого механизма способствовало бы не только снятию ряда возникающих при таком подходе вопросов, в том числе надуманных, но и возвращению, хотя бы неполному, соответствующих дебатов в «пространство» собственно научной аргументации.

Если воспользоваться современной терминологией, то основными информационными каналами знакомства научного и иных сообществ России середины XIX в. с новой научной теорией тогда были три: 1) личная переписка; 2) статьи и иного рода сообщения в газетах и журналах, то есть СМИ того времени; 3) первоисточник, то есть непосредственно информационный носитель новой научной теории. Все три канала исправно работали в России, но по сравнению с Западной Европой находились под более суровым цензурным контролем, являвшимся одним из главных инструментов ограничения свободы печати со стороны государства. После революций 1848 г. царская цензура ужесточилась и стала особенно суровой по отношению к литературе, поступающей из «вольнодумной» Европы (Choldin, 1985; Жирков, 2001). Это «своеобразие» и отразилось в первую очередь на том, как знакомился российский ученый и обычный любознательный читатель с теорией Дарвина. «Происхождение видов» в переводе на русский язык было опубликовано впервые и позднее без каких-либо серьезных цензурных препятствий, но практически тотальный характер имела цензура тех книг и статей, в которых популярно излагалась теория Ч. Дарвина (Ковалев, 1959; Харахоркин, 1960). По мнению цензоров, популяризация сочинений Ч. Дарвина, несомненно, была направлена против истин христианской веры, учения и достоинства православной церкви, семейных устоев и общественной нравственности в целом (Конашев, 2005).

Но и не подвергшийся цензуре научный труд Ч. Дарвина все же столкнулся в России с другим, уже культурным, своеобразием. Первый русский перевод «Происхождения видов», сделанный С. А. Рачинским (Дарвин, 1864), по сути так и не стал главным источником знакомства с теорией Ч. Дарвина. Читающая публика познакомилась с книгой Дарвина уже в 1860 г., но в немецком переводе. Именно этот немецкий перевод «прочли многие русские ученые и публицисты, и книга стала настольной», причем ею «продолжали пользоваться много после появления в 1864 г. русского перевода» (Чайковский, 1984, с. 88). Произошло же это потому, что в XIX в. в России мало кто читал по-английски и за английской научной литературой «следили слабовато, первые оригинальные издания „Происхождения видов“ в Россию почти не попали» (там же, 1984, с. 88).

Каким именно изданием при переводе пользовался С. А. Рачинский, так и осталось фактически невыясненным. До второго перевода «Происхождения видов» «трижды (1864, 1865, 1873) издавался перевод Рачинского, выполненный с американского издания 1860 года (хотя в 1861–1872 гг. Дарвин подготовил и издал еще 4 оригинальных издания)» (Чайковский, 1983. С. 100–101). При этом перевод Рачинского явно «испытал влияние 1-го немецкого перевода» (Чайковский, 1984, с. 88). Естественно возникают вопросы: почему С. А. Рачинскому понадобилось (или пришлось?) делать перевод именно с американского, а не с оригинального английского и зачем была нужна сверка с немецким?

На второй вопрос ответ как будто есть: «Для континентальной Европы 1-е немецкое издание „Происхождения видов“ сыграло примерно ту же роль, что и 2-е английское для Англии и 2-е американское для Северной Америки: именно в этих вариантах ученый и неученый мир знакомился с книгой, ознаменовавшей переворот в науке» (там же, с. 88). Иначе говоря, С. А. Рачинский переводил Дарвина, руководствуясь тем смыслом переводимой книги, а точнее, той интерпретацией этого смысла, который был уже задан ее немецким переводом Бронна. В результате российский читатель, не владевший английским, читал фактически немецкую, бронновскую версию теории эволюции Дарвина, и именно эта версия воспринималась как адекватное или истинное изложение теории Дарвина на русском языке до издания в 1896 г. второго перевода. Этот второй перевод появился в двух вариантах, один из которых был осуществлен М. Филипповым, а другой — К. А. Тимирязевым вместе с М. А. Мензбиром, А. П. Павловым и И. А. Петровским. Оба перевода были сделаны не с 1-го, а с последнего, 6-го издания (Дарвин, 1895–1896; Дарвин, 1896). Все последующие переводы также делались с этого издания, хотя в комментариях к последнему такому переводу (Дарвин, 1991; Дарвин, 2003) даны также все текстовые различия между первым и последним английским изданиями (Галл, Старобогатов, 1991; Галл, Старобогатов, 2001). Таким образом, на «второй родине дарвинизма» первоначальный оригинальный текст книги Дарвина на русском языке не опубликован до сих пор.

На вопрос же о том, почему С. А. Рачинский сделал перевод именно с американского, а не с оригинального английского издания, ответа нет. Ведь никакой разницы между английским и первым американским изданием книги Дарвина не существует. 1-е американское издание (январь 1860 г.) есть точная копия 1-го лондонского издания (ноябрь 1859 г.), а 1-е немецкое издание (июль 1860 г.) есть «почти перевод» 2-го американского (май 1860 г.) (Чайковский, 1984). Это последнее и стало основой 1-го русского перевода (январь 1864 г.), а поскольку американское 2-е издание было идентичным 2-му английскому или лондонскому изданию (январь 1860 г.), то *de facto* Рачинский выбрал для перевода не 1-е, а 2-е издание книги Дарвина. Возможно, он сделал это потому, что именно 2-е американское издание (копия 2-го английского) и с определенными поправками 1-е немецкое, поскольку оно «почти копия» 2-го американского «обладают общим достоинством: здесь Дарвин, почти еще не вводя оговорок и уступок, практически уже завершил свою концепцию» (Чайковский, 1984, с. 89). Следовательно, именно эти два издания представляют собой наиболее полное, точное и законченное изложение первоначальной теории эволюции Ч. Дарвина. Именно поэтому Рачинский его использовал для перевода. Последнее же, 6-е, издание, таким образом, есть уже одна из последующих, пусть и улучшенных, версий теории эволюции Ч. Дарвина, то есть, по сути, одна из версий дарвинизма XIX в., а именно — дарвинизма самого Ч. Дарвина.

В итоге, перевод С. А. Рачинского ретроспективно, или с точки зрения истории науки, обладал как несомненным достоинством — представление на русском языке наиболее полного, точного и законченного текста первоначальной теории эволюции Ч. Дарвина, так и столь же несомненным недостатком — немецким или бронновским «переложением», точнее, перетолкованием этого текста, что проявилось даже в переводе основных терминов, в первую очередь термина “*natural selection*”. Обе эти главные черты перевода Рачинского во многом предопределили последующие дебаты в России о теории эволюции Дарвина как в научном, так и во вненаучных со-

обществах (Чайковский, 1984, с. 96). Отчасти по этой же двойной причине надолго отпала необходимость в новом переводе. Лишь в самом конце XIX в. такая необходимость появилась, и опять же на двояком основании.

Первым основанием было развитие самой эволюционной биологии, в первую очередь дарвинизма (Завадский, 1973; Завадский, Ермоленко, 1975). Вторым — вступление царской России в эпоху капиталистического развития и, соответственно, подъем революционного движения. Естественно, что там, где хотели и требовали перемен, особым вниманием и популярностью пользовалась пусть и естественно-научная, но теория, доказывавшая, что все подвержено неизбежному и в конечном счете прогрессивному историческому изменению, объективной эволюции (Георгиевский, 1983). Вслед за К. Марксом отечественные революционеры, начиная с «революционных демократов», увидели в теории Дарвина то оружие, которое пополняет их арсенал (Dobzhansky, 1955; Конашев, 1994).

В целом в России до 1917 г. собрания сочинений Дарвина, включающие перевод «Происхождения видов», издавались более десяти раз, если считать публикацию этого труда Дарвина также в его собраниях сочинений. Лучшими по качеству перевода и по своим научным достоинствам считались и считаются издания «Происхождения видов», вошедшие в собрание сочинений Ч. Дарвина, осуществленное О. Поповой под редакцией К. А. Тимирязева в 1898–1900 гг. (Дарвин, 1898) и в юбилейное «Иллюстрированное собрание сочинений Чарлза Дарвина», изданное Ю. Лепковским в 1907–1909 гг. под редакцией того же К. А. Тимирязева (Дарвин, 1907). Перевод для всех этих изданий был выполнен самим К.А. Тимирязевым (исторический очерк, Введение, I, II, III, IV, V, VI, VII и XV главы), а также М. А. Мензбиром (главы VIII, XII, XIII, XIV и часть VII), А. П. Павловым (глава X и XI) и И. А. Петровским (глава IX). Значительно ниже и по качеству переводов и по внешнему оформлению издания М. Филиппова (Дарвин, 1909) и Битнера (Дарвин, 1910).

Новые издания «Происхождения видов», появившиеся уже после революции 1917 г., основывались на предшествующей огромной переводческой и научно-комментаторской работе. Во всех последующих, в том числе постсоветских изданиях, использовался перевод, выполненный под общей редакцией К. А. Тимирязева. Этот перевод был тщательно сверен с английским подлинником А. Д. Некрасовым и С. Л. Соболев для издания 1937 г. и заново сверен ими для издания 1939 г. Этот же перевод был использован при подготовке всех последующих советских изданий, включая наиболее тщательно подготовленное академическое издание 1991 г. (Галл, Тахтаджян, 1991) и его переиздание 2001 г. (Галл, Тахтаджян, 2001). В 2003 г. было переиздано издание «Происхождения видов» 1907 г. (Дарвин, 2003), то есть переиздан дореволюционный перевод под общей редакцией К. А. Тимирязева. Данный перевод, будучи лучшим переводом досоветского периода, тем не менее также имел ряд недостатков, в частности искажений и неудачно подобранных для перевода слов, которые по большей части принадлежали не К. А. Тимирязеву, а другим переводчикам, что было вызвано, прежде всего, «особенностями языка и терминологии конца прошлого века и тем общим отношением к переводу иностранных сочинений, которое тогда господствовало» (От редакции, 1939, с. II).

Еще в досоветский период издания «Происхождения видов» стали дополняться материалами, имевшими отношение либо к биографии Ч. Дарвина, либо к истории создания им своей эволюционной теории. Вызвано это было, помимо про-

чих причин, опубликованием в Великобритании новых рукописных документов Ч. Дарвина. В 1887 г. сын Ч. Дарвина, Ф. Дарвин, опубликовал в составе II тома «Жизни и писем Ч. Дарвина» наиболее интересные отрывки из «Записной книжки» 1837 г. (Darwin, 1887). Обнаружив предварительные наброски «Происхождения видов», написанные Ч. Дарвином в 1842 и 1844 г., Ф. Дарвин опубликовал их в 1909 г., в пятидесятилетнюю годовщину выхода в свет «Происхождения видов». Четыре отрывка из «Записной книжки» 1837 г. были опубликованы еще в досоветских изданиях: три в книге М. А. Антоновича «Ч. Дарвин и его теория» (Антонович, 1896) и один в издании «Происхождения видов» 1907 г. (Из записной книжки Ч. Дарвина 1837 г., 1907, с. 45). Кроме того, в издание 1907 г. была включена «Записка, представленная Ч. Дарвиным в Линнеевское общество в 1858 г.» (Записка, представленная Ч. Дарвиным в Линнеевское общество в 1858 г., 1907, с. 47), представлявшая «первый связный набросок теории, первоначальная редакция которого восходит к 1844 году» (От редактора перевода, 1907, с. 6). «Очерк» 1842 г., первоначально опубликованный уже в советское время в переводе А. Д. Некрасова в 1932 г. (Дарвин, 1932) без тех параллельных текстов, которые Дарвин писал на полях и оборотах страниц, вместе с «Очерком» 1844 г., «Записной книжкой» и «Происхождением видов» вошел в 3-й том Собрания сочинений Ч. Дарвина, опубликованный в 1939 г. (Дарвин, 1939). Кроме того, в этот том были включены полностью материалы знаменитого заседания Линнеевского общества 1 июля 1858 г., записка Ч. Ляйелля и Дж. Гукера, глава из «Очерка» 1844 г. в том виде, как она была представлена в Общество, письмо Ч. Дарвина Аза Грею и статья А. Уоллеса. В этом томе также впервые по-русски появляются «Дополнения и поправки к шестому изданию» в переводе С. Л. Соболя (Дарвин, 1939, с. 259–260) и «Словарь главнейших научных терминов» в переводе А. Д. Некрасова и С. Л. Соболя (Дарвин, 1939, с. 667–678), составленный для 6-го издания У. С. Далласом по просьбе Ч. Дарвина. Словарь У.С. Далласа и «Происхождение видов», вошедшие в этот том, были изданы также отдельно в 1937 г. в серии «Классики биологии и медицины» (Дарвин, 1937а). В середине 1930-х гг. «Происхождение видов» издается также дважды в издательстве «Сельхозгиз» (Дарвин, 1935; Дарвин, 1937б).

Помимо дополнительных материалов, относящихся к процессу создания Ч. Дарвином своей теории эволюции, советские издания «Происхождения видов» снабжались вспомогательным научным аппаратом в виде вводных статей и примечаний. В собрании сочинений Ч. Дарвина 1935 г. вошел даже особый XII том, представлявший собой целый «справочник по Дарвину». Во вводных статьях к «Происхождению видов» или статьях, следовавших за основным текстом, давался обстоятельный анализ той исторической обстановки, в которой создавалась теория Ч. Дарвина, подробно рассматривался генезис дарвиновской эволюционной концепции. Разумеется, каждая эпоха накладывала свой своеобразный отпечаток, хотя далеко не всегда и не исключительно политико-идеологического характера, как на эти статьи, так и на комментарии и примечания.

Самым низким по уровню научно-комментаторской подготовки из-за временного господства лысенкоизма, установившегося в 1948 г., оказалось издание 1952 г., которое было снабжено «антинаучными комментариями, ссылками и сопроводительной статей лысенковского толка» (Галл, Тахтаджян, 1991, с. 5). В результате с 1940 до 1987 г. на русском языке не выходило научно подготовленного текста «Происхождения видов», и ученые, преподаватели, студенты, школьники, другие читатели

вынуждены были пользоваться теми изданиями предыдущих лет, которые имелись в ограниченном количестве в библиотеках.

Возрождение генетики и освобождение биологии в целом от лысенковского диктата привело к восстановлению высоких качеств подготовки и издания основного труда Ч. Дарвина. Хотя происходил этот процесс с огромной задержкой и далеко не просто. Еще в начале 1960-х гг. было запланировано новое академическое издание «Происхождения видов», но оно так и не было осуществлено. Текст для этого издания, подготовленный по предложению С. Л. Соболя учеником И. И. Шмальгаузена А. Л. Зеликманом, был использован лишь в конце 1980-х гг., когда вернулись к подготовке нового академического издания. Тогда же, в 1987 г., появляется прекрасно подготовленное издание «Происхождения видов», специально предназначенное для преподавателей биологии средней школы (Дарвин, 1987).

Новое и наиболее полное академическое издание 1991 г. (Дарвин, 1991) было подготовлено коллективом авторов, в который вошли как биологи-эволюционисты, так и историки биологии, специалисты по научному творчеству Ч. Дарвина того времени. Перевод для этого издания также был заново сверен с английским оригиналом Ф. И. Кричевской, а также Я. М. Галлом, Я. И. Старобогатовым и А. Л. Тахтаджяном, что позволило привести текст в соответствие с новыми требованиями, предъявлявшимися тогда к научным переводам, а также восстановить терминологию, которой пользовался сам Ч. Дарвин (Галл, Тахтаджян, 1991, с. 6). Но вышло оно уже в постсоветское время.

Всего за советское время «Происхождение видов», включая издание 1991 г., по-скольку оно было полностью подготовлено в конце 1980-х гг., было опубликовано 7 раз, в том числе дважды в составе собраний сочинений (Дарвин, 1926б, 1939).

В XXI в. был переиздан перевод, выполненный в начале XX в. К. А. Тимирязевым (Дарвин, 2003), однако это издание по научному уровню уступает не только изданиям 1991 и 2001 г., но и первоначальному изданию 1907 г. Если в издание 1907 г., как это показано выше, его редактором К. А. Тимирязевым был включен ряд важных дополнительных текстов, то в переиздание 2001 г. почему-то эти добавления не попали и в нем остался только «Краткий очерк жизни Дарвина», написанный К. А. Тимирязевым (Тимирязев, 2003). Правда, это издание снабжено примечаниями редактора Т. Репиной и научного консультанта издания А. С. Раутиана, профессора Московского государственного университета. Но их задача весьма скромная — «в примечаниях разъясняются термины специальные, малопонятные читателю популярной серии или вышедшие из употребления» (От издательства, 2003, с. 7). Переиздание же «Происхождения видов» или других работ Ч. Дарвина, относящихся к истории и философии создания Ч. Дарвином своей эволюционной теории, в облегченном, научно-популярном виде в постсоветское время не производилось.

Отдельного, хотя и краткого рассмотрения заслуживает сравнение тех тиражей, которыми издавалось «Происхождение видов» в досоветский, советский и постсоветский периоды отечественной истории. В целом в России до 1917 г. «Происхождение видов» издавалось более десяти раз, если считать публикацию этого труда Дарвина также в его собраниях сочинений. В советский период «Происхождение видов», включая издание 1991 г., было опубликовано 7 раз, в том числе дважды в составе собраний сочинений (Дарвин, 1926а; Дарвин, 1939). В постсоветский период книга публиковалась всего дважды, причем оба раза уже в XXI в. Сначала появилось

2-е издание книги, вышедшей в 1991 г. (Дарвин, 2001), затем было переиздан перевод, выполненный в начале XX в. К. А. Тимирязевым (Дарвин, 2003). Однако это издание по научному уровню уступает не только изданиям 1991 и 2001 г., но и первоначальному изданию 1907 г. При этом общий тираж девяти дореволюционных изданий «Происхождения видов», выпущенных за почти полувековой временной отрезок с 1864 по 1910 г., составил 30 000 — 35 000 экземпляров. Всего лишь четыре издания, выпущенные в СССР за 12 лет, с 1926 по 1937 г., имели общий тираж 79 200 экземпляров, то есть более чем в два раза превышавший весь досоветский тираж (От редакции, 1939, с. II). Специальное издание «Происхождения видов» для учителей, опубликованное в 1987 г., имело тираж 135 000 экземпляров. «Происхождение видов», выпущенное в издательстве «Наука» в 1991 г., то есть в самом конце перестройки, имело тираж 11 000 экз. — значительно меньший по сравнению с тиражами советских времен, но еще превышавший тиражи времен царских. Второе издание этого же перевода, подготовленное тем же коллективом авторов и опубликованное десять лет спустя, в 2001 г., имело уже тираж всего в 1000 экз. — стандартный «очень хороший» тираж научной книги постсоветских времен. Наконец, издание 2003 г. было выпущено также тиражом в 1000 экз.

Таким образом, сравнительный анализ всех обстоятельств перевода и издания «Происхождения видов» Ч. Дарвина в России и СССР подтверждает тот вывод, хотя и нуждающийся в некоторых оговорках и уточнениях, что каждое издание «Происхождения видов» в России и СССР было своего рода ответом на вполне определенный научный и социальный заказ и выполнялся этот заказ соответствующими требованиям эпохи.

Исследование поддержано Российским гуманитарным научным фондом (проект № 09-03-00166а).

Литература

- Антонович М. А. Чарльз Дарвин и его теория. СПб. : А. К. Томашевский, 1896. XIV, 353 с.
- Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М. : Знание, 1984. 64 с.
- Гайсинович А. Е. Восприятие менделизма в России и его роль в развитии дарвинизма // Природа. 1982. № 9. С. 42–52.
- Галл Я. М., Старобогатов Я. И. Комментарий // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь : пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / [ст. А. В. Яблокова и др. ; АН СССР]. СПб. : Наука, 1991. С. 420–447.
- Галл Я. М., Старобогатов Я. И. Комментарий // Дарвин Чарльз. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь : пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / отв. ред. акад. А. Л. Тахтаджян. 2-е изд., доп. СПб. : Наука, 2001. С. 420–447.
- Галл Я. М., Тахтаджян А. Л. Предисловие // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь : пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / [ст. А. В. Яблокова и др. ; АН СССР]. СПб. : Наука, 1991. С. 5–7.
- Галл Я. М., Тахтаджян А. Л. Предисловие // Дарвин Чарльз. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь : пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / отв. ред. акад. А. Л. Тахтаджян. 2-е изд., доп. СПб. : Наука, 2001. С. 5–7.
- Георгиевский А. Б. Особенности развития эволюционной теории в России // Развитие эволюционной теории в СССР / ред.-сост. Э. И. Колчинский. Л. : Наука, 1983. С. 43–61.

- Георгиевский А. Б., Хахина Л. Н. Развитие эволюционной теории в России. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 1996. 238 с.
- Дарвин Ч. О происхождении видов в царствах животном и растительном путем естественного подбора родичей, или О сохранении усовершенствованных пород в борьбе за жизнь / пер. С. А. Рачинского. СПб. : А. И. Глазунов, 1864. XIV, 399 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного подбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь / полн. пер. с посл. (6-го) англ. изд. М. Филиппова : в 3 вып. Вып. 1–3. СПб. : Паровая скоропечатня А. Пороховщикова, 1895–1896.
- Дарвин Ч. Происхождение видов / пер. К. А. Тимирязева. СПб. : О. Н. Попова, 1896. XII, 327, 3 с.
- Дарвин Ч. Собрание сочинений в четырех томах. 2-е изд. Т. 1 : Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение избранных пород в борьбе за жизнь / пер. проф. К. А. Тимирязева. СПб. : О. Н. Попова, 1898. [662] с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение избранных пород в борьбе за жизнь // Иллюстрированное собрание сочинений Чарлза Дарвина : в 8 т. Т. 1 / пер., предисл. и ред. проф. К. А. Тимирязева. М. : Изд. Ю. Лепковского, 1907. XVI, 430, [6] с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного подбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь / полн. пер. с посл. (6-го) англ. изд. М. Филиппова. 2-е изд. СПб. : В. И. Губинский, 1909. 402 с.
- Дарвин Ч. Собрание сочинений. Т. 1–6. Т. 4 : О происхождении видов путем естественного подбора / пер. с посл. англ. изд. А. А. Николаева ; под ред. В. В. Битнера Ч. 1–3. СПб. : Изд-во «Вестник Знания», 1910. 525, [3] с.
- Дарвин Ч. Полное собрание сочинений / под ред. проф. М. А. Мензбира. : в 4 т. 1925–1929. Т. 1, Кн. 2 : Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение избранных пород в борьбе за жизнь / пер. с 6-го исп. и доп. англ. изд. проф. К. А. Тимирязева, проф. И. А. Петровского, проф. М. А. Мензбира [и др.] ; прил. ст. проф. М. А. Мензбира. М. ; Л. : Госиздат, 1926а. [8], 426 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов // Полное собрание сочинений / под ред. М. А. Мензбира. Т. 1. М. ; Л. : Госиздат, 1926б. 446 с.
- Дарвин Ч. Очерк 1842 г. // Под знаменем марксизма. 1932. № 5–6. С. 98–114.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1935. 630 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М. ; Л. : Наркомздрав СССР — Биомедгиз, 1937а. XIV, 762 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1937б. 608 с.
- Дарвин Ч. Собр. соч. : в 9 т. Т. 3 : Происхождение видов. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. 832 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора : кн. для учителя / коммент. А. В. Яблокова, Б. М. Медникова. М. : Просвещение, 1987. 383 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь : пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / [ст. А. В. Яблокова и др. ; АН СССР]. СПб. : Наука, 1991. 539 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь : пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / отв. ред. акад. А. Л. Тахтаджян. 2-е изд., доп. СПб. : Наука, 2001. 565, [3] с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / пер. с 6-го англ. изд. К. А. Тимирязева [и др.] ; заключ. ст. К. А. Тимирязева ; прим. А. С. Раутиана. М. : Тайдекс Кё, 2003. 494 с.
- Жирков Г. В. История цензуры в России XIX–XX вв. М. : Аспект-Пресс, 2001. 368 с.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л. : Наука, 1973. 423 с.
- Завадский К. М., Ермоленко М. Т. Эволюционная теория // История биологии. С начала XX века до наших дней. М. : Наука, 1975. С. 362–386.

- Записка, представленная Ч. Дарвиным в Линнеевское общество в 1858 г. // Иллюстрированное собрание сочинений Чарлза Дарвина. Т. 1 / пер., предисл. и ред. проф. К. А. Тимирязева. М. : Изд. Ю. Лепковского, 1907. XVI, 430, [6] с. С. 47.
- Ипатова Н. Н. Из истории эволюционной идеи в России. (Роль русских естественно-научных обществ в распространении и развитии дарвинизма. 1859–1917 гг.). Л. : [б. и.], 1970. 20 с.
- Ковалев И. Ф. Преследование учения Ч. Дарвина царской цензурой // Вопросы истории религии и атеизма : сб. ст. М., 1959. Т. 7. С. 410–421.
- Конашев М. Б. Ф. Г. Добржанский — генетик, эволюционист, гуманист // Вопросы истории естествознания и техники. 1991. № 1. С. 56–71.
- Конашев М. Б. «На попрание клеветы против советских биологов» (критика Ф. Г. Добржанским лысенкоизма) // Эволюционная биология. СПб., 1994. С. 60–74. (Тр. С.-Петерб. общ-ва естествоисп. Т. 90. Вып. 1.)
- Конашев М. Б. По ту и по эту сторону океана (Феодосий Григорьевич Добржанский: 1900–1975) // Выдающиеся отечественные биологи / ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб. : СПбФ ИИЕТ РАН, 1996. Вып. 1. С. 45–58.
- Конашев М. Б. Чарльз Дарвин и цензура в России и Англии в XIX веке // Цензура и доступ к информации: история и современность / отв. ред. М. Б. Конашев. СПб. : Изд-во «РНБ», 2005. С. 31–32.
- Конашев М. Б. Ровесник генетики, ровесник века: Ф. Г. Добржанский (1900–1975) // Деятели русской науки XIX–XX веков. Вып. 4. СПб. : Нестор-История, 2008а. С. 193–228.
- Конашев М. Б. Эволюционная теория и культурно-идеологическое состояние российского общества второй половины XIX — начала XXI вв. // Социологический диагноз культуры российского общества второй половины XIX — начала XXI вв. : мат-лы Всерос. науч. конф. / под ред. В. В. Козловского. СПб. : Интерсоцис, 2008б. С. 134–139.
- От издательства // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / пер. с 6-го англ. изд. К. А. Тимирязева и др. ; заключ. ст. К. А. Тимирязева ; прим. А. С. Раутиана. М. : Тайдекс Кё, 2003. С. 7.
- От редактора перевода // Иллюстрированное собрание сочинений Чарлза Дарвина. Т. 1 / полн. пер. с посл. (6-го) англ. изд., предисл. и ред. К. А. Тимирязева. М. : Изд. Ю. Лепковского, 1907. С. V–VI.
- От редакции // Дарвин Ч. Собр. соч. : в 9 т. Т. 3. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. С. V–X.
- Полянский Ю. И. Развитие эволюционного учения в СССР // Биология в школе. 1977. № 5. С. 24–31.
- Соболь С. Л. Чарльз Дарвин (Популярный очерк жизни и научного творчества). М. : Знание, 1957. 39 с.
- Сойфер В. Н. Красная биология: Псевдонаука в СССР. 2-е изд., перераб. и доп. М. : Флинта, 1998. 264 с.
- Из записной книжки Дарвина 1837 года // Иллюстрированное собрание сочинений Чарлза Дарвина. Т. 1 / полн. пер. с посл. (6-го) англ. изд., предисл. и ред. К. А. Тимирязева. М. : Изд. Ю. Лепковского, 1907. С. 45.
- Тимирязев К. А. Краткий очерк жизни Дарвина // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / пер. с 6-го англ. изд. К. А. Тимирязева и др. ; заключ. ст. К. А. Тимирязева ; прим. А. С. Раутиана. М. : Тайдекс Кё, 2003. С. 490–495.
- Харахоркин Л. Р. Чарльз Дарвин и царская цензура // Тр. Ин-та истории естествознания и техники. 1960. № 31. С. 82–100.
- Чайковский Ю. В. Рождение дарвинизма // Теоретические проблемы современной биологии. Пущино: [б. и.], 1983. С. 94–103.
- Чайковский Ю. В. «Происхождение видов». Загадки первого перевода // Природа. 1984. № 7. С. 88–96.
- Choldin M. T. A Fence around the Empire: Russian Censorship of Western Ideas under Tsars. Darham: Duke Univ. Press, 1985. XII, 281 p.

- Darwin Ch.* On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. L. : J. Murray, 1859. IX, [1], 502 p.
- Darwin Ch.* The life and letters, including an autobiographical chapter. L. : [S.I.] Murray, 1887. Vol. 1, 2.
- Dobzhansky Th.* The crisis in Soviet biology // Continuity and Change in Russian and Soviet Thought. Cambridge : Harvard University Press, 1955. P. 338–339.
- Gall Ya. M., Konashev M. B.* The Reception of Darwin's Theory of Evolution in Russia: 1920s to 1940s (Chapter 27) // The Reception of Charles Darwin in Europe / ed. by E.-M. Engels & T. F. Glick. Vol. I, II. L. ; N. Y. : Continuum, 2008. Vol. 2. P. 504–523, 597–604.
- Krementsov N. L.* Stalinist Science. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1997. XVII, 371 p.
- Rogers J. A.* The Reception of Darwin's Origin of Species by Russian Scientists // Isis. 1973. Vol. 64. № 224. P. 484–503.
- Todes D. P.* Darwin's "Struggle for Existence" and Russian Evolutionary Thought // Isis. 1987. Vol. 78. № 294. P. 537–551.

Editions of Darwin's book "The Origin of Species" in Russia and USSR

M. B. Konashev, A. V. Polevoi

St. Petersburg Branch of the Institute for the History
of Science and Technology named after S.I. Vavilov
St. Petersburg, Russia: mbkonashev@mail.ru

In works of history of evolution biology till present time the main attention was devoted to origin of evolution theory of Darwin and also its development in a different countries and in Russia. In spite of comprehensive investigation in Russia of Charles Darwin's works, the history of acquaintance of Russian scientists with Darwin's heritage and in particular the history of publication in Russian language of the most well-known Darwin's book "The Origin of Species" is not enough analyzed. The article represents an analysis of Charles Darwin's works and ideas influence on biology development in Russia.

Keywords: evolution theory of Darwin, edition of Darwin's book "The Origin of Species", Russian translation in Russia and USSR.

ИДЕЯ ЭВОЛЮЦИИ В ФИЗИОЛОГИИ: И. М. СЕЧЕНОВ, И. П. ПАВЛОВ, Л. А. ОРБЕЛИ

Н. А. Григорьян

Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН
Москва, Россия: postmaster@ihst.ru

В статье освещена история зарождения и развития сравнительно-эволюционных исследований в трудах классиков отечественной физиологии, начиная с 60-х гг. XIX в. до основания в 1956 г. Института эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова в Ленинграде (ныне Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН в г. Санкт-Петербурге).

Ключевые слова: Сравнительная физиология, эволюционная физиология, эволюция мимических движений, эволюция функций, эволюция поведения, И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Л. А. Орбели.

С идеей эволюции связано зарождение сравнительно-эволюционного направления в отечественной физиологии: успешное его развитие привело к основанию в 1956 г. в Ленинграде Института эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова АН СССР (ныне Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН).

Путь эволюционной идеи Дарвина в физиологию был непростым. В отличие от морфологии, развитие физиологии шло в отрыве от эволюционного учения. В конце 50-х — начале 60-х годов XIX столетия исследования в физиологических лабораториях университетов были посвящены, прежде всего, развитию нового — физико-химического — направления физиологии. Основателями этого нового направления были ученики И. Мюллера: Г. Гельмгольц, Э. Дюбуа-Реймон, Э. Брюкке, а также К. Людвиг (учителя И. М. Сеченова).

Имел место и психологический фактор: классики физиологии и патологии Э. Дюбуа-Реймон, Р. Вирхов и К. Бернар не поддерживали и не приняли идею Дарвина.

Теоретическая установка и экспериментальные исследования И. М. Сеченова показали приложимость общей теории эволюции Дарвина к изучению нейро- и психофизиологии.

В трудах Сеченова «Физиология нервной системы» (1866), «Замечания на книгу Кавелина «Задачи психологии» (1872), «Кому и как разрабатывать психологию» (1873), «Элементы мысли» (1878) и «Физиология нервных центров» (1894) последовательно развивается идея сравнительно-эволюционного изучения сложных форм поведения. Дарвинизм Сеченов называл «одной из самых плодотворных и блистательных гипотез новейшего времени» (Сеченов, 1952, с. 156).

Под редакцией Сеченова увидели свет переводы трудов Дарвина на русский язык: «Прирученные животные и возделанные растения» (1868) и «Происхождение человека и подбор по отношению к полу» (1871–72). Близкими друзьями Сеченова были основатели сравнительно-эволюционного направления в эмбриологии (А. О. Ковалевский), палеонтологии (В. О. Ковалевский), патологии (И. И. Мечников).

В лабораториях Сеченова Медико-хирургической академии, в Петербургском и Московском университетах были выполнены сравнительно-физиологические исследования его учеников: А. Ф. Брандта («Сердце, кишки и мышцы», 1867), В. П. Михайлова («К учению о животных красках. Опыт сравнительного изучения генезиса и метаморфоза красок у позвоночных и беспозвоночных животных», 1888), А. Ф. Самойлова («Кольцевой ритм возбуждения», 1930).

Харьковский физиолог Н. Ф. Белецкий дал первое в русской биологической литературе определение задач сравнительной физиологии. «Эта юная наука, — писал Белецкий, — конечно, должна сильно интересоваться изучением всех возможных проявлений жизни животных организмов, на какой степени развития не находились бы они... Конечная цель сравнительной физиологии — объяснить всевозможные функции животных организмов и узнать их филогенетическую между собой связь» (Белецкий, 1883, с. 3–4).

Об очень «оригинальной» вступительной лекции А. О. Ковалевского в Новороссийском университете, вызвавшей сильное возмущение преподавателя богословия, замыслившего послать министру народного просвещения «громовое донесение на лектора и его учение», Сеченов писал: «насилу его убедили, что дарвиновской ересью настолько заражены все зоологи, что найти свободного от оной невозможно» (Сеченов, 1907, с. 150).

Одна из последних глав «Физиологии нервной системы» (1866) Сеченова посвящена анализу мимических движений у животных и человека. Вопрос этот несколько не разработан, писал Сеченов, так как на мимику животных сравнительно с мимикой человека «до сих пор не обращено должного внимания» (Сеченов, 1866, с. 483).

Содержание главы свидетельствует о том, что Сеченов до Дарвина сформулировал положение «об общности происхождения выразительных движений у животных и человека» (Сеченов, 1866, с. 483). На эту сторону деятельности Сеченова обратил внимание проф. С. Г. Геллерштейн (см. Дарвин, 1953, с. 660). Сеченов был первым физиологом, проявившим эволюционный подход к изучению мимики и мимических движений.

Как писал Дарвин, изучение теории выражения не только подкрепляет до некоторой степени положение о происхождении человека, но этот вопрос «достоин и дальнейшего внимания всякого дельного физиолога». Дарвин упомянул тех авторов, которые в разное время изучали выразительные движения. За исключением Г. Спенсера, все они, писал Дарвин, были твердо убеждены, что все виды, включая и человека, начали свое существование в том состоянии, в котором находим их мы теперь. И в вопросах изучения выражения ощущений упомянутые ученые придерживались такого же взгляда. Чтобы построить прочное основание для выяснения связи между известным душевным состоянием и определенными жестами и выражением лица, Дарвин обратился к наблюдениям на детях и на психически больных. Замечательно, что именно так подходил к изучению вопроса и Сеченов. За 6 лет до выхода в свет «Выражений эмоций» (1872), Сеченов в «Физиологии нервной системы» (1866) писал: «Известно, что ощущения отражаются на лице не только человека, но и у животных. Достаточно приглядеться к собаке, чтобы убедиться в этом. Движения эти, разумеется, далеко не так разнообразны, как у взрослого человека, но все они есть, и никто не станет, конечно, сомневаться в однородности их у того и другого, в смысле нервно-мышечных актов; тем более

что мимические движения у собаки едва ли уступают в разнообразии таким движениям у маленького ребенка, а происходят они, наверняка, при таких же условиях, как и у последнего. Обстоятельство это в высшей степени важно: оно сразу показывает, что мимические группы у животных и детей принадлежат к разряду врожденных сочетанных движений, все равно как движение чихания, рвоты и пр.; во-вторых, обстоятельство это дает возможность выделить из огромного числа мимических форм у взрослого человека сочетания действительно простейшие и, может быть, даже основные, если принять, что все движения лица суть видоизменения нескольких типических форм; наконец, оно дает возможность наблюдать развитие наших движений при условиях более простых, чем у взрослого человека» (Сеченов, 1866, с. 483). Мимические движения у животных и ребенка происходят под влиянием чувственного возбуждения, иными словами, они имеют всегда характер отраженных движений. Однако Сеченов считал, что это не простые рефлекторные движения, а рефлексы «с психическим осложнением». Сеченов интересовал путь осуществления мимических движений. Основываясь на опытах своего ученика И. Г. Березина, в которых было показано, что у лягушки рефлексы с чисто чувствующих нервов задней конечности могут происходить только при условии целостности мозговых полушарий, Сеченов заключил, что и для мимических движений лица, происходящих под влиянием чувственных возбуждений, целостность этих частей необходима. Сеченов считал, что изучение мимики у взрослого человека труднее лишь постольку, поскольку условия развития у него душевных движений разнообразнее и сложнее, чем у ребенка и животных; в прочих же отношениях разницы между обоими случаями никакой нет. Как у ребенка, так и у взрослого мимические движения рефлекторны по происхождению. Сеченов пользовался таблицами мимических групп, воспроизведенных Дюшеном при помощи электрического раздражения мышц лица. Этими же данными Дюшена впоследствии воспользовался и Дарвин.

И. М. Сеченов высказал свои взгляды относительно общности происхождения выразительных движений у животных и человека, не имея достаточно большого фактического материала. Он отмечал, что этот вопрос нуждается и достоин серьезного изучения в духе той эволюционной идеи, которая у Дарвина получила убедительное обоснование.

Таким образом, в 60-х — 70-х гг. XIX в. Сеченов выступил как физиолог-эволюционист в таких сложных вопросах, как изучение сложных форм поведения. Его трудами были заложены основы сравнительной и эволюционной физиологии, дальнейшее успешное развитие которой было связано с трудами его учеников и последователей, школ И. П. Павлова и Л. А. Орбели.

Эволюционную теорию Дарвина по величию мысли и влиянию на развитие естествознания Павлов считал равнозначной открытию Н. Коперника. Имена Дарвина и Сеченова Павлов упоминает рядом, обосновывая необходимость объективного изучения высших проявлений жизни.

В своих фундаментальных трудах: «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» (1923) и «Лекции о работе больших полушарий головного мозга» (1927) Павлов подчеркнул: зарождение и развитие физиологии высшей нервной деятельности — значительный результат развития эволюционной теории Дарвина. «Назревала необходимость, — писал Павлов, — перехода к экспериментальному анализу предмета. Этот переход обусловила

недавно народившаяся сравнительная физиология, возникшая сама как один из результатов влияния эволюционной теории» (Павлов, 1951, с. 29).

Вместе с видными дарвинистами — И. М. Мечниковым, К. А. Тимирязевым и М. А. Мензбиром — И. П. Павлов является автором сборника, посвященного 100-летию со дня рождения Дарвина. В нем была опубликована программная речь Павлова «Естествознание и мозг» на XII съезде русских естествоиспытателей и врачей (Москва, 1909).

В интеллектуальной Англии и в студенческой среде хорошо знали труды И. П. Павлова; проводили параллель между именами Дарвина и Павлова. Об этом свидетельствуют замечательные факты. В 1881 г. на церемонии присуждения степени доктора Кембриджского университета Дарвину группа студентов сверху, с холла, спустила в руки Дарвину игрушечную фигурку обезьяны.

Прошел 31 год. 19 июля 1912 г. во время посвящения Павлова в почетные доктора Кембриджского университета у него в руках очутилась спущенная на веревочке внуком Дарвина игрушечная собачка, утыканная стеклянными и резиновыми трубочками, изображающими всевозможные фистулы.

Внук Дарвина вспоминал, что Павлов, улыбаясь, подхватил собачку в свои объятия и унес с собою. Собачка совершила большой путь от Кембриджа до домашнего кабинета Павлова в Петербурге. Павлов был доволен, что студенты Кембриджского университета своим подарком провели параллель между ним и Дарвином, а также показали хорошее знание его трудов по физиологии пищеварения.

П. Л. Капица вспоминал, что в Кембридже «еще теперь» рассказывают о торжественной церемонии студенческого подношения И. П. Павлову. Известный английский физиолог, будущий лауреат Нобелевской премии А. Хилл был участником этого события.

В начале 20-х гг. XX в. Л. А. Орбели со своими учениками (А. Г. Гинецинский, К. И. Кунстман, Л. Г. Фидельгольц, А. В. Волков, Е. П. Стокалич) приступил к изучению физиологии симпатической нервной системы (СНС), нервно-мышечной функции и координационных отношений в свете идеи эволюции. Результаты этих исследований были обобщены им в трудах: «Эволюционный принцип в физиологии» (1933) и «Лекции по физиологии нервной системы» (1934).

Более чем 25-летние исследования по изучению СНС и мозжечка позволили Орбели сформулировать теорию адаптационно-трофической функции СНС.

Различные формы отношений нервной системы с иннервируемым органами Орбели рассматривал как определенные ступени эволюционного развития.

Исследование эволюции рефлекторной деятельности и координационных отношений в онто- и филогенезе позволили Орбели сформулировать концепцию об эволюции и перестройке координационных отношений, разработать программу изучения эволюции поведения.

Став по главе физиологических центров после смерти Павлова, Орбели провел реорганизацию Биостанции в Колтушах в Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности (1939). Здесь были основаны новые лаборатории по изучению эволюции поведения: насекомых (С. И. Малышев, Р. А. Мазинг, Л. Е. Аренс), птиц (Г. А. Васильев, А. Н. Промптов), млекопитающих и человека (Л. А. Фирсов). По рекомендации Н. К. Кольцова в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности была создана

генетическая группа, в которую вошли И. И. Канаев, С. Н. Давиденков, Н. А. Крышова, Л. В. Крушинский.

Говоря о расширении круга сравнительно-физиологических исследований, начиная насекомыми и заканчивая человеком, Орбели подчеркивал, что целью этих исследований является выяснение того, как некоторые по наследству закрепленные формы поведения сменяются новыми формами, приобретаемыми в течение жизни. Разделив весь животный мир на несколько больших групп с точки зрения потенциальных возможностей их нервной системы, Орбели подчеркивал необходимость изучения высшей нервной деятельности насекомых, у которых наследственная форма поведения достигла совершенства. Следующая группа — птицы, у которых в равной мере жизненно важными являются и наследственно фиксированные формы поведения и формы поведения, приобретаемые в течение индивидуальной жизни. Группа млекопитающих интересна тем, что у них наследственные формы поведения оказываются замаскированными новыми формами, которые приобретаются в течение жизни. Орбели говорил о сохранении у человека форм поведения, которые были присущи его отдаленным предкам. Эти формы поведения у здорового человека сохраняются в скрытой форме, но выплывают наружу при повреждениях нервной системы. В этом отношении особенно богатым материалом располагают клиники нервных и психических заболеваний. Наблюдаемые при нервных и психических заболеваниях отклонения в поведении Орбели рассматривал как отражение пройденного эволюционного пути, симптомы возвращения старых, замаскированных форм поведения.

В основе этих исследований лежала широкая биологическая концепция Л. А. Орбели. В речи «Эволюционный принцип в применении к физиологии центральной нервной системы» (1940) он говорил о расширении круга сравнительно-физиологических исследований. Орбели руководствовался универсальным принципом перестройки функциональных отношений, лежащим в основе функциональной эволюции. В докладе, посвященном 80-летию выхода в свет труда Дарвина «Происхождение видов» в 1939 г., он говорил, что ход эволюции функции идет с участием момента борьбы, а в процессе совершенствования функций идет не окончательное вытеснение и не окончательное уничтожение старых функциональных отношений, а угнетение их, затормаживание новыми функциями.

Изучая высшую нервную деятельность (ВНД) в сравнительно-физиологическом плане, Орбели установил важную биологическую закономерность — положение о «дозревании» врожденных форм поведения. Он разделил всех животных на две группы — зрелорождающиеся и незрелорождающиеся.

Орбели высказал мысль о важности роли некоторых ранних стадий онтогенеза во всем последующем развитии поведения. Он считал, что в истории развития позднее возникающих врожденных реакций вклинивание приобретенных форм деятельности на ранних этапах развития нервной системы должно играть и играет большую модифицирующую роль, изменяя самый ход развития некоторых врожденных комплексов. Ценность положения Орбели возрастает в связи с тем, что на эти моменты позднее было обращено внимание этологов.

В начале 1950-х гг. Л. А. Орбели с учениками приступил к изучению формирования ВНД человека в онтогенезе с целью установить основные этапы развития ВНД. Программа исследований охватывала широкий диапазон возрастов от момента рождения как доношенных, так и недоношенных детей до 14–15-летнего возраста. Принципиально важным было выявление в онтогенезе тех «чувствительных

периодов» в развитии ребенка, которые играют важную роль в развитии человека. В докладе «Основные вехи изучения высшей нервной деятельности ребенка» (1955) на заседании Всесоюзного научного общества педиатров Орбели обобщил результаты исследований по изучению поведения человека.

Значительных успехов в изучении закономерностей эволюции нервной системы (НС) достиг известный клиницист-невропатолог, нейрогенетик, сотрудник Орбели С. Н. Давиденков. В монографии «Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии» (1947) Давиденков осуществил плодотворный синтез и взаимодействие данных генетики, физиологии ВНД, клиники нервных болезней и эволюционного учения Дарвина. Значительный материал этой книги был получен в клинике нервных болезней Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Давиденков разграничил понятия наследственности и преемственности. Наследственностью Давиденков предлагал считать то, что передается из поколения в поколение через половые продукты, а преемственностью — то, что передается посредством выучки.

Выход в свет монографии Давиденкова Орбели считал настоящим торжеством советской науки. Он отмечал, что впервые в истории медицины выходит труд, в котором один из труднейших разделов медицины освещается теоретической мыслью, охватывающей все современные основы биологии.

Под руководством Орбели Л. В. Крушинский начал в Колтушах изучение эволюционно-биологических и генетических основ сложных форм поведения, результаты которого были обобщены в его докторской диссертации «Формирование поведения животных в норме и патологии» (1960).

Более девяти лет, с марта 1939 г. по август 1948 г., Л. А. Орбели, будучи академиком-секретарем Отделения биологических наук АН СССР (ОБН), как мог, противостоял нападкам на генетику. Несомненный интерес представляют взаимоотношения Орбели с Н. И. Вавиловым. На заседании ОБН 16 января 1940 г. состоялся отчет директора Института генетики Н. И. Вавилова, председательствовал Орбели. К этому времени атмосфера вокруг генетики и Н. И. Вавилова до крайности обострилась. Отметив, что институт разрабатывает основные фундаментальные проблемы генетики, Орбели призвал Президиум АН СССР оказать Н. И. Вавилову и институту максимальную помощь, создать новый журнал по генетике, специальные базы в Москве и на периферии с тем, чтобы можно было на практике проверить полученные в лабораториях результаты, — «ведь речь идет о сельском хозяйстве огромной страны» (Вавиловское наследие в современной биологии, 1989, с. 353). Поддержка Орбели генетики, объявленной буржуазной лженаукой, явилась поистине мужественным поступком. Орбели защищал Н. И. Вавилова от нападков Т. Д. Лысенко. «У меня сложилось впечатление, — сказал Орбели в заключительном слове, — что эта критика принимает вредный характер. За весь сегодняшний день никакого нового, правильного, делового совета я не слышал. Такой критикой можно какой угодно силы и устойчивости человека или какой угодно силы и устойчивости коллектив привести в состояние расхлябанности. Это попытка развенчать работу. Такие вопросы не решаются в столь короткий срок, особенно, если принять во внимание, что сокращен отдел дрозофилы, основного отдела генетики. В интересах науки необходимо продолжать работы по генетике» (Вавиловское наследие в современной биологии, 1989, с. 354).

Это было последнее заседание, на котором деятельность Института генетики и Н. И. Вавилова получила решительное одобрение ОБН.

В особо трудные для биологии годы Орбели взял на себя и защиту основоположника Московской генетической школы Н. К. Кольцова, считал его выдающимся биологом, а генетику — фундаментальной наукой. Именно по рекомендации Кольцова Орбели образовал в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности АМН СССР генетическую группу, в которую вошли И. И. Канаев, Р. А. Мазинг, С. Н. Давиденков, Н. А. Крышова и Л. В. Крушинский.

После 7 драматических лет (1948–1955) осенью 1955 г. Л. А. Орбели обратился в Президиум АН СССР и Биологическое отделение АН СССР с запиской о необходимости создания Института эволюционной физиологии. Специфика проектируемого института, — считал Орбели, — в изучении всех систем и функций организма в эволюционном аспекте, подчиненном проблеме раскрытия закономерностей развития функций. Изучение эволюции функций приобретает существенное значение в деле преодоления физиологических ограничений, использования такой современной техники ближайшего будущего, как сверхвысотные полеты на больших скоростях, глубоководные спуски. Эволюционный подход требуется также при решении вопросов мирного использования атомной энергии, вопросов радиобиологии, борьбы с лучевой болезнью. Институт Орбели создал в 1956 г. в возрасте 74 лет.

В постановлении Президиума АН СССР от 6 января 1956 г. было указано: реорганизовать Лабораторию эволюционной физиологии АН СССР в Институт эволюционной физиологии и присвоить ему имя И. М. Сеченова.

Было отмечено, что главными задачами института являются: изучение путей развития функций животных в онто- и филогенезе; выяснение основных закономерностей этого развития и механизмов преобразования функций под влиянием природных факторов; изучение специфических закономерностей совершенствования физиологических механизмов высшей нервной деятельности ребенка, обусловленных историей развития человечества; изучение связи исследований по эволюции функций с вопросами мирного использования атомной энергии и другими вопросами, связанными с развитием техники. Вот текст этого постановления, сыгравшего важную роль в институционализации эволюционно-биологических исследований в Академии наук:

«Вопрос о структуре Института эволюционной физиологии рассмотреть в Бюро отделения биологических наук в 2-х недельный срок и представить на утверждение Президиума АН СССР.

В соответствии с Постановлением Совета Министров СССР от 4 мая 1955 г. за № 863 согласовать вопрос о реорганизации Лаборатории эволюционной физиологии в Институт эволюционной физиологии с Министерством финансов СССР.

Просить Ленинградский Горисполком силами своей строительной организации построить в 1956 г. для Института эволюционной физиологии типовое школьное здание. Финансирование этого строительства определить в размере 3,8 млн рублей за счет перераспределения средств. Подписали постановление:

Президент АН СССР академик А. Н. Несмеянов.

И. о. главного ученого секретаря Президиума АН СССР
член-корр. АН СССР Н. М. Сисакян».

В программном докладе «Основные задачи и методы эволюционной физиологии» на первом совещании по эволюционной физиологии 7 марта 1956 г. в Ленинграде Орбели сформулировал главные задачи эволюционной физиологии: изучение эволюции функций и функциональной эволюции (Орбели, 1961, с.61).

Венцом эволюционной физиологии Л. А. Орбели считал изучение человека, его поведения в процессе формирования и развития. Целостное изучение поведения человека должно осуществляться совместными усилиями медико-биологических, гуманитарных и социальных наук.

Задача состоит в том, чтобы в тесном и органическом взаимодействии с психологией, социологией и педагогикой раскрыть те физиологические механизмы, которые реализовали возможность превращения человека из биологического существа в существо одновременно биологическое и социальное. Орбели привлек внимание исследователей к внутреннему, душевному миру человека, к изучению его чувств, переживаний, радости и печали. Он решительно выступал против отрицания субъективных методов исследования поведения человека. Научное изучение человека, подчеркивал Орбели, предусматривает изучение проявлений всех форм поведения, и прежде всего внутреннего мира человека.

Последний доклад Л. А. Орбели «О взаимоотношениях эволюционной физиологии и медицины» (1958) был посвящен роли Военно-медицинской академии в развитии эволюционной биологии и медицины, начиная с К. Бэра и Н. И. Пирогова. Традиция изучения функций в свете идеи развития была заложена именно в стенах Медико-биологической академии (Военно-медицинской академии).

Литература

- Белецкий Н. Ф.* Физиология воздушного пузыря рыб. Харьков, 1883. 223 с.
Вавиловское наследие в современной биологии / отв. ред. В. К. Шумный. М. : Наука, 1989. 365 с.
Дарвин Ч. Сочинения. Т. 5. М. : Изд-во АН СССР, 1953. 1040 с.
Орбели Л. А. Избр. труды. Т. 1. М. ; Л. : Наука, 1961. 456 с.
Павлов И. П. Полн. собр. соч. Т. 4. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. 452 с.
Сеченов И. М. Автобиографические записки. М. : Научное слово, 1907. 195 с.
Сеченов И. М. Избранные произведения. Т. 1. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. 772 с.
Сеченов И. М. Физиология нервной системы : в 3 т. СПб. : Типогр. А. Головачева, 1866.

Idea of Evolution in Physiology: I. M. Sechenov, I. P. Pavlov, L. A. Orbeli

N. A. Grigorian

Institute for the History of Science and
Technology named after S. I. Vavilov, RAS
Moscow, Russia: postmaster@ihst.ru

The article covers the history of emergence and development of comparative evolutionary researches in the works of eminent Russian physiologists, from the 1860-s till 1956, the year when the Institute of the evolutionary physiology named after I. M. Sechenov was founded in Leningrad (now — St. Petersburg; the Institute of the evolutionary physiology and biochemistry named after I. M. Sechenov, Russian Academy of Sciences).

Keywords: Comparative physiology, evolutionary physiology, evolution of movements of expression, evolution of functions, evolution of behavior, I. M. Sechenov, I. P. Pavlov, L. A. Orbeli.

НЕИЗВЕСТНАЯ ПЕРЕПИСКА А. О. КОВАЛЕВСКОГО И И. И. МЕЧНИКОВА С Н. П. ВАГНЕРОМ

С. И. Фокин

Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия: sifokin@mail.ru

Обнаружено 35 писем А. О. Ковалевского и 23 письма И. И. Мечникова, написанных Н. П. Вагнеру в период с 1866 по 1898 год. Дана краткая характеристика их содержания. Издание этих писем с необходимыми комментариями безусловно обогатит наши представления о жизни, творчестве и взаимоотношениях этих отечественных биологов.

Ключевые слова: письма, А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, Н. П. Вагнер, зоология, эмбриология, Казань, Санкт-Петербург, Неаполь.

После опубликования труда Ч. Дарвина «Происхождение видов» (1859) резко возросло количество сравнительно-анатомических и эмбриологических работ. Они были призваны в известной мере подтвердить или опровергнуть новую теорию. Дарвин указывал в своей книге, что наука о строении животных представляет собою один из наиболее интересных отделов естествознания. Творец дарвинизма, однако, сам практически не работал как зоолог-морфолог и тем более как эмбриолог.

Необходимость изучения анатомии и эмбриологии морских животных, особенно принадлежащих к низшим группам животного царства, была очевидна после появления дарвиновской теории эволюции, ибо именно эти представители беспозвоночных и низших хордовых являлись ключевыми для понимания эволюционных связей и единства происхождения животного мира. Таким образом, разработка зоологической, и прежде всего эмбриологической, тематики приобретала общеприкладное и даже мировоззренческое звучание.

Российская зоологическая школа в последней четверти XIX в. занимала в этом смысле одну из лидирующих позиций в мировом научном сообществе. Такое утверждение особенно справедливо для эволюционной сравнительной эмбриологии беспозвоночных, основы которой в 1865–1885 гг. были заложены классиками отечественного естествознания А. О. Ковалевским (1840–1901) и И. И. Мечниковым (1845–1916). Их творческие биографии, научные и личные связи достаточно полно и разносторонне освещены коллегами зоологами и историками науки (Догель, 1945, 1955; Макарова, 1958; Некрасов, Артемов, 1951; Гайсинович, 1978, 1988; Давыдов, 1960; Фокин, 2001, 2002а, б; Пилипчук, 2003), а для И. И. Мечникова прежде всего им самим и его второй женой (Мечникова, 1926; Мечников, 1946). Это оказалось возможным, в том числе, и благодаря значительному эпистолярному наследию ученых, существенная часть которого уже опубликована (Борьба за науку в царской России, 1931; Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову, 1955; И. И. Мечников. Письма, 1974; И. И. Мечников. Письма к О. Н. Мечниковой, 1978; А. О. и В. О. Ковалевские. Переписка, 1988).

Обширная переписка между А. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым (Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову, 1955; И. И. Мечников. Письма, 1974), про-

исходившая во время их исследований в области сравнительной эмбриологии, дает ценные сведения как о творческом процессе работы ученых, так и об их человеческих качествах и взаимоотношениях (Фокин, 2006). В этом плане любые новые документальные свидетельства научных и житейских связей отечественных зоологов того времени могли бы оказаться значимым материалом для истории науки. Однако для Ковалевского и Мечникова шансы новых эпистолярных находок представлялись в последнее время минимальными. Тем не менее переписка между Ковалевским, Мечниковым и другими отечественными зоологами (их прямыми коллегами и современниками) должна была существовать и существовала. До сих пор, однако, из нее было опубликовано не так много писем, да и то не полностью (Борьба за науку в царской России, 1931).

Одним из корреспондентов А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова был их коллега, профессор зоологии Казанского университета (с 1871 г. — Санкт-Петербургского университета) Н. П. Вагнер (1829–1907) — девять его писем сохранилось в архиве Мечникова (Борьба за науку в царской России, 1931, с. 123) и одно — в архиве Ковалевского¹. Николай Петрович — первооткрыватель педогенеза у насекомых (Вагнер, 1862), один из первых исследователей фауны беспозвоночных Белого моря (Вагнер, 1885) и основатель там (на Соловках) первой биологической станции в полярных широтах (Фокин и др., 2006) — неоднократно работал и на побережье Средиземного моря — в Мессине, Виллафранке и Неаполе. Именно в Неаполе в 1865 г. все три ученых лично познакомились (Фокин, 2006), и это знакомство продолжалось более 30 лет.

Персонального архива Н. П. Вагнера нет в отечественных архивных собраниях. Долгое время предполагалось, что он утрачен. Соответственно, письма других ученых к Вагнеру были неизвестны. Мои попытки найти какие-либо вагнеровские документы у потомков ученого (наследников двух старших сыновей Н. П. Вагнера — Петра и Юлия), живущих в России, принесли мало результатов. Поскольку сын Николая Петровича Ю. Н. Вагнер (1865–1946) эмигрировал в 1920 г. в Сербию (Фокин, 2009), а судьба потомков третьего сына и трех дочерей Николая Петровича была неизвестна, оставался шанс найти какие-то материалы из научного архива ученого за рубежом. Этот шанс удалось реализовать в конце 2008 г.: я обнаружил личный архив Н. П. Вагнера в собрании Чешского музея национальной литературы. В его составе оказалось 23 письма И. И. Мечникова (77 страниц текста) и 35 писем А. О. Ковалевского (109 страниц текста), общему описанию которых и посвящено настоящее сообщение.

Переписка между И. И. Мечниковым и Н. П. Вагнером, согласно сохранившимся в архиве последним письмам, началась в самом начале 1866 г. Мечников тогда работал в Геттингене (Германия) у профессора Кеферштейна², а Вагнер приватно продолжал свои исследования в Неаполе, куда он был командирован на год Казанским университетом. В январе 1866 г. Ильей Ильичем было написано пять писем, в феврале — два, в марте — два и в апреле — одно. Такая высокая интенсивность переписки в начале 1866 г. (после непродолжительной разлуки), по-видимому, свидетельствует о дружеских отношениях, несмотря на значительную разницу в возрасте,

¹ ПФА РАН. Ф. 300. Оп. 1. Д. 4.

² И. И. Мечников с начала 1865 г. был отправлен за границу на 2 года для приготовления к профессорскому званию.

установившихся в Неаполе между учеными. Напомню, что в это время Мечникову было еще только 20 лет, а Вагнеру шел уже 37-й год. Другая причина интенсивной переписки заключалась, вероятно, в том, что ординарный профессор Вагнер плохо знал фауну морских беспозвоночных и постоянно советовался с Мечниковым по поводу своих находок. Этот факт не столь удивителен, так как первую часть своей научной карьеры (до 1865 г.) Вагнер занимался исключительно энтомологией. Более удивительными представляются обширные фаунистические познания Мечникова, который до поездки в Неаполь в 1865 г. имел лишь сравнительно короткий опыт работы с морскими животными, приобретенный в 1864 г. на Северном море (Гельголанд), да и то без серьезного руководства (Мечникова, 1926).

В Геттингене Мечников сначала занимался исследованиями гистологии выделительной системы позвоночных. «Я теперь штудирую подробную гистологию почек лягушки и скоро окончу эту работу, представляющую уже теперь несколько серьезно интересных результатов. Скоро я начну еще несколько исследований, обещающих хорошую поживу», — писал он Вагнеру в самом начале января 1866 г.³. Помимо сообщений о своих занятиях по гистологии, упоминания и оценок некоторых литературных научных новинок, как уже было отмечено, переписка в январе затрагивает объекты исследований Н. П. Вагнера — анатомию и эмбриологию некоторых червей (преимущественно полихет) и ракообразных. «Я очень рад, что Вы мне даете случай хоть короткое время думать о червях (они дороги моему сердцу), а то я совсем погрузился в изучение разных лимфатических сосудов, костей таза и тому подобное», — пишет Мечников своему корреспонденту 18 января, видимо, в ответ на извинения Вагнера за многочисленность вопросов. Следует отметить хорошую ориентацию Мечникова в научной литературе того времени по беспозвоночным, которую он демонстрирует в этих письмах.

К концу апреля, однако, переписка сходит на нет — отчасти из-за усиленной работы Мечникова над статьей по эмбриональному развитию насекомых, а отчасти, видимо, потому, что вопросы у Вагнера иссекают и он пишет в Геттинген все реже.

Следующий блок из семи писем (конец 1867 — середина 1869) по большей мере связан с перемещением И. И. Мечникова в Одессу (1867) и с возвращением его в качестве доцента в Санкт-Петербургский университет (1868), включая его баллотировку при содействии И. М. Сеченова на место профессора зоологии в Петербургской военно-хирургической академии в 1869 г.⁴

Определенная интрига этой части переписки сводится к неоднократным приглашениям Мечникову (судя по пражским текстам и нескольким опубликованным ранее письмам Вагнера к Мечникову)⁵ переходить в Казанский университет за которыми, правда, просматривается (особенно в 1869 г.) желание самого Н. П. Вагнера занять место Мечникова и стать профессором зоологии в Санкт-Петербурге. Соответственно, эти письма уже не имеют прежнего теплого дружеского тона

³ Цитаты по оригиналам писем из личного фонда Н. П. Вагнера (Чешский музей национальной литературы, Прага. Фактически фонд еще не каталогизирован и единицы хранения не имеют собственных номеров).

⁴ Женившись в январе 1869 г. на Л. В. Федорович, больной туберкулезом, Мечников вынужден был искать путей улучшения своего финансового положения.

⁵ Два опубликованные письма Н. П. Вагнера (Борьба за науку в царской России, 1931, с. 123–125).

и никак не связаны с зоологическими исследованиями корреспондентов. «Уже давно наши сношения с Вами почтеннейший Николай Петрович, перестали носить прежний характер и мы переписываемся только в случае надобности — по разным делам», — это замечание Мечникова конца 1867 г. вполне характеризует переписку между учеными этого периода. Самого же Николая Петровича Мечников так аттестует в письме к А. О. Ковалевскому: «Видите ли, что Вагнер, при всех своих достоинствах, может ни с того ни с сего напасть на человека, с которым до того был в хороших отношениях <...> В ответ на мое откровеннейшее письмо, в котором я писал ему, что боюсь конкуренции в Петербурге, так как у него есть друзья, которые (помимо воли Вагнера) станут вытеснять меня из-за него, он послал мне ругательный ответ, в следствие которого наши отношения сделались, конечно, очень скверны» (И. И. Мечников. Письма, 1974, с. 78)⁶.

Остальные шесть писем И. И. Мечникова были посланы Н. П. Вагнеру в период с 1870 по 1893 г. из Одессы, Харькова, Мессины и Парижа. При этом от одесского письма (1870) сохранилась только последняя страница, а парижская корреспонденция представляет собой достаточно короткие записки. Только письмо, посланное из Харькова (1876), косвенно связано с зоологическими исследованиями. В это время Вагнер собирался в свою первую поездку с целью изучения фауны Белого моря. Узнав об этом, Мечников обратился к нему с просьбой привезти образцы тараканов, живущих на севере: «Несколько лет я уже занят вопросами происхождения видов и, между прочим, борьбою за существование. Ныне я особенно увлекся изучением тараканов (то есть семейства Blattidae вообще), по поводу борьбы за существования которых у меня затеяна целая монография всего семейства»⁷.

На закате жизни, в 1915 г., в своих воспоминаниях И. И. Мечников лишь мимоходом упомянул своего старого знакомого: «Мои петербургские коллеги были бы очень рады моему уходу из университета и замены меня казанским профессором Н. П. Вагнером, получившим преходящую славу открытием бесполого размножения личинок одного комара и сделавшегося в последствие знаменитым сказочником под псевдонимом Кота-Мурлыки» (Мечников, 1946, с. 51).

Согласно сохранившимся в архиве Н. П. Вагнера письмам, переписка с А. О. Ковалевским началась годом позднее, чем с И. И. Мечниковым, — летом 1867 г. — и имела несколько иное развитие. В начале (1867) в большой степени письма Ковалевского, который получил после защиты докторской диссертации (январь 1867 г.) двухгодичную заграничную командировку, касались его научных работ и возможности перехода экстраординарным профессором в Казань. Четыре письма были отправлены из Триеста, где Ковалевский, по своему обыкновению занимался сразу несколькими темами: развитием разных рыб, саламандры, аксолотля, морской свинки и кролика, а также оболочников (Tunicata).

Основным дискуссионным моментом первых писем, однако, был предложенный Вагнером переход Ковалевского в Казанский университет. «Благодарю Вас искренне на приглашение перехода в Казань, — писал Александр Онуфриевич своему коллеге. — Я, к сожалению, не могу исполнить Вашего желания, так как я коман-

⁶ Согласно материалам пражского архива, обмен этими письмами произошел в 1869 г. Мечников дает весьма субъективную оценку и своему письму, и ответному письму Вагнера (оба они сохранились).

⁷ Судя по опубликованным работам И. И. Мечникова, эта идея не осуществилась.

дирован теперь на два года за границу, а свободные и беспрепятственные занятия для меня еще слишком завлекательны, что бы я их так скоро променял на удовольствие поучать других, тем более что для последнего я еще кажется не совершенно созрел».

Далее, после окончательного согласия на переход в Казань экстраординарным профессором (август 1867 г.), несколько писем было посвящено по преимуществу разделению педагогических нагрузок в университете между Вагнером и Ковалевским. Параллельно, впрочем, происходил и обмен результатами исследований. Некоторые результаты Вагнера вызывали определенное удивление Ковалевского, безусловно, более опытного эмбриолога, чем его старший коллега: «Ваши данные относительно развития *Chrysomelida* до того удивительны, что я боюсь так ли я понял из Вашего весьма краткого описания — будьте милостивы напишите поподробнее <...>. Это ведь до того важно, что ужасно хочется полнее узнать».

Наиболее интенсивная переписка между учеными происходила в 1868 г., когда Ковалевский продолжал работать на Средиземном море — Триест, Неаполь, Мессина (13 писем) и уже по дороге к новому месту службы — из Швейцарии (1 письмо). Помимо отрывочных, но многочисленных описаний зоологических исследований, проводимых в это время Ковалевским, лейтмотив большинства его писем Вагнеру — катастрофическая нехватка денег⁸.

Очевидно, и в те времена русская бюрократия работала далеко не идеально. «Искренне и бесконечно благодарен Вам за все Ваши хлопоты о снабжении меня деньгами, — писал Ковалевский Вагнеру из Неаполя в мае 1868 г. — Из Министерства мне отписали то же, о чем и Вы меня извещаете, то есть, что жалование я должен получать из Университета. Вы пишете, что выслали мне 250 подъемных и 230 жалования, я же получил 250 подъемных и какие-то 144 рубля. Интересно куда девались остальные 86?»

Естественно, работая в одном университете, коллеги обычно не обменивались письмами — за время работы в Казани (около года) Ковалевским было отправлено Вагнеру только одно письмо. Оно касалось единственной крупной совместной работы, сделанной учеными в этот период. «Я сегодня добыл икру стерляди и буду работать над ее развитием, поэтому мы сталкиваемся на одном вопросе <...>. Я предвижу огромный интерес, который представит метаморфоз личинок и огромные затруднения получить этих личинок. Не найдете ли Вы поэтому удобным, в виду трудного объекта, соединиться и общими силами разработать вопрос или предоставив каждому из нас, или только мне какую-нибудь часть для достижения целого»⁹.

Далее, после перехода Ковалевского в Киев (сентябрь 1869 г.) и затем в Одессу (весна 1874 г.) переписка ученых становится все более спорадической: пять писем за 1869–1871 гг. и три письма за 1875–1889 гг. В значительной степени эти письма интересны в смысле биографических подробностей и деталей взаимоотношений

⁸ Жалование Ковалевского из России регулярно запаздывало. Александр Онуфриевич закупал животных для практических работ и музея Казанского университета на свои деньги, вернуть которые ему долго не удавалось.

⁹ Работа по эмбриологии стерляди была сделана совместно А. О. Ковалевским, Н. П. Вагнером и Ф. В. Овсянниковым. Успешное искусственное перекрестное оплодотворение стерляди, осетра и севрюги, проведенное авторами, выявило причину наличия многочисленных разновидностей осетровых в Волге.

между Ковалевским, Вагнером и, отчасти, Мечниковым. В результате получения в 1870 г. последней профессуры в Одессе Н. П. Вагнер смог осуществить давно лелеемую им мечту и водвориться в Санкт-Петербургском университете¹⁰.

Отношения между Ковалевским и Вагнером, судя по письмам, никогда не были особенно близким, но и не претерпевали таких колебаний, как в случае с Мечниковым. В 1875 г. Александр Онуфриевич писал в Петербург: «Многоуважаемый и дорогой Николай Петрович, Я было очень обрадован Вашим письмом, потому что в последнее время побаивался, что Вы на нас, одесситов давно махнули рукой, как на народ пропащий <...> Узнав однако, что у меня есть весть от старого друга и Ильи Ильича и товарищи понемногу явились самолично прочесть Ваше письмо — видите какое у нас захоlustье — не хуже Шадринки. Письмо столичного друга производит сенсацию».

В 1890–1894 гг. А. О. Ковалевский и Н. П. Вагнер снова оказались в одном, Санкт-Петербургском университете, правда, в разных кабинетах¹¹. В эти последние годы перед отставкой Вагнером было получено четыре коротких письма от Александра Онуфриевича. Они уже целиком касались только университетских и академических событий — последние годы Вагнер, оставаясь формально главой Зоотомического кабинета университета, занимался только спиритизмом и литературой — наука перестала его привлекать. Тем не менее коллеги сочли необходимым отметить заслуги Николая Петровича в развитии отечественной зоологии: в 1898 г. он был избран членом-корреспондентом Императорской Санкт-Петербургской академии наук.

Обнаруженная переписка А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова с Н. П. Вагнером (особенно в ее ранней части) составляет значительную долю их эпистолярного наследия, известного к настоящему времени. До сих пор за период 1866–1870 гг. было опубликовано около 30 писем Ковалевского и Мечникова. Теперь появилась возможность добавить к ним еще 27 писем Александра Онуфриевича и 18 — Ильи Ильича, написанных в этот период. Издание этих писем с необходимыми комментариями, безусловно, обогатит наши представления о жизни, творчестве и взаимоотношениях этих отечественных биологов.

Литература

- А. О. и В. О. Ковалевские. *Переписка* 1867–1873 гг. М. : Наука, 1988. 348 с.
- Борьба за науку* в царской России. Неизданные письма И. М. Сеченова, И. И. Мечникова и других. М. ; Л. : Гос. соц-экон. изд-во, 1931. 224 с.
- Вагнер Н. Самопроизвольное размножение гусениц у насекомых. Казань : Казанский ун-т, 1862. 50 с.
- Вагнер Н. П. Беспозвоночные Белого моря. Т. 1. СПб. : Тип. М. М. Стасюлевича, 1885. 218 с.
- Гайсинович А. Е. Эпистолярное наследие И. И. Мечникова // И. И. Мечников. Письма (1863–1916). М. : Наука, 1974. С. 3–38.
- Гайсинович А. Е. Труды и дни братьев А. О. и В. О. Ковалевских // А. О. и В. О. Ковалевские. *Переписка* 1867–1873 гг. М. : Наука, 1988. С. 3–25.

¹⁰ Перевод Вагнера в Петербург в качестве сверхштатного ординарного профессора состоялся в августе 1871 г.

¹¹ Ковалевский возглавлял (1890–1894) анатомо-гистологический кабинет Санкт-Петербургского университета, а Вагнер — зоотомический.

- Давыдов К. Н. А. О. Ковалевский как человек и как ученый (воспоминания ученика) // Тр. Ин-та истории естествознания и техники АН СССР. 1960. Т. 31. Вып. 6. С. 326–363.
- Догель В. А. А. О. Ковалевский. М. ; Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1945. 153 с.
- Догель В. А. Работы И. И. Мечникова по зоологии // И. И. Мечников. Академическое собрание сочинений. М. : Гос. изд-во мед. лит., 1945. Т. 1. С. 340–248.
- И. И. Мечников. Письма (1863–1916). М. : Наука, 1974. 295 с.
- И. И. Мечников. Письма к О. Н. Мечниковой 1876–1899. М. : Наука, 1978. 324 с.
- Мечников И. И. Страницы воспоминаний. М. : Изд-во Академии наук СССР, 1946. 276 с.
- Мечникова О. Н. Жизнь Ильи Ильича Мечникова. М. : Гос. изд-во, 1926. 222 с.
- Макарова Т. В. А. О. Ковалевский в С.-Петербургском университете (1859–1867) // Вестник ЛГУ. 1958. Сер. биол. № 3. С. 73–84.
- Некрасов А. Д., Артемов Н. М. Александр Онуфриевич Ковалевский // А. О. Ковалевский. Избранные работы. М. ; Л. : Изд-во. Академии наук СССР, 1951. С. 536–621.
- Пилипчук О. Я. Александр Онуфриевич Ковалевский 1840–1901. М. : Наука, 2003. 182 с.
- Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову (1866–1900). М. ; Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1955. 311 с.
- Фокин С. И. Ковалевские, Шевяковы, Догели // Сплетение судеб. Природа. 2001. № 12. С. 18–27.
- Фокин С. И. А. О. Ковалевский и его потомки // Вестник РАН. 2002а. Т. 72. № 5. С. 415–421.
- Фокин С. И. А. О. Ковалевский — студент в Германии // Русско-немецкие связи в биологии и медицине. СПб. : Борей Арт, 2002б. С. 86–93.
- Фокин С. И. Русские ученые в Неаполе. СПб. : Алетея, 2006. 380 с.
- Фокин С. И. Зоолог Юлий Николаевич Вагнер. Неаполь — С.-Петербург — Киев — Белград // Российско-сербские связи в области науки и образования: XIX — первая половина XX в. СПб. : Нестор-История, 2009. С. 101–115.
- Фокин С. И. Смирнов А. В., Лайус Ю. А. Морские биологические станции на Русском Севере (1881–1938). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 130 с.

Unknown Correspondence between A. O. Kowalevsky, I. I. Metschnikov and N. P. Wagner

S. I. Fokin

St. Petersburg State University
St. Petersburg, Russia: sifokin@mail.ru

35 letters of A. O. Kowalevsky and 23 letters of I. I. Metschnikov sent to N. P. Wagner in 1866–1898 were found. General characterization of the correspondence is given. We have a hope that publication of the letters with necessary comments will improve our knowledge about life, creation and relationships of the national biologists.

Keywords: Letters, A. O. Kowalevsky, I. I. Metschnikov, N. P. Wagner, zoology, embryology, Kazan, St. Petersburg, Naples.

БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ГАРМОНИЯ В ПРИРОДЕ: ВОСПРИЯТИЕ ДАРВИНИЗМА В РОССИЙСКОЙ ГЕОБОТАНИКЕ

А. А. Федотова

Санкт-Петербургский филиал Института истории
естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН
Санкт-Петербург, Россия: f.anastasia.spb@gmail.com

Создателей российской географии растений и геоботаники советская традиция истории естествознания обычно описывала как дарвинистов. Однако было бы корректнее называть их не дарвинистами (селекционистами) в строгом смысле слова, а эволюционистами. Некоторые аспекты дарвиновского видения природы, важные для современной экологии и биогеографии (жестокость борьбы за существование, относительность любой адаптации, отрицание представлений о том, что естественные сообщества и флоры являются гармонично и рационально организованными целостностями) входили в исследовательскую практику постепенно. Русских исследователей растительности конца XIX — начала XX в. — А. Н. Бекетова, Краснова, Г. И. Танфильева, С. И. Коржинского, В. И. Талиева, А. Я. Гордягина и некоторых других — можно выстроить в своеобразный ряд, иллюстрирующий сравнительно позднее вхождение некоторых аспектов дарвинизма в ежедневную исследовательскую практику.

Ключевые слова: ботаническая география, дарвинизм, геоботаника.

Соображения о том, что дарвиновская теория оказала решающее влияние на развитие биогеографических исследований и становление экологического подхода в биологии, давно стали общим местом в очерках по истории этих специальностей (см., напр.: Browne, 1983; Hagen, 1986, etc.). Однако еще раз обратиться к данной теме не будет лишним, так как процесс восприятия дарвиновских идей в любой области наук о живом происходил нелинейно. В данной статье мне бы хотелось проанализировать восприятие дарвинизма российскими ботанико-географами в последней трети XIX в.

Ботанико-географов конца XIX — начала XX в., создателей науки о растительности в России, историки отечественного естествознания советского времени обычно называли дарвинистами. Традиционно считается, что они много сделали для восприятия теории Чарльза Дарвина в России (Дохман, 1973). Однако было бы корректнее называть их, как и многих других естествоиспытателей по всему миру, не дарвинистами в строгом смысле слова, а эволюционистами. Ботаники приняли идею естественного происхождения всех живых организмов от общего предка, но некоторые из них критиковали селекционизм. Другие лишь на словах принимали значение борьбы за существование как важнейшего фактора, регулирующего географическое и топографическое распространение видов. Как убедительно показали историки экологии и биогеографии (см., напр.: Cittadino, 1990), селекционизм был крайне важен для формулировки задач экологии как науки. Его следствием стал отказ от представлений о гармонии и рациональности в природе, в том числе от представлений о флорах и сообществах как целостностях (Brown, 1983). Однако переход от этих идей, коренящихся в Линневской концепции экономии природы, к современному пониманию того, что такое растительное сообщество и/или флора,

в среде ботанико-географов происходил крайне медленно. Описание этого перехода в российской ботанике — еще одна иллюстрация того, что «дарвиновская революция» была скорее эволюцией, чем революцией.

Отечественных ботанико-географов, начиная с А. Н. Бекетова, его учеников и младших коллег — А. Н. Краснова, Г. И. Танфильева, С. И. Коржинского, В. И. Талиева, А. Я. Гордягина и др. — можно выстроить в своеобразный ряд, иллюстрирующий переход от линнеевской концепции экономии природы к современной экологии и биогеографии, требующей всестороннего обоснования предполагаемых исследователем причинно-следственных связей, в том числе и с привлечением экспериментальных данных. Важно подчеркнуть, что перечисленные ученые работали не в одиночку, а собирали вокруг себя эффективные группы молодежи и любителей и тем самым передавали свой подход следующему поколению исследователей, не слишком критически воспринимавших взгляды учителей.

В своей монографии Дэниел Тодес (Todes, 1989) демонстрирует, что многие российские естествоиспытатели приняли идею естественного происхождения живых организмов от общего предка довольно рано, но они либо критиковали селекционизм, либо принимали его лишь на словах. Виды растений и животных уже считались продуктами естественного процесса, однако те сообщества, которые они составляли, описывались так, как будто сообщества эти были организованы какой-то разумной силой.

Медленное проникновение идей селекционизма в среду отечественных ботанико-географов можно проследить, анализируя историю так называемого «степного вопроса» — дискуссию о причинах безлесья степей, о закономерностях управляющих распространением степных и лесных видов и сообществ на Русской равнине. «Степной вопрос» выбран автором в качестве модели в связи с тем, что почти ни один российский ботаник или физикогеограф того времени не обошел его своим вниманием, а некоторые сделали его центральной темой своих исследований. К нему обращались естествоиспытатели «додарвиновского» периода: Карл Эрнст фон Бэр, Александр Миддендорф, Франц Рупрехт и др. (Рупрехт, 1866), еще тогда, когда ботаническая география в России не существовала как самостоятельная ветвь исследований. Но особенно активно степной вопрос обсуждался в последней четверти XIX и первом десятилетии XX в. Именно при обсуждении этой проблемы отечественная ботаническая география сделала свои первые серьезные шаги к независимости.

Историю ботанической географии в России как отдельной дисциплины нужно начинать с работ профессора Санкт-Петербургского университета Андрея Николаевича Бекетова. Его еще при жизни называли лидером российских ботаников. А. Н. Бекетов сравнительно мало работал как исследователь, но для становления самостоятельности ботаники в России он критически важен. Он был учителем многих крупных и очень многих «рядовых» ботаников. В отличие от большинства своих предшественников по кафедре, закончивших европейские университеты, он получил образование в России, в Казанском университете. Круг его интересов был сформирован наблюдениями за природой южно-русских степей и Кавказа. Первая его работа по ботанической географии относится к 1853 г. — это диссертация на соискание степени магистра ботаники «Очерк тифлисской флоры» (Бекетов, 1853). Последняя написана уже на закате его жизненного пути — это сводка «География растений» (Бекетов, 1896).

По воспоминаниям коллег и учеников (см., напр.: Кузнецов, 1903), кумиром молодости А. Н. Бекетова был Жорж Кювье. Ботанико-географические работы А. Н. Бекетова пронизаны представлениями о гармонии в природе. Гармония эта проистекает из того, что живые организмы обладают способностью изменяться в соответствии с условиями среды. Гармоничные отношения в природе — результат приспособления каждого явления к специфической цели и среде обитания. Если в ранних, «додарвинских» работах Бекетова, гармония эта божественная (Бекетов, 1856), то в «последарвиновских» — естественная (Бекетов, 1896). Уже в зрелом возрасте Бекетов принял концепцию эволюции как естественного процесса и все свои общие ботанические курсы читал с дарвиновских позиций. Однако он оставался критиком селекционизма (Todes, 1989). Сообщества и флоры и ранних, и поздних работ Бекетова — это сбалансированные целостности, идеально приспособленные к местным условиям среды и рационально организованные. Они больше соответствуют концепциям адаптационизма Кювье и экономике природы Линнея, чем «новой» механистической ботанике второй половины XIX века. Бекетов не принял идеи о жесткой индивидуальной конкуренции в природе и не сделал конкуренцию и адаптацию задачами ботанико-географического исследования.

Он несколько раз высказывался о значении борьбы за существование как фактора, определяющего безлесие степей, о конкуренции между степными травянистыми растениями и деревьями северной полосы. Надо признать, что Бекетов удачно объяснил причины безлесия степей, однако он сделал это в самой общей форме, не объяснив, какие именно особенности физиологии определяют конкурентные преимущества степных трав в условиях засушливого климата.

Детальная разработка «степного вопроса» досталась его ученикам и младшим коллегам. Вместе с бекетовскими представлениями о важнейших задачах фитогеографии в России — изучением закономерностей широтного распространения растительности, которое так хорошо проявляется на обширных пространствах Русской равнины — молодое поколение ботаников унаследовало также представление о естественных сообществах и флорах как о гармоничных целостностях. В силу представлений о том, что живым организмам присуще свойство адаптации к внешним условиям, растительность рассматривалась учениками Бекетова как продукт среды, а вопросы о путях адаптации к ее условиям не ставились. Значительное влияние на петербургских ботанико-географов оказал коллега А. Н. Бекетова по университету — создатель генетического почвоведения В. В. Докучаев. В своих исследованиях он также делал акцент на географических факторах (см., напр.: Боркин, 2009). В результате биологические аспекты ботанической географии как бы выпали из внимания самой мощной «школы» ботанико-географов конца XIX в.

Понимание растительного сообщества в трудах прямого ученика Бекетова — Андрея Николаевича Краснова — оставляло место индивидуальной конкуренции между видами растений. Однако его подход подразумевал, что растительные виды и сообщества должны быть распределены на поверхности Земли строго закономерно в соответствии с физико-географическими условиями. Эти представления не оставляли места случайности и вероятности, столь важных для современной экологии и дарвинизма. Как и другие ботаники того времени, А. Н. Краснов был озадачен, если виды встречались на «несвойственной» им почве (Краснов, 1893).

Другой прямой ученик А. Н. Бекетова — ботанико-географ и почвовед Г. И. Танфильев, решая вопрос о причинах преобладания в данном месте лесных или степных

группировок растительности, выбирал один решающий фактор — химический состав почвы, вне зависимости от комплекса остальных условий, в том числе межвидовой конкуренции (Танфильев, 1889). Слабым местом его ранних работ являлось также то, что он не ставил экспериментов по изучению влияния химического состава почвы на развитие разных групп и жизненных форм растений. Танфильев полагал, что полевые наблюдения достаточно надежный источник информации и считал вегетационные эксперименты делом слишком хлопотным.

С. И. Коржинский в труде «Северная граница черноземно-степной области» (1888) говорил о борьбе за существование как ведущем факторе в распределении лесных и степных сообществ в лесостепной полосе. Однако Коржинский имел в виду не конкуренцию между отдельными видами и особями растений, а борьбу лесных и степных сообществ и флор. Обсуждая конкуренцию сообществ, он использовал метафору противоборствующих армий. Точно так же, как у Бекетова, представления о гармоничных, сцепленных и рационально организованных естественных сообществах и флорах Коржинского близки к идеям ботанической географии первой половины XIX в. (о понятии «флора» в первой половине XIX в. см.: Browne, 1983). Коржинский считал более прогрессивными лесные сообщества, так как они казались ему более сложно организованными, обладающими более значительными возможностями преобразовывать среду. Именно они должны были побеждать в борьбе. Кустарниковую растительность Коржинский рассматривал как форпост лесной. Позднее его коллега по Казанскому и Томскому университетам, спутник поездок по востоку Европейской России, А. Я. Гордягин показал, что Коржинский, решая вопрос о конкуренции между сообществами, не всегда корректно трактовал свои полевые наблюдения (Гордягин, 1900, 1901).

Гораздо более строгим селекционистом и приверженцем механистической методологии «новой» ботаники, на мой взгляд, можно считать А. Я. Гордягина. При обсуждении долгосрочной динамики степных и лесных сообществ Гордягин говорил не о миграции флор и не о борьбе сообществ, а об истории и миграции конкретных видов или групп видов со сходными требованиями к условиям среды (Гордягин, 1900, 1901). Интересы А. Я. Гордягина ближе, чем других геоботаников, подходили к вопросам флористики. Основой геоботаники он считал детально проработанную систематику и флористику. Вероятно, исходя из внимания к частным вопросам флористики, Гордягин не стремился к широким метафизическим обобщениям. В каждом случае он описывал поведение лесостепной границы для конкретного района. В своих трудах Гордягин подробно обсуждал, каким образом виды той или иной формации оказываются приспособленными к данным климатическим условиям, их историю в данной области и не старался распространить свои выводы на всю лесостепную полосу. Для нас также важно, что при обсуждении динамики растительных сообществ Гордягин использовал данные физиологии растений — наблюдения за усыханием деревьев, за морозобойными трещинами, оценки прироста в различных условиях и некоторые другие.

В. И. Талиев первым среди русских ботаников поставил под вопрос общепринятую посылку о том, что приспособление растения «к известному климату исключает для нее возможность существования при иных климатических условиях». Он изучал антропогенную миграцию растительных видов и изменение растительных сообществ под влиянием человека. Это помогло ему оценить роль случайности в формировании сообществ и отказаться от взгляда на растительность как на продукт

географической среды (Талиев, 1901). Наряду с Гордягиным он привлек внимание геоботаников к изучению миграции отдельных видов (Сукачев, 1933).

Лесоводу, ботанику и географу Г. Н. Высоцкому российская геоботаника обязана объяснением того, какие именно почвенно-грунтовые и микроклиматические условия являются решающими для географического и топографического распределения лесных и степных сообществ. Используя точные инструментальные наблюдения над физическими условиями местообитаний и результаты тех несистематических опытов, которые были поставлены лесоводами в Великом Анадоле (создано в 1843 г. и фактически являлось первым в России опытным лесничеством) за полсотни лет, Высоцкий объяснил, какие именно морфологические, физиологические и анатомические особенности дают степным травам конкурентное преимущество над деревьями Средней России в засушливых условиях, какие из факторов среды являются решающими (Высоцкий, 1904). Г. Н. Высоцкий не ставил вопросов о более или менее прогрессивной организации сообществ, а рассматривал способы адаптации различных жизненных форм и видов к условиям среды.

Для оценки того, как дарвинизм повлиял на развитие ботанической географии, исследований растительности или любой другой дисциплины современной биологии, мы должны изучить не только вопрос о том, когда исследователь прочел «Происхождение видов», начал цитировать его или обсуждать со своими студентами. Еще более важным является вопрос о том, когда и как натуралист изменил свою исследовательскую программу в соответствии с дарвиновской теорией. В российской географии растений это произошло сравнительно поздно. Поколение фитогеографов, начинавшее работать в 1880-х гг., считало себя дарвинистами, но по большому счету их программа — описание растительности в зависимости от физико-географических условий — подходила очень близко к задачам «традиционной» гумбольдтиановской географии растений.

Дарвиновская теория принесла ряд идей, с которыми естествоиспытателям было трудно уживаться. Одним из ее следствий является подрыв идеи о гармонии и рациональной организации в природе. Естествоиспытателям приходилось отказываться от представлений о сообществах и флорах как сбалансированных целостностях, виды и особи в которых существуют и действуют по каким-то единым законам, от представления, что виды и сообщества идеально приспособлены к своим местообитаниям. Мне кажется, что от этих идей отказаться особенно сложно, так как она связана с нашими эстетическими убеждениями о том, что естественная, «девственная» природа прекрасна, и поэтому она просто обязана быть организована в соответствии с разумными законами гармонии.

В дарвиновском видении природы большое значение придается индивидуальной борьбе за существование, а она оставляет очень многое на волю вероятности и случайности. Значит ли это, что сообщества и флоры — всего лишь случайные конгломерации видов и особей? Кроме эстетического диссонанса, отход от представлений об идеальном соответствии естественного сообщества физическим условиям его местообитания означал ломку исследовательских программ по оценке земель и угодий через описание естественной растительности. Дискуссии о том, насколько целостными системами являются сообщества живых организмов, о том, в какой

степени абиотические факторы определяют организацию сообществ, о том, может ли биоценоз в ходе своего развития «адаптироваться» к среде и т. п., продолжают в экологии и биогеографии до сих пор. Найти баланс между ролью закономерности и случайности в организации надорганизменных систем по-прежнему непросто. Даже сегодня исследователь, начинающий заниматься вопросами экологии, должен совершить своего рода насилие над собственным эстетическим чувством для того, чтобы отказаться от «обыденных» представлений о стабильных, разумно устроенных и гармоничных «естественных» сообществах.

Исследование поддержано грантом РГНФ № 09-03-00166а.

Литература

- Бекетов А. Н. Очерк Тифлисской флоры с описанием лютиковых ей принадлежащих. СПб., 1853. 56 с.
- Бекетов А. Н. География растений // Вестник Русского географического общества. 1856. Исследования и материалы. Ч. 16. С. 45–92; С. 161–208; Ч. 17. С. 121–166.
- Бекетов А. Н. География растений. Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности. С особыми прибавлениями по Европейской России... СПб. : Тип. В. Демакова, 1896. 358 с.
- Боркин Л. Я. П. А. Костычев (1881–1890) конкуренция как фактор смены растительных сообществ // Историко-биологические исследования. 2009. Т. 1. №. 1. С. 66–84.
- Высоцкий Г. Н. О взаимных отношениях между лесной растительностью и влагой, преимущественно в южно-русских степях // Труды опытных лесничеств. 1904. Вып. 2. С. 199–418.
- Гордягин А. Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1900. Т. 34. Вып. 3. 26 с. ; 1901. Т. 35. Вып. 2. 528 с.
- Дохман Г. И. История геоботаники в России. М. : Наука, 1973. 286 с.
- Коржинский С. И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1888. Т. 18. Вып. 5. 253 с.
- Краснов А. Н. Рельеф, растительность и почвы Харьковской губернии // Журнал Харьковского общества сельского хозяйства. 1893. Вып. 3. Прил. С. 1–140.
- Кузнецов Н. И. Научная деятельность Андрея Николаевича Бекетова // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1903. Т. 33. Вып. 1. С. 238–251.
- Рупрехт Ф. И. Геоботанические исследования о черноземе // Записки Имп. Академии наук. 1866. Т. 10. Прил. 6. С. 1–131.
- Сукачев В. Н. Памяти Валерия Ивановича Талиева (1872–1932) // Советская ботаника. 1933. № 5. С. 148–152.
- Талиев В. И. Флора Крыма и роль человека в ее развитии // Труды Общества испытателей природы при Харьковском университете. 1901. Т. 35. С. 107–338.
- Танфильев Г. И. К вопросу о флоре чернозема // Материалы по изучению русских почв. СПб., 1889. Вып. 5. С. 50–81.
- Broome J. The Secular Ark: Studies in History of Biogeography. New Haven & L. : Yale Univ Press, 1983. 273 p.
- Cittadino E. Nature as the laboratory: Darwinian plant ecology in the German empire, 1880–1900. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1990. 199 p.
- Hagen J. B. Ecologists and taxonomists divergent traditions in XX century plant geography // Journal of the History of Biology. 1986. Vol. 19. P. 197–214.
- Todes D. P. Darwin without Malthus. The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought. N. Y., Oxford : Oxford Univ. Press, 1989. 219 p.

Harmony of Nature and Struggle for Existence: Reception of Darwinism in Russian Plant Geography

A. A. Fedotova

St. Petersburg Branch of the Institute for the History
of Science and Technology named after S. I. Vavilov
St. Petersburg, Russia: f.anastasia.spb@gmail.com

The makers of Russian vegetation science were often called “Darwinians” in the Soviet tradition of historiography. However it would be more appropriate not to call them, as well as many other naturalists around the world, Darwinists in the strict sense of the word, but evolutionists. Some aspects of Darwin’s vision of nature which are important for modern ecology and plant geography (cruelty in the struggle for existence, the relativity of any adaptation, the rejection of the notion that floras and natural communities are rational and harmonious entities) were worked into research practice gradually. We can illustrate a slow transition from the Linnean economy of nature and Humboldt’s science to modern ecology and biogeography by considering a sequence of scholars, from Anderey Beketov, to those scholars who established vegetation studies science in Russia in the late 19th — early 20th centuries (Sergey Korjinsky, Andrey Krasnov, Gavriil Tanfiliev, Valeriy Taliev, Andrey Gordiagin, etc.).

Keywords: plant geography, Darwinism, vegetation studies.

DARWINISM AND ZIONISM: AHAD HA'AM AND JOSEPH KLAUSNER

J. Philipson

Stockholm University, Department of Slavic Languages,
National Library of Sweden
Stockholm, Sweden: joakim.philipson@kb.se

While the attitude to Darwin's theory of evolution among the Jewish population in the late 19th century Russian empire was generally one of indifference, Jewish intellectuals such as Ahad Ha'am and Joseph Klausner used Darwinism for their own interest, as a kind of scientific warrant for the purported necessity of Zionism for the future preservation of Judaism. A primary source of this paper is a series of review articles published by Klausner in the Russian-Jewish literary journal *Knizhki Voskhoda* 1900 (July–Sept.), in which he presents the works of Ahad Ha'am.

Keywords: Darwinism, Russian empire, Jews, Zionism, Ahad Ha'am, Joseph Klausner.

Introduction: Darwinism, Jews and Zionism

Whatever Charles Darwin's original intentions, Darwinian terms such as the «struggle for existence» have been used and misused far beyond the boundaries of biology. This paper gives an example of how Darwinism was used to support Zionism among Jews in the Russian empire around the turn of the century 1900 in a series of review articles of the writings of *Ahad Ha'am*, published in the Russian-Jewish journal *Knizhki Voskhoda* by *Joseph Klausner*. Both Ahad Ha'am and Klausner were important scholars of Jewish history, and both were ardent Zionists.

Interest in Darwinism among the Jews in the late 19th century and early 20th century Russian empire was generally rather weak. The common attitude was one of ignorance or indifference, rather than either opposition or embracement. Most Russian Jews had more pressing issues to relate to than to the origin of species or the descent of mankind, such as, for example, how to get a decent education, how to escape pogroms, how to promote socialism or whether and how and to where one should emigrate. But, to the extent that Darwin's theory was somehow seen as part of the answer to these questions, the idea of evolution did now and then find expression in the Russian-Jewish press of the time. In particular, Darwin's theory was sometimes invoked, albeit only implicitly, in the defence against the mounting antisemitism. Recurrent in this context was the «argument of longevity» (Philipson, 2008), which claimed in essence that since the Jews had survived as a people until this day, for much longer time than many other ancient peoples, they had already proven their «fitness» in the «struggle for existence.» The argument was widely used by Russian-Jewish intellectuals of various inclinations from the 1860s well into the 1880s and beyond (e. g. Фин, 1860; [Передовая] // Сион, 1861; Гинстлинг, 1862; Цедербаум, 1871; Леруа, 1879; Рабинович, 1881; Гетц, 1884; cf. Philipson, 2008).

The concept of «survival of the fittest» could also serve as an argument for Jewish separateness, against assimilation. In the *American Hebrew* journal it was used in this way by orthodox traditionalists opposing Reform Judaism, citing the «law of fittest surviving, aided by the breeding of hereditary qualities in a pure race» in their defence

of Jewish ritual practice and the maintenance of Jewish separateness (American Hebrew, 14 March 1884; quoted from Swetlitz 1999, p. 227). The same type of argument, occasionally referring to the “purity of race” as a Jewish advantage in the struggle for existence, also occurred in the Russian-Jewish press, but rather within a secularist, nationalist discourse (e. g. Цедербаум, 1871; Леря, 1879; Гетц, 1884). The ultimate case for separation between Jews and gentiles, however, was made by the proponents of the emerging Zionism among Russian Jews, as expressed in the example of *Ahad Ha'am* and *Joseph Klausner*.

Another possible point of Jewish interest in Darwinism was the support that it lent to the idea of a common origin of all of mankind, as against the theories of polygenesis, which were largely dominant at least during the first half of the 19th century. If all of mankind shared the same origin, as Darwin — and the Bible — stipulated, then the claim that different races had different origins and were distinguished by essential hereditary traits would become obsolete. This argument could be used in the defence against antisemitism. But here was a point of division between, on the one hand, Jewish “integrationists” and, on the other hand, the proponents of modern Zionism. The former, in their struggle for the emancipation and in some cases even complete assimilation of the Jews in their host societies, had a natural interest in downplaying the differences between Jews and gentiles, and so a theory supporting the common origin of all humans seemed to serve their cause well. The Zionists, on the other hand, wishing to promote the emigration of the Jews from Russia to Palestine, had a vested interest in preserving the notion of an essential, insurmountable difference between Jews and non-Jews, making the prospects of integration into a futile effort. Consequently, Zionists tended to accept, at least in principle, the notion of the Jews as a *Volk* or even a “race” with distinct, hereditary, more or less immutable physiological or psychological traits that set them apart from other peoples (Hart, 1999, p. 275).

True, in one sense Darwin's theory meant the “liquidation of immutable essences” and the “final victory of nominalism over realism, which had its last bulwark in the idea of natural species,” as the Jewish philosopher Hans Jonas once put it (Cherry, 2001, p. 242). Nevertheless, leading Zionists somehow managed to combine an essentialist belief in “national characters” with an embracement of Darwinism. Perhaps it was also the emphasis on natural *selection* that appealed to them in Darwin's theory; it helped in reinterpreting the traditional, religious Judaic notion of “chosenness” into a secular, political concept. If the Jews had proven “fit” and survived as a people until this day, it must be for a reason, but not necessarily a divine purpose. The reason, then, would be that the Jews should finally be able to “return” to their ancient land of Israel, and there rediscover their true self, their essential national character.

The “integrationists,” on the other hand, even if they sometimes felt compelled to acknowledge the apparent differences between Jews and gentiles, typically shared a belief in the transformational impact of the environment, education and the living conditions of the individual. This made them more prone to embrace a Lamarckist idea of evolution, which managed to survive among Jewish social theorists for a long time after the advent of Darwin's theory of natural selection. Schematically, thus, we get the somewhat paradoxical picture of the Zionists as Darwinists, in their adherence to the idea of the precedence of heredity and selection as the main sources of transmutation of species or races, rather than the impact of environment, while at the same time they tended to side with the typically polygenist essentialist claim of the fundamental differences between

the races. “The integrationists,” on the other hand, typically combined a Lamarckist emphasis on the impact of the environment with a monogenist claim of the equality and common origin of humankind.

Ahad Ha’am

Ahad Ha’am was the well-known pseudonym for *Asher Ginzberg* (1856-1927), leader of “spiritual” Zionism, as opposed to the political Zionism of Theodor Herzl. Born in the small Ukrainian town of Skvire, “one of hasidism’s darkest Russian corner’s” as he described it himself as an adult (Zipperstein, 1993, p. 1), Ahad Ha’am grew to become “the most modern of Hebrew writers” (Hertzberg, 1991) — at least in his own time. Darwin’s ideas of the evolution of man were among his most important influences, as was also the thinking of Herbert Spencer and Auguste Comte. They helped form his view of peoples and nations as biological organisms, struggling to live and survive by means of adaptation to the environment. For Ahad Ha’am, with his well thought-out pen-name meaning “one of the people,” Judaism and Jewish law was no more than a self-invented means of survival of the Jewish people, and the “chosenness” of the Jews, thus, was only a kind of self-selection, by means of religion. But, since after Darwin the importance of religion had dramatically weakened, traditional Judaism could no longer serve that function. Hence, the Jews must find another way to assert their identity as a people. A new instrument to keep them alive as a nation was needed. For Ahad Ha’am, at least, the answer to that need was clear: Zionism, that is, the “spiritual” or “cultural” attachment to the historical land of Israel.

Joseph Klausner

In a series of articles in the Russian-Jewish “scientific-literary and political journal” *Knizhki Voskhoda*, *Joseph Klausner* (1874–1958) gave a review in Russian of the Hebrew works of Ahad Ha’am. Klausner was a prolific writer in Hebrew, Yiddish, Russian and German. He had studied the Talmud at a yeshiva in Odessa, while also learning secular subjects. Later (1897–1902) he studied philosophy and Semitic languages at the university in Heidelberg, from where he earned his Ph.D. Among his writings is a work in Hebrew on the anthropology of primitive man, *Ha-Adam ha-kadmon* (Warsaw, 1900). In Russian he wrote *Novo-evreiskaia literatura*, on the Hebrew literature of the nineteenth century, and *Duchovnyi Sionism*, on “spiritual Zionism” (St. Petersburg, 1900). Following his Zionist conviction he immigrated to Palestine in 1919.

In his review of Ahad Ha’am’s works Klausner makes ample use of nationalist concepts such as “rebirth” (возрождение), “Jewish nation” (еврейская нация), “national spirit” (национальный дух), and “national unity” (национальное единство). He makes an explicit positive comparison between Zionism and Darwinism, as both representing complete worldviews that “give a direction to all thoughts and views of the modern, intelligent man” (Клаузнер, 1900а, с. 139).

To orthodox Jewish detractors, who accused Ahad Ha’am of advocating religious reform, Klausner responded that for Ahad Ha’am religious reform was only an “artificial modification” (искусственное видоизменение) of religion¹. First when the “heart of

¹ Note that the Russian term *видоизменение*, here translated by ‘modification’, could also quite literally be rendered as “transformation of species.”

the people" is "revived", once they can lead a normal life, only then will many of the present religious precepts change, almost without notice. "Modification of religion" will only happen "through natural historical evolution" (путем естественной исторической эволюции), and to make such "modification" possible, a "rebirth of the heart" by means of Zionism was necessary (Клаузнер, 1900a, с. 151).

Further we learn that, according to Klausner, Ahad Ha'am "stands at the height of contemporary philosophico-historical and sociological science, can be counted as an evolutionist par excellence, and it is indeed on the foundation of the theory of evolution and thanks to the newest science, that he manages to prove that Zionism is a product of all of Jewish history until the present time..." (Клаузнер, 1900б, с. 67)

Indeed, in an essay entitled "Positive and negative" from 1891, Ahad Ha'am appears in the introduction as a convinced hard-core social-Darwinist:

"Penetrate to the real life, be it of worms or of men, and beneath the veil of peace you will find an incessant struggle for existence, a constant round of aggression and spoliation, in which every victory involves a defeat and a death" (Ahad Ha'am, 1891, see in: 1948, p. 53).

The essay presents an attempt to apply evolutionary thinking to the spiritual development of Judaism, from medieval Jewish philosophy, to modern Zionism. Klausner introduces the theme of the essay thus:

"The struggle for existence (борьба за существование) takes place not only among living organisms, but also among ideas and thoughts. «In the depths of slow evolution» (в недрах медленного развития), imperceptibly to all, accumulate insignificant deviations (накаплиются незначительные отклонения) from generally accepted views and ruling attitudes, and when after the passing of a certain time these accumulations become significant, it is usually discovered that a completely new idea, the fruit of a slowly arising need, seemingly suddenly and sui generis appeared in God's world" (Клаузнер, 1900б, с. 68).

The conclusion of this essay, according to Klausner, points to the "necessity of Zionism" as "an idea that unites all Jewry and which aspires to the formation of a national centre," serving as a "primary source of their spiritual-national creation." In this way, then, Zionism is "naturalized", and made to appear as something almost self-evident, a necessary condition for Jewish survival, and a natural result of Jewish history.

Evolutionist concepts and metaphors in Klausner's review, e. g. "struggle for existence" and the comparison of a people with a developing "organism," serve to strengthen the nationalist argument. However, it is made clear that whereas an organism naturally decays, a people, a nation may always rejuvenate, gain new force and once again become a "viable and strong nation" (жизнеспособной и сильной нацией). All it requires is a "goal in life, a national aspiration, hope and belief in the future" (Клаузнер, 1900б, с. 80).

Ahad Ha'am's argument for the naturalness, even innateness of nationalism was also directed against the universalism of French Jewish intellectuals such as Adolphe Franck, whose "strange self-defence against the completely natural inner national feeling" he described as "slavery in freedom". The failure to acknowledge the existence of a Jewish *nation* left these intellectuals with religion, ethics or philosophy as their only Jewish identity markers. But, since Darwin had made a Jewish identity based exclusively on religion

untenable, the only options left for the Jewish intellectuals were either complete assimilation, that is, to renounce their Jewishness, or affirming instead the “instinctive national feeling which they have inherited, which is independent of religious beliefs or practices” (Ahad Ha’am 1948b, p. 183f).

Thus, Darwinism left the Jews, if they still wanted to remain Jews, with no other choice than nationalism. Once that choice was made, Ahad Ha’am declared, scoffing at the “moral slavery” of the “emancipated” French Jews,

“I at least can speak my mind concerning the beliefs and opinions, which I have inherited from my ancestors, without fearing to snap the bond that unites me to my people. I can even adopt that ‘scientific heresy which bears the name of Darwin’, without any danger to my Judaism.” (Ahad Ha’am 1948b, p. 194).

Further ahead in his review of Ahad Ha’am’s essays, Klausner aims to explain the evolution of religion in general and the idea of a life after death as more or less a result of the hardened “struggle for existence.” But when this argument is applied to Judaism, the discourse again turns national. It is articulated through a series of dichotomies, where nationalism is associated with what is *healthy, lively, natural*, while opposite properties such as *illness, supernaturalism, weakness* are seen as a result of the loss of Jewish national independence. The idea of national rebirth (возрождение), as described by Ahad Ha’am, is associated with “truly progressive aspirations, with its new and completely scientific views on the Jewish question” (Клаузнер, 1900б, с. 91). Ahad Ha’am is described as an “evolutionist *par excellence*” in his writing about the language question, and his view on the “science of Jewry” (науку еврейства) is said to emerge from “general scientific principles.”

Finally Klausner distinguishes the views of Ahad Ha’am’s “spiritual Zionism,” from both the *political* Zionism of Theodor Herzl and Max Nordau, on the one hand, and from Simon Dubnow’s “spiritual nationalism,” on the other. An important reason for Ahad Ha’am’s opposition to Herzl’s idea to solve the Jewish question through the quick political fix of a “Judenstaat” is his “strict evolutionism and historicism” (строгий эволюционизм и историзм), which requires a Jewish state to develop only “gradually and organically” (постепенно и органически) (Клаузнер, 1900в, с. 44). The “real, gradually evolving (настоящее, медленно развившееся) organic Jewish state” (Клаузнер, 1900в, с. 48) is distinguished again from the “sudden and artificial” one of political Zionism. The Jewish state appears in Ahad Ha’am not as the beginning, but as the end result of a long process.

There is also a reference to the Dreyfus case as showing the futility of “humanism” and “emancipation,” while “Judeophobia” has become almost “hereditary” (наследственным) (Клаузнер, 1900в, с. 47).

Everything that seems to support Zionism is described by Ahad Ha’am and Klausner as something essential, natural, and in a curious “non-Darwinian” fashion — immutable: national characters, nationalism, antisemitism, Jewishness. On the other hand, everything that seems to stand in the way of Zionism is described as only artificial, temporary effects of the influence of the environment, e. g. illness, weakness, loss of national independence.

Conclusion

From the eclectic use of elements of Darwinism by both Ahad Ha'am and Joseph Klausner for the purpose of promoting Zionism among Russian Jews, it seems that Darwin was little more than a pawn among others in their game. Neither Ahad Ha'am, nor Joseph Klausner shared the more common contemporary Jewish attitude of indifference to Darwinism. But their engagement with Darwin represented a vested interest. Darwinism for them was only an instrument to be used for a specific purpose. From their point of view, what was at stake was no more and no less than the survival of Jewry, and of Judaism. In that perspective, questions about the origin of species and the descent of man were only of secondary importance.

References

- Гетц Ф. В чем мы особенно отстаем? Статья 1-я // Еврейское обозрение. 1884. № 3. С. 74–82.
- Гинстлинг В. Философия восточного права // Приложение к Гакармелю. 1862. № 3. С. 10–12.
- Клаузер И. Духовный сионизм и его главный представитель (Ахад Гаам) // Книжки Восхода : журнал учено-литературный и политический. 1900а. Т. 20. Июль. С. 128–151.
- Клаузер И. Духовный сионизм и его главный представитель (Ахад Гаам) // Книжки Восхода : журнал учено-литературный и политический. 1900б. Т. 20. Август. С. 67–97.
- Клаузер И. Духовный сионизм и его главный представитель (Ахад Гаам) // Книжки Восхода : журнал учено-литературный и политический. 1900в. Т. 20. Сентябрь. С. 42–64.
- Леуга М. А. Из этюдов сравнительной статистики Леуга // Русский еврей. 1879. № 2. Стлб. 58. [Передовая] // Сион: орган русских евреев. 1861. № 1. С. 1–4.
- Рабинович Г. М. Несколько мыслей по поводу статьи Карла Фогта “Zur Judenfrage” (Из письма автора к профессору К. Фогту // Русский еврей. 1881. № 2. Стлб. 69–73.
- Фин С. И. Иудаизм в отношении к жизни // Приложение к Гакармелю. 1860. № 7–9, 11, 13, 16 ; 1861. № 33, 34, 37.
- едербаум И. О еврейском народе // Вестник русских евреев. 1871. № 20. Стлб. 625–629.
- Ahad Ha'am. Positive and negative // Selected essays by Ahad Ha'am, translated from the Hebrew by Leon Simon. Philadelphia : Jewish Publication Society of America. 1948a. P. 53–66.
- Ahad Ha'am. Slavery in freedom // Selected essays by Ahad Ha'am, translated from the Hebrew by Leon Simon. Philadelphia : Jewish Publication Society of America, 1948b. P. [171]–194.
- Cherry S. M. Creation, Evolution and Jewish thought. Diss. Brandeis University, 2001. <http://proquest.umi.com/>
- Hart M. B. Racial Science, Social Science, and the Politics of Jewish Assimilation // Isis. Vol. 90. № 2. P. 268–297.
- Hertzberg A. 100 Years Later, a Jewish Writer's Time Has Come // New York Times. 1991. March 31. (www.nytimes.com).
- Philipson J. The purpose of evolution: the «struggle for existence» in Russian-Jewish press 1860–1900. Diss. Stockholm University, 2008. 408 p.
- Swetlitz M. American Jewish responses to Darwin and evolutionary theory // Disseminating Darwinism: the role of place, race, religion, and gender / eds. R. Numbers, J. Stenhouse. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1999. P. 209–245.
- Zipperstein S. J. Elusive prophet: Ahad Ha'am and the origins of Zionism. Berkeley: Univ. of California Press, 1993. 386 p.

Дарвинизм и сионизм: Ахад Гаам и Иосиф Клаузнер

. Филипсон

Стокгольмский университет, Институт славистики,
Шведская национальная библиотека
Стокгольм, Швеция: joakim.philipson@kb.se

В очерке рассматривается, как в начале 1900-х гг. в Российской империи представители еврейской интеллигенции (Ахад Гаам и Иосиф Клаузнер) использовали концепции дарвинизма для поддержки сионизма в качестве якобы научного обоснования дальнейшего сохранения еврейского народа. Главный источник — три статьи-рецензии сочинений Ахад Гаама — опубликованы Клаузнером в русско-еврейском толстом журнале «Книжки Восхода» в 1900 г. (июль–сентябрь). Источники доказывают, что ни Ахад Гаам, ни Иосиф Клаузнер не разделяли общего равнодушия русских евреев дарвинизму. В то же время их отношение к теории Ч. Дарвина оказалось эклектическим. Дарвинизм для них служил только орудием аргументации в пользу сионизма.

Ключевые слова: Дарвинизм, Российская империя, евреи, сионизм, Ахад Гаам, Йосиф Клаузнер.

EARLY FRENCH AND GERMAN REVIEWS AND TRANSLATIONS OF DARWIN'S 'ORIGIN OF SPECIES'

Elinor Shaffer

Institute of Germanic & Romance Studies, University of London
London, UK: Elinor.Shaffer@sas.ac.uk

The French and German responses to Darwin came soon after the publication of the 'Origin of Species' (1859) and the earliest English reviews, and both recognized the importance of the publication and laid down some lines of opposition or reinterpretation that would have a long history in the reception of his theory. In part (in the French translation by Clémence Royer (1862)) they were conscious revisionist interpretations, in part (in the German translation by H.G. Bronn (1860)) reinterpretations through changes in meaning brought about by or implied through translation of key phrases. The response that probably reached the widest public was the ample review by Auguste Laugel in «La Revue des Deux Mondes» (April 1861), a French-language literary and cultural journal of high standing and long life which reached all parts of educated Europe, from Britain to Russia. In all these cases, Darwin had direct contact with the commentators and translators, and took an active role, intervening in their work to correct, praise or blame.

Keywords: France, Germany, reviews, translations, Darwin's "Origin of Species".

It is a great pleasure to be here with you in St Petersburg and to have the honour of addressing the Academy of Sciences. I am grateful to Prof. Eduard Kolchinsky, who has been one of our colleagues in the Project on the Reception of British and Irish Authors in Europe since 2000. That was the year in which our work on Darwin began, which was published at the end of 2008 in two volumes, "The Reception of Charles Darwin in Europe", by Continuum Books (London and New York). I am here also in the name of our volume editors Prof. Eve-Marie Engels (University of Tübingen) and Prof. Thomas F. Glick (Boston University) and of all the contributors to this long and arduous but rewarding undertaking. In what follows I am indebted to their work.

In order to set the study of Darwin's European reception going, we received a grant from the European Science Foundation for the first EURESCO Conference on "Explanatory Models and Public Understanding: The Debate between Science and Religion 1800–1918" focussing on "Leaders of the Debate: Individuals and Institutions", the Conference was held at the University of Exeter in 2001, chaired by myself and as Vice-Chair, Prof. John Neubauer (Amsterdam). In this context we held our first editorial meeting on the Project of The Reception of Darwin in Europe, with a nucleus of collaborators from a wide variety of European countries. Both Yasha Gall and Eduard Kolchinsky were there, and will remember those early days.

The origins of the project in fact lay further back, in the British Academy in 1996. The Academy had the task laid upon it by the Government to allocate research resources, and felt obliged to reconsider its own research and that of the Fellowship, and its capacity to handle the range of research proposals that were now presented to it, especially by candidates for Research Fellowships, that is by excellent young recipients of the doctorate. The Academy was determined, in order to meet this public challenge, to broaden the range of the Fellowship (that is, the elected members of the Academy), and of the research projects

undertaken or supported by the Academy. A call was made to its own Fellows for new proposals in the Modern period — that is, from the Renaissance onwards — that would have the substantial and long-term importance of its past projects in the Classics (Greek and Latin) and Classical archaeology. In my Section, Modern Languages and Literatures, as we had a number of colleagues concerned with modern subjects, we felt called upon to come forward. I made the proposal of the project on the Reception of British and Irish Authors in Europe, and the Project was launched in the Academy in April 1998 with a Colloquium. I made the proposal in the knowledge that “reception” or “afterlife” of such figures normally referred exclusively to their reputation in English-speaking circles. It was my conviction, which has since been borne out by our research and the publication of seventeen volumes in this project, that there was a shared intellectual history of Europe, and that only with full knowledge of the reception of British authors in Continental countries could we begin to understand our own authors — and our own history. If “globalization” is now a catchphrase, we feel all the more persuaded that the History of Europe refers to a distinctive development of thought, literature and culture whose nature and value even among groups concerned to stress their own national significance above all is not exhausted, indeed has only begun to be fully explored and made conscious. Moreover, we stressed that Russia had a major place in the history of Europe, and that we would do our utmost to cover the Russian reception of all our subjects, an aim that has been carried out with rewarding results.

By “authors” we meant figures from any discipline or calling who had had an intellectual or cultural impact; and this of course included a wide range, from poets like Byron and Shelley to scientists such as Ch. Darwin and I. Newton. We have also attended to the philosophers and historians, having published a book on D. Hume’s reception, and with other volumes well under way on Fr. Bacon, J. Locke, and G. E. Burke. If Byron has long been known across Europe, not least in Russia, we were pleased to find when we prepared our S. Coleridge volume in 2007 that none other than Leo Tolstoy had read Coleridge’s fine prose work “Aids to Reflection” (1825), an aphoristic exploration of the possibilities of religious faith in a period of secular scrutiny of Biblical texts and of probing philosophical inquiries such as Kant’s into traditional attempts at proofs of God’s existence. Tolstoy read it in an English copy brought to him by a friend, and used an epigraph from it in defending himself against the charge of atheism.

From a theoretical point of view, we began with the idea that we must link the modern reception theory which has guided research in literary matters since the Constance School in the 1970s, led by H.-R. Jauss and W. Iser, with the “history of the book”, that is, the more practical study of book-making, including publishers’ histories, legal constraints such as copyright laws, technical advances, and methods of diffusion. The classic study here is Robert Darnton’s brilliant discovery — after twenty years’ labour in publisher’s archives in Switzerland — of the list of subscribers to the French “*Encyclopédie*”, edited by D. Diderot, and widely credited with moving minds towards the French Revolution (Darnton, 1979). Darnton was able to show exactly who — mainly French aristocrats — had subscribed to the work; and he went on to show how the volumes — banned in France — were in fact smuggled across the Alps on donkeys and distributed throughout France, concealed in hay wagons. This is one of the most exciting of all stories of the diffusion of knowledge and enlightenment. A further book published a correspondence of one of the agents in France with the publisher, which revealed that the agent, while he was master of the art of letter-writing so prized at the time, in fact never remitted the money he collected to the publisher. The enterprise of importing banned books was fraught with every kind of danger. These are the heroic tales of “book history”. Another

kind of research was carried out by one of the mentors of our Project, Prof. Bernhard Fabian (Münster), who has traced the location of the many libraries and their contents, destroyed, or successfully hidden, or looted or displaced as a whole during World War II. This monumental work amounts to a new catalogue of the libraries of Germany.

If both the literary-philosophical reception theory still based in texts and the interpretation of modes of reading (by the audience), on the one hand, and on the other, the objective tracing of the production of solid objects, trade and remuneration have been essential to the growth of reception studies, they are nevertheless not always easily reconcilable; and those who are devoted to the interpretation of texts are not easily persuaded to consider matters of production, distribution, numbers of copies or modes of calculating monetary values across historical time. Nevertheless, our database for the Project makes it possible to do further research on these and related topics.

I should perhaps confess at this point that my own background is largely in the humanities, and especially comparative literature, which of course has a European focus (if a worldwide scope), with J. G. Herder, J. W. von Goethe, Matthew Arnold, usually counted among its modern founders. But my own work on the Romantic movement, and Coleridge's philosophical ideas, took me to the research subject of ideas of "organism" in Europe in the late eighteenth and early nineteenth century, which I worked on as a Research Fellow at Cambridge, where I also gave several lecture series in the Department of the History and Philosophy of Science, and so to the roots of modern developmental or evolutionary thought.

In approaching our volumes on "The Reception of Darwin in Europe", it was clear to me that here was the crux where all the previous ideas on the theme came together and "struggled for existence". One mark of the reception is that so many at the time of the publication of the "Origin of Species" (1859) also perceived this, with great excitement, whatever their understanding of Darwin's ideas and whatever their response, whether negative or affirmative. The recognition of the importance of the "Origin of Species" was immediate. The filtering of Darwin through already existing development theories, which both furnished a language yet subtly altered the meaning of his terms and the purport of his ideas, forms the history of his reception in Europe. There can be few more interesting cases.

The strength of already existing traditions, the awareness of the need for a mechanism of development, and the recognition of a new hypothesis came together in the rapidity of the response to the publication of the "Origin of Species" (1859). The early responses include reviews and translations, and all these factors then bear upon the reviews and translations, as in turn the translations bear upon the further reception in Europe.

The nature of the translation process is always an early consideration in any case of reception. In the case of a literary work this may seem a truism; in the case of a scientific work, it may not be so evident. But the case of Darwin's "Origin" shows that a scientific work too depends upon and may be altered by the factors affecting the translator's choices and the audience's understanding of them.

The two most important translations were the first, the German by H. G. Bronn, and the French by Clémence Royer, both following within a very short time after the publication of "Origin" in English and the first reviews, in French and in German in 1860, the translations in 1860 (Bronn) and 1862 (Royer; an earlier offer to translate by P. A. Talandier, though accepted by Darwin, had been turned down by three French publishers in the year 1860). One of the first reviews on the Continent, in April 1860,

appeared in the French journal, the «Revue des Deux Mondes», a journal not of science but of general culture widely circulated and read all over Europe, from Britain to Russia. Darwin quickly became aware of the review and its author. He wrote a brief letter acknowledging his receipt of Auguste Laugel's review of «Origin of Species» in the «Revue des Deux Mondes» (Laugel, 1860). This copy of the review, lightly annotated, is in the Darwin Pamphlet Collection in the Cambridge University Library. He also wrote to Hooker in April: "On Sunday we had a call from M. Laugel, geologist & litterateur, a very agreeable, clever, & charming man: just returned from N. America..."

Antoine Auguste Laugel (1830–1914) was indeed a very agreeable, clever, and charming man. Trained in the Ecole Polytechnique as an «ingénieur des mines», he wrote widely on scientific topics of the day, reviewing major books such as Louis Agassiz (1856) and Alexander von Humboldt and Darwin, in very fluent and graceful essay style, at generous Victorian length (about 30 pages). The title of the review, «Une Nouvelle théorie d'Histoire naturelle; l'Origine des espèces théorie de M. Darwin », published 1 April 1860, shows his awareness of the substantial claim being made by the book – nothing less than 'a new theory of natural history'. His title in the case of his review of Alexander von Humboldt's «Kosmos» was 'The Earth as seen from Mr Von Humboldt's Cosmos' – a witty title, displaying but not acquiescing in the far-reaching claims of the book. Darwin's subject allows the well-versed reviewer to illustrate from nature and from art, contrasting, for example, Breughel's paintings of topsy-turvy nature with Darwin's capacity to make order within the immense diversity of nature (Laugel, 1860). He went on to write books on a wide variety of topics, including history, politics, and the leading British philosopher of the period, John Stuart Mill; he gains the accolade of 'philosophe' in his obituary.

Laugel's review took a generally approving view of Darwin's book, though it conducted a detailed inquiry into the unsatisfactory results from breeding experiments (which would only begin to be understood with Mendel), was sensitive to the problematic nature of some of Darwin's key terms, which as we shall see affected all the translators, and finally grounded his enthusiasm in the practical possibilities it opened for the transplantation of species to new environments. It was most probably through Laugel's review, and translations of it, sometimes in shortened form, in local journals, that the widest general reading public came to know about Darwin.

In both France and Germany there were strong national traditions shaping the formulations. In France, the powerful tradition stemming from Georges-Louis de Buffon, who perceived the long duration of geological time (though he was forced to recant it by the Church), an assumption then carried out by British geologists including Darwin's mentor Charles Lyell, the long time span being essential to Darwin's theory, had been followed by Georges Cuvier's domination of the scientific establishment in Napoleonic France; paradoxically, the publication of Darwin's "Origin" served to restore Jean-Baptiste Lamarck, who had died in poverty and neglect in 1829, as an important contributor to the subject.

Lamarck's views as expressed in his "Philosophie Zoologique" (1807) had not found favour in his lifetime; but the success of Darwin's "Origin" bestowed significance on him in part as an evolutionary model and in part as a rival to the new claimant. This effect was forwarded by the first French translator, Clémence Royer, who, not a scientist though she had the help of the zoologist René-Edouard Claparède with the translation, claimed in her somewhat idiosyncratic preface that Darwin's work supported Lamarck. Darwin, though he

approved a second edition in 1865, took his distance; but others supported her¹. Lamarck's resuscitation was to be an influential and long enduring one, as those in this hall know.

In Germany, the tradition of development theory was equally long, reaching well back into the eighteenth century, but it had passed through the hands of the *Naturphilosophen*, the idealist-tinged philosophers and scientists who are known for their wish to see the "organism" rather than the "mechanism" as the dominant model, and who viewed the "type" as an *Urform* which developed over time. Schelling's philosophical model influenced scientists such as the Scandinavian H. Steffens, the anatomist Lorenz Oken, and Johannes Mueller, who sought the "type" within the variations of life forms. Our published volume does not try to trace this complex prehistory in detail; but it emerges in the particular biases and expectations and interpretations laid on Darwin's work by leading scientists such as Ernst Haeckel.

Early German reviews are very different in tone and style from Laugel's genial essay; one decisive difference is that they come from inside the science establishment. One of the earliest reviews in German (antedating Laugel's) is O. Peschel's "A New Doctrine of the History of Creation of the Organic World" („Eine neue Lehre über die Schöpfungsgeschichte der organischen Welt"). The first part was published on January 29, 1860, as "Die Darwin'sche Theorie" ("Darwin's Theory"). Peschel's review is based on the first English edition of the "Origin" of 1859. He begins with an exposition of Darwin's initial problem and presents Darwin's line of argument in an informative and objective way. His tone is generally favourable, but he concludes:

„Dieß ist die neue und großartige Theorie Darwins. Sie scheint auf den ersten Anblick geradezu überwältigend und unendlich verführerisch. Sie wird sich jedoch schwer beweisen lassen, weil dazu eben eine fortgesetzte Beobachtung durch Jahrtausende nöthig wäre. Sie läßt sich auch nicht völlig widerlegen, weil dazu Hunderttausende von Jahren gehören würden. Es gibt aber innere Schwierigkeiten und Einwände gegen die Lehre, die uns das nächstmal beschäftigen werden² (Peschel, 1860, p. 97–101, 135–140)“.

In the second part, which appeared in the next issue, Peschel presents „Die Einwände gegen die Darwin'sche Theorie“ ("The Objections against Darwin's Theory"), following Darwin's own treatment of difficulties in his book: the scarcity of the fossil record, means of transition, organs displaying extreme perfection, issues of hybridism and others.

The response of Darwin's early German readers including his translator H. G. Bronn is an important gauge of what they hoped and expected from a theory of development, and of the alterations of Darwin's meaning that gained currency through the translation. We shall be particularly concerned with those alterations of meaning and emphasis today, for they largely determined the understanding of Darwin in circles across Europe that took German science as their model or authority.

H. G. Bronn was himself an eminent scientist, a palaeontologist and zoologist, and Professor at the University of Heidelberg. At almost the same time as Peschel's article he published a review in the „Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und

¹ For accounts of Royer, see Conry (1974); and (more favourable) Harvey (1997, 2008).

² "This is Darwin's new and grand theory. At first sight it seems downright overwhelming and infinitely seductive. It will however be difficult to prove it precisely because in order to do so continuous observation through thousands of years would be necessary. Nor is it completely falsifiable, because for this hundreds of thousands of years would be necessary. There are, however, inner difficulties and objections against the theory which will occupy us next time".

Petrefaktenkunde“. Bronn was one of the two editors of the “New Yearbook” and the author of several important books, in particular his „Handbuch einer Geschichte der Natur“ (Handbook of a History of Nature) (1841–1849), „Morphologische Studien über die Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere“ (1858) (Morphological Studies of the Formative Laws of Natural Bodies in general and Organic Bodies in particular) and the „Untersuchungen über die Entwicklungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche“ (1858) (Investigations into the Laws of Development of the Organic World during the Formation of the Surface of our Earth) which had been awarded a prize in 1857 in a competition announced by the French Academy of Sciences. Bronn himself had been working on the subject of a scientific explanation of the origin of species for a long time. Darwin carefully read volume two of his “Handbuch” in February 1846 (Complete Works... 1988, vol. 4 [1847–1850], Appendix IV, p. 119); his comments and annotations fill 15 columns in the “Marginalia” (Charles Darwin’s Marginalia, 1990, p. 76–90). It is essential to remember how closely Darwin monitored comments, translations, and relevant work by others in the field, and how directly he intervened when he thought he was misinterpreted. Bronn’s was a more authoritative scientific voice than the early French commentators and translators; but he was also a competitor.

However, Bronn was divided in his mind. He reiterated Peschel’s point that very long-term observation would be needed to begin to authenticate Darwin’s views. Moreover, he argued that the theory did not account for the origin of matter – which indeed it did not, and Darwin of course claimed no such thing. Only by accounting for it, however, Bronn felt, could the claims of religious or theological creation stories be refuted.

Moreover, surprisingly, he belittles Darwin in another way, by claiming that Lamarck preceded him in his theory, and that Darwin’s advantage is only that of the increase of knowledge in the period that had elapsed since Lamarck and Geoffroi St. Hilaire wrote.

It is, however, through his construals of meaning in the translation of key terms of the “Origin” that this early translation was to have such a wide-ranging impact on the understanding of Darwin’s arguments wherever the German translation was the main text relied on. The impact of the translation depended on the high reputation of German science as well as on territorial and linguistic considerations. Included are the Austro-Hungarian Empire, the German-language University of Prague, parts of Scandinavia, and parts of the Low Countries as well as parts of the Baltic lands. Switzerland was especially vital for both the French and German receptions. To determine the extent of any translation’s reach requires detailed attention to particular, often shifting political boundaries, minority populations in particular regions and cities, university arrangements and even the personnel of individual departments and laboratories, as well as their sojourns, long or short, in other places.

Bronn died in 1862, and did not live to see the reception of his own translation or its second edition (1863) (prepared by J.V. Carus, and omitting Bronn’s notes), nor did he have the chance to rethink his own choices. The key terms that seem to have caused difficulty include the major terms in Darwin’s discussion. First, “natural selection”: Bronn translated it as “Wahl der Lebens-Weise”, “choice of the way of living” or “choice of life-style”. His own interpretation suggests an explanation of a Lamarckist cast, and Darwin explicitly objected to the translation on these grounds. It is not the individuals’ “life choice” that determines the outcome; the “selection” is not made by themselves. As Darwin protested, in a letter to Bronn of 14 February 1860, calling this translation into question:

“It leaves the impression on my mind of the Lamarckian doctrine (which I reject) of habits of life being all important”.

He goes on to insist instead on the parallel of horse-breeders selecting for certain characters.

Yet it may be held that the objections to Darwin's occasional use of artificial "breeding metaphors" had itself suggested to Bronn the counteracting shift in the direction of the individual's own selection of his habitat or activities which lent his translation the Lamarckian cast in terms of "use" and "disuse" as decisive factors. Finally, however, he opted for translating "natural selection" as „natürliche Züchtung“, "natural breeding". The physician and materialist philosopher Ludwig Büchner commented on this translation critically, preferring the term 'Auswahl' (selection) since according to Büchner this expression reflected Darwin's ideas more accurately and precisely than the word „Züchtung“ (breeding) which had misleading associations. Yet Darwin had himself criticized „Wahl“ as implying "choice" and drawn attention to his intended parallel with artificial breeding. „Züchtung“, however, had the unfortunate consequence of giving support to a later eugenic interpretation.

Perhaps the most unfortunate reinterpretation slipped in when Bronn translated "favoured races" as „vervollkommnete Rassen“, "perfected races", thus suggesting that evolution implies the tendency to perfection. An anonymous reviewer wrote as early as 1860 (in "Literarisches Zentralblatt für Deutschland", "Literary Newspaper for Germany") a review of Darwin's "Origin", based on Bronn's translation. In his informative and objective article the author emphasises Darwin's special achievements, "that a lot of otherwise incomprehensible facts of animal- and plant geography are explained by his theory easily and without strain, finally and mainly, that the laws of the unity of type and of the adaptation of organisms to their conditions of life are included in his doctrine" (Rezension... 1860, 613f). The reviewer also mentions that the numerous objections to which the theory is open are discussed by Darwin himself in detail. However, he also points out that Bronn's translation leaves something to be desired. He pounces on the translation „vervollkommnet“, "perfected" for "favoured" in the title of the work and points out that the text is thus given an essentially different meaning from the original and, moreover, one which the author rejected. There is no doubt that „vervollkommnet“, "perfected", has other connotations than "favoured"; Carus chose the German „begünstigt“ for "favoured", a more modest and limited term than „vervollkommnet“. Although Darwin used the terms "lower" and "higher" in his works and he also used the expression "ascending organic scale" thus maintaining the old terminology of "the great chain of being" of natural philosophy, he explicitly questioned the underlying assumptions of these terms and was aware of the problem created by continuing to use this language (see: Engels, 2007, s. 74f, 98–101, 150). We have to be aware of the fact that in Darwin's thinking in spite of its revolutionary implications different modes of thought and familiar terminology from the past were still in evidence. Furthermore, in his translation of "Origin" Bronn used the word „Vollkommenheit“, "perfection", unnecessarily often, for instance where Darwin only talked of "high/low comparisons" or complexity of organisation and did not use words like "perfection" or "perfected" (Darwin, 1860, p. 134). The words „Vollkommenheit" and „vervollkommnet" have much stronger normative and indeed theological connotations than "favoured" (referring to Darwin's full title: "most favoured races"). But species were "favoured" in Darwin's system not by a Creator, nor by any intrinsic superiority, but simply by the fact of survival in a particular ecological niche. Terminology referring to "perfection" could lead to a normative biologism which claims that the process of natural selection and adaptation is in itself a process in which "better" and "higher" forms of life are selected and "worse" and "lower" forms are eliminated. Under the cloak of

scientific authority various value systems could be imported, as with “social Darwinism” (Engels, 2009). Thus some occasional slippages in Darwin’s own usage were hardened and exaggerated by the translator’s choices.

This was the case also with the most central of Darwin’s terms. Darwin’s term “the struggle for existence” was translated by Bronn as „der Kampf um das Dasein“, a ringing phrase that was to have unforeseen consequences. Even more than Herbert Spencer’s coinage “the survival of the fittest”, adopted later by Darwin (but which means no more than the tautology, those who are most fit to survive, are those who in fact survive), „Kampf“ suggests “battle” or “war” not as a metaphor but a reality, and turns “struggle” — which in English while it can mean a fight, does not necessarily signify more than “effort”, as in vernacular phrases such as “I struggle to make ends meet” or (humorous) “I struggle to earn enough to keep my children in computer games”. Moreover, not only is „Kampf“ more extreme than “struggle”, but „Dasein“, “Being”, in German has a profounder philosophical implication that in English is not attached to “existence” except in references to (foreign!) philosophical systems. „Dasein“, like „Vervollkommnung“, may have a moral and a theological implication. The „Kampf ums Dasein“, then, is far more than a “struggle for existence”: it is a “battle for Being”.

This terminology of “war”, “perfecting”, and “being” in the widely circulated German translation by Bronn and Carus undoubtedly affected the construction placed on Darwin’s “Origin of Species” by others, and was taken up by eugenics theorists and “Social Darwinists”, as well as by philosophers, visual and literary artists (beyond our scope in this paper).

In our third volume, on Darwin’s Cultural Reception in Europe, we will pursue the matters of early reviews and translations in a variety of languages as well as his cultural impact, on literature, the arts, museum exhibition, and the celebrations surrounding his various festivals, half-centenaries and centenaries. The boundary between scientists and other professions was much less firm in 1860 than it is today, and Darwin’s readers came from across a wide spectrum. There was also a shared European set of references and a language of nature which made Darwin accessible. Yet the early responses outlined here had a lasting impact on the ways in which he was interpreted and misinterpreted.

References

- Charles Darwin und seine Wirkung* / Hrsg. von E.-M. Engels. Frankfurt-am-Mein : Suhrkamp Taschenbuch, 2009. 466 s.
- Charles Darwin’s Marginalia* / ed. by M. Di Gregorio. Vol. 1. N. Y. ; L. : Garland Publishing, 1990. LXI, 895 p.
- Conry Y. Introduction de Darwinisme en France au XIX siècle. P. : Vrin, 1974. 480 p.
- The Correspondence of Charles Darwin* / ed. by F. H. Burkhardt et al. Vols. 1–15. Cambridge : Cambridge University Press, 1985–2005.
- Darnton R. The Business of Enlightenment: a publishing history of the “Encyclopédie”, 1775–1800. Cambridge, MA ; L. : Belknap Press, 1979. XIV, 624 p.
- Darwin Ch. Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder, Erhaltung der vervollkommenen Rassen im Kampfe um’s Daseyn.* Nach der zweiten [englischen] Auflage mit einer geschichtlichen Vorrede und anderen Zusätzen des Verfassers für diese deutsche Ausgabe aus dem Englischen übersetzt und mit Anmerkungen versehen von Dr. H. G. Bronn. Stuttgart: Schweizerbart, 1860. VIII, 520 s.
- Engels E.-M. Charles Darwin. München : C. H. Beck, 2007. 255 S.

- Engels E.-M. Darwin's German translator, H. G. Bronn' // Darwin in Europe: A Colloquium held at Christ's College, Cambridge for the Bicentenary of Darwin's Birth / ed. by E. Shaffer, T. F. Glick, E.-M. Engels. Cambridge : Open Book Publishers, 2009.
- Gliboff S. H. G. Bronn, Ernst Haeckel, and the Origins of German Darwinism: a study in translation and transformation. Cambridge, MA : MIT Press, 2008. 259 p.
- Harvey J. Almost a Man of Genius: Clémence Royer, Feminism, and Nineteenth-Century Science. New Brunswick ; N. Y. ; L. : Rutgers University Press, 1997. XV, 274 p.
- Harvey J. Darwin in a French Dress: Translating, Publishing and Supporting Darwin in Nineteenth-century France // The Reception of Charles Darwin in Europe. Vol. 2. N. Y. ; L. : Continuum, 2008. P. 354–374.
- Laugel A. Nouvelle théorie d'histoire naturelle: l'origine des espèces (On the Origin of Species, by Charles Darwin; London, John Murray, 1859) // *Revue des deux mondes*. 2nd series. Vol. 26. № 3. 1860. 1 April. P. 644–671.
- Peschel O. Eine neue Lehre über die Schöpfungsgeschichte der organischen Welt // *Das Ausland*. 1860. № 5–6. S. 97–100, 135–140.
- The Reception of Charles Darwin in Europe* / ed. by E.-M. Engels, T. F. Glick. 2 vols. L. ; N. Y. : Continuum, 2008. Vol. 1. LXXII, 328 p.; Vol. 2. IX, 330–659 p.
- Rezension von Ch. Darwin, über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der vervollkommenen Rassen im Kampfe um's Daseyn. Nach der 2. Aufl. Aus dem Englischen übers. Von Dr. H.G. Bronn. Stuttgart, 1860 // *Literarisches Zentralblatt für Deutschland*. 1860. № 11. P. 611f.

Первые немецкие и французские переводчики и рецензенты «Происхождения видов» Ч. Дарвина

Э. Шаффер

Институт германской и романской филологии, Лондонский университет
Лондон, Великобритания: Elinor.Shaffer@sas.ac.uk

Вскоре после публикации «Происхождения видов» (1859) и самых первых английских рецензий появились также французские и немецкие отклики на эту книгу Дарвина. В них признавалось значение этого сочинения, но в то же время наметились и возражения, и попытки переосмысления некоторых положений Дарвина, которые на протяжении многих лет оказывали влияние на восприятие теории Дарвина в Европе. Во французском переводе К. Руайе (1862) многие положения теории Дарвина были сознательно пересмотрены. В немецком издании Г. Бронна (1860) при переводе ключевых терминов изменился их смысл, за счет чего несколько вся теория предстала в несколько ином виде. Возможно, самое большое число читателей впервые узнало о сочинении Дарвина из подробной рецензии А. Лажеля в «*La Revue des Deux Mondes*» (апрель, 1861) — качественном литературно-публицистическом журнале, выходившем на французском языке на протяжении многих лет и пользовавшемся вниманием образованной публики во всей Европе, от Великобритании до России. Во всех случаях Дарвин поддерживал прямые контакты с рецензентами и переводчиками и активно участвовал в их работе, внося исправления, высказывая похвалу или критические суждения.

Ключевые слова: Франция, Германия, отклики, рецензии, переводы, Ч. Дарвин, «Происхождение видов».

CONTROVERSIES ABOUT DARWIN'S CONCEPT AT PRUSSIAN HIGHER-SCHOOLS: THE CASE OF HERMANN MÜLLER (1829–1883) — OR “AFFEN MÜLLER” AND THE FREEDOM OF TEACHING BIOLOGY

M. Heinemann

Leibniz University
Germany, Hannover: m.heinemann@zzbw.uni-hannover.de

Charles Darwin's book “On the origin of species” was translated into German language and published in Stuttgart 1860, fifth edition in 1872. In the higher education school system in Prussia it was Dr. Hermann Müller (1829–1883), a teacher at the *Realschule* (today *Ostendorf-Gymnasium*) in Lippstadt, Westphalia, who discovered Darwin's theory in 1866 and in 1867 started his exchange of letters with Darwin. Müller was the first known propagator of Darwin's concept. Using the new concept of Darwin he published in 1869 first results. Müller today is rated as a founder of flower-biology. He discovered not only new species but the relation between bees and the pollenization of flowers as an evidence of Darwin's theory. Müller drafted the first known modern curriculum in natural-science teaching in 1865 (second edition in 1876 including Darwins theory) and in chemistry. Müller in spite of his controversies in public was seconded by the authorities and awarded in 1883 with the honorary title of a Professor. His methods of teaching resulted in a new type of educated students. Many of them continued their studies in natural science at a university. Some of them became very influential in the monistic and anti-modernistic movements about 1900. The article opens for the inclusion of influences by schools into the legacy of Darwin.

Keywords: Hermann Müller, Fritz Müller, Ostendorf-Gymnasium, Realschule I. Ordnung, Lippstadt, history of biology, Germany, Prussia, natural science education, flower biology, pollenization of flowers.

I

Teaching the History of Nature, Biology, Chemistry etc., in Prussian schools of higher education (“*Gymnasien*”) during the 19th century in connection with Darwin's ideas is a widely unknown field of research.

The most important in biology is the instance of professor Dr. Hermann Müller (nicknamed “Affen Müller”) during Bismarck's “*Kulturkampf*” (cultural struggle) from 1871–1878/79 primarily against the status of the Roman Catholic Church in Germany. It involves not only a case study about the academic freedom, the reaction of school administration, while giving insight into the development and change of school ideology towards the introduction of teaching of Natural Science versus traditional humanistic education.¹ Müller appears to be among the first teachers at a Prussian *Gymnasium* to include Darwin's way of thinking into the Natural Science curriculum thus turning the concept of higher

¹ Aside of some details out of Prussian school history this article is based on the recent publication of contributions and available literature for the 125-years anniversary of Müller's day of death: Heinrich Münz and Michael Morkramer (ed.): Hermann Müller — Lippstadt (1829–1883). Naturforscher und Pädagoge. Rangsdorf: Basiliken-Press. 2010. Cited as: Münz/Morkramer. The author thanks Michael Morkramer (Lippstadt) and Joachim Knoll (Altwarmbüchen) for assistance and comments. For a board general overview and more details about Darwin reception in Germany see Daum, 2002.

education drastically to the Natural Science side, which we see clearly in the list of his publications put together by E. Höxtermann and St. Schneckenburger (Münz/Morkramer, 2010, pp. 195–205). The “*Realschule*” in Lippstadt, Prussian province of Westphalia, was granted by the Ministry and “Provinzialschulkollegium” (the State School inspection in the province) the status of a “*Realschule I. Ordnung*”. It was then privileged to administer the “*Abitur*” (school leaving examination) for university studies. This school had developed since 1815 into one of the four schools of this level in the province, for which the development was organized and secured by the famous school director, Julius Ostendorf (1823–1877), for whom the *Realschule* was later named the “*Ostendorf-Gymnasium*”².

The case of Hermann Müller therefore is one of rare school examples by which the interest of the public and academia resulted in extensive documentation about the various sides of conflict. These ranged from the new theoretical and scientific approaches in academia brought to school education as well as the opposition at the local level. Müller's kind of teaching new subjects in Chemistry and Biology, as well as Natural Science lectures in a university-styled manner included Darwin's approach which not only offended traditional church-based socialization in the community, but in school pedagogy using the pedagogical freedom to introduce a more materialistic “*Weltanschauung*” based on research and hypothesis in Prussian Germany. Müller was successful in teaching a new type of student. Some of them at the turn of century became leading figures in the monistic, materialistic and anti-monistic movements, as well as in school reform. The most significant of these were Wilhelm Breitenbach³, Eberhard Dennert⁴ and Wilhelm Wetekamp⁵ (Morkramer, Hoffmann, 2010, p. 163–173).

Breitenbach, like Dennert and Wetekamp, in 1910 recollected the exceptional and impressive teaching methods of Müller: From Hermann Müller, he had learned of Darwin's publications, as well as those of Ernst Haeckel, Fritz Müller and other natural scientists. In Lippstadt he was introduced into the use of microscope, biological observations in the open nature and laboratory experiments in chemistry. “From Müller I learned

² The author of this article passed the school-leaving examination (“*Abitur*”) in 1962. He remembers very well being educated in the old building of 1865 in the original classrooms of biology, chemistry and physics. The biology room was stocked with Müller's collections of animals, displays of human fetus etc. Two alligators were hanging from the ceiling just across the very large working table. The smell was impressive like the artifacts. The building was completely destroyed in 1969 giving space for a new theatre. Müller's collection is still existing and needs a re-use. See: www.ostendorf-gymnasium.de

³ Wilhelm Breitenbach (1856–1937) did his school-leaving–certificate (“*Abitur*”) in 1877 and went to the university of Jena for studies with Ernst Haeckel (1834–1919) in zoology. He became a great popularizer of development theories. He translated articles of Darwin and Huxley, published in “*Nature*” and corresponded still as student at the Gymnasium with Darwin.

⁴ Eberhard Dennert (1861–1942) passed his *Abitur* in 1880 and studied at the University of Marburg with professor Albert Wigand botany. Wigand made Dennert a strong opponent of Darwin's theories. But in spite of his later opposition Dennert reported very positive about Müller's teaching, especially about the experiments in Müller's lessons in chemistry. Dennert founded the “*Kepler-Bund zur Förderung der Naturerkenntnis*” and propagated a strong anti-Darwin position. Dennert published 94 books with app. 300.000 editions and 3.000 pamphlets.

⁵ Wilhelm Wetekamp (1859–1945) studied in Berlin, Jena and Breslau and continued as teacher in higher education. As a member of the Prussian lower parliament 1893–1903 he fought for nature-protection like the US National-Park-Movement. In favor of self-administration of schools including the students he was a well-known school-reformer.

first natural sciences and the origins of ...the monistic Weltanschauung.”⁶ (ibid, p. 164). Breitenbach as student assistant took part in Müller’s excursions and outdoor teaching with younger students. He additionally described his experience with the public controversies about Darwin in Lippstadt (the “Lippstadt Case”)⁷ (Ibid, p. 166).

II

Hermann Müller, born in Thuringia 1829, was the son of a Protestant minister of a well-educated large family. In 1848, he passed the *Abitur* at the *Gymnasium* in Erfurt, started studies at the University of Halle-Wittenberg and continued from 1849–1852 studies of Zoology, Chemistry and Geology at the Berlin University. His doctoral thesis in 1855 “*Beiträge zu einem natürlichen System der Käfer*” was accepted by the Philosophical Faculty of the University of Jena. His specific qualifications for higher education in detail were: Natural-History (“*Naturgeschichte*”) and Chemistry for all classes and Mathematics and German for classes below the upper school level. By means of additional examinations, Müller added the *facultas docendi* for Latin and French. His brothers, Fritz Müller and Wilhelm Müller, were also well known biologists (Friese, 2010, pp.13–33). Before starting his career as *Gymnasium* teacher in Lippstadt, he worked on probation at the *Friedrich-Wilhelm-Gymnasium* in Berlin, and as a substitute-teacher in Schwerin. From 1853 onward, he travelled several times to the Alpine areas (Tenbergen, 2010, p. 51). He discovered an unknown species, one of which was *Lathrobium Glyptomerus cavicola*, an eyeless beetle. He died on such an excursion 1883, August 25, in Prad, in southern Tyrol, where he was buried. His death was made public for England in the “Times” of January 8, 1884, by a letter to the editor of Professor E. Perceval Wright, of Dublin University. Two months after, the translation of Müller’s work: “*Fertilization of Flowery*” was announced (Friese, 2010, p. 29). Darwin himself had supported the translation and wrote the introduction. Wright announced the foundation of a prize bearing Müller’s name and collected money. Müller left behind three children of his own as well as those of his wife Sophie, a widow with five own children,⁸ whom he had married in 1856.

⁶ “...durch Müller persönlich habe ich als Sekundaner und Primaner die Schriften Darwins, Haeckels, Fritz Müllers und anderer Naturforscher der Darwin’schen Zeit kennen gelernt; in Lippstadt wurde ich in die ersten Arbeiten mit dem Mikroskop eingeführt; hier lernte ich biologische Beobachtungen in der freien Natur ebenso anstellen wie chemische Versuche im Laboratorium. Kurzum Hermann Müller war es, dem ich meine Bekanntschaft mit der modernen Naturwissenschaft verdanke; er ist es auch gewesen, der in die Seele des Jünglings die Keime legte, aus denen dann später in Jena, der damaligen Hochburg des Darwinismus, die feste Überzeugung von der Richtigkeit der monistischen Weltanschauung hervorgegangen ist.” Citation from: Breitenbach W. Populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwicklungslehre. Brackwede, 1910. 264 p.

⁷ Morkramer and Hoffmann discovered Breitenbach’s library and an unpublished ms about Müller’s geology in the archive of the Helmholtz-Gymnasium in Bielefeld established in 1896, privileged in 1906 with the right of Abitur-examination.

⁸ His son Wilhelm Hermann after natural-science study in Jena, Straßburg and Göttingen followed him 1877–1880 as teacher in Lippstadt, continued in London 1880, returned to Liegnitz. He, a publisher and owner of a Newspaper started an career as politician 1892–1907 as member of the Reichstag and 1899–1912 as member of the Prussian diet and became 1906 party leader of the “Freisinnige Volkspartei”. His daughter Dorothea engaged herself in the women’s movement.

In September 1855, he started his probationary teaching at the *Realschule* in Lippstadt, while continuing his research and publishing about plants of the region. In 1865, with consent of the school administration of the Prussian province, Müller in cooperation with Eduard Lottner (a mathematician fascinated from Müller's experimental teaching) published in Prussia the first curriculum about his Natural-History teaching experiences (*"Über den Lehrplan für den naturwissenschaftlichen Unterricht"*) (Trommer, 2010, pp. 138–141), which was awarded in 1865 by his promotion to the position of *Oberlehrer*. He advanced in 1871 to the second position of the rank of *Oberlehrer*. In the files of the Ministry of Education (Centralblatt, 1882, p. 237) in Berlin, he was mentioned the "most competent teacher of Natural-Science in the province". This curriculum was fundamental for the instruction of 1866 for Natural Science training for teachers in Prussia. He amended this concept in 1876 by including Darwin's theory, internationally mentioned and recognized by the journal "Nature" in 1876. Shortly after this publication, the Prussian Ministry of Education 1882 as part of the reorganization of teaching at *Gymnasien* reduced the lesson hours in natural sciences in the upper level to zero, excluding the teaching of "theoretical hypothesis" — one of Müller's key issue of reform — for the next thirty years (Centralblatt, 1882, p. 237). Thus approach was transferred to university studies.

The year 1866 saw Müller discover the publications of Charles Darwin through the publication of his brother Fritz from 1864 *"Für Darwin"*: "On the Origin of the Species" which had been translated into German in 1860. This had a fifth edition in 1872. Later, in 1867, Müller started the exchange of letters with Darwin⁹. He discussed also with his brother Fritz his experience in flower biology and informed Darwin about his findings in the adaptation of flowers and its pollenizers. Darwin wrote Breitenbach his comments about Müller's observations (Barenthin, 2010, p. 37). Müller under the influence of Darwin's theory now reorganized his way of collecting biological and other items. He wrote: *"Thatsachen der Laubmooskunde für Darwin"* in 1866. With assistance of his brother Fritz, he included statistical methods to find new ways to understand the creation of species. Darwin accepted the idea of interrelation between the flowers, its colours and the pollination as "One of the most extraordinary, I have ever read." (cit. Schneckenburger, 2010, p. 75). Fritz then helped Herman to organize further questions and answers and experiments. Darwin included the problem of forms and colours of the "organic world" into his theories including the way he thought about the bees detecting colours. Müller's research and observation into the pollination of Westphalian orchids described the work of the bees, including the new Darwin interpretation about the survival of the species. Darwin: "It is hardly an exaggeration to say that Nature tells us, in the most emphatic manner, that she abhors perpetual self-fertilization." (ibid, p. 79).

In 1869, Müller published *"Über die Anwendung der Darwin'schen Theorie auf Blumen und blumensuchende Insekten"* which was to be translated into Italian and English. Müller's main study *"Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider: Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur"* followed in 1873. It was about insects and flowers, while looking at their interrelations. A second volume followed in 1881.

Today, Müller is rated as one of the pioneers of flower biology. Darwin in his introduction stated: "For instance, he has discovered the singular fact that with certain species

⁹ Letters were collected and translated by Heiner Kresse (1914–2005), teacher at the Ostendorf-Gymnasium: <http://mueller.ostendorf-gymnasium.de/naturforscher.htm>

two kinds of plants are regularly produced, one bearing inconspicuous flowers fitted for self fertilization, and the other kind with more conspicuous flowers fitted for cross fertilization.” (ibid, p. 86).

Aside of his biological research, Müller collected fossils, stones, rocks and minerals. A special interest was to discover relations between geological and biological influences, especially in bryology (“*Mooskunde*”). Müller published this work about the “*Moosflora in Westfalen*” and presented previously undiscovered species (Tenbergen, 2010, p. 61–62).

III

Müller as cited, was a reputed and accepted teacher and produced his very sophisticated didactic results “*Beitrag zur Concentration des Unterrichts*”, followed in 1874 by a “*Lehrplan*”, a curriculum for the teaching of Chemistry. He travelled intensively to the Alps for collecting material about his favorite themes.

In 1876, Müller included Darwin’s theories into his didactic publications, which is mentioned in the journal “*Nature*” in 1876. In January 1877, Müller in teaching a substitute lesson in the *Realschule*, allowed to read three chapters from the: Ernst Krause, (under the alias Carus Sterne) book “*Werden und Vergehen*”, published the year before. Darwin was impressed by this work. The public in Lippstadt was not. The conflict between priests of churches in Lippstadt and Müller grew. Müller was accused of taking an atheistic position.

In 1876 the Lippstadt-Case conflict (Morkramer, 2010, pp. 113–129) started with the background of Protestants (2.800 of the population) obtaining the majority of the municipal government due to the Prussian “*Dreiklassenwahlrecht*” (the special rules of voting in Prussia) which gave control over the numerously superior Catholic part of the population (5.000). Catholics were relegated to the minority position. There was no Roman Catholic teacher at the *Realschule*, only one part time teacher, a priest, offered religious education thus offending Catholics, who in turn protested against this imbalance which came about at the inauguration of the new school building in 1865. Since more than 50 percent of students came from outside the city as the school was very well known and it had space to recruit from nearby districts. Due to the *Kulturkampf* in February 1873 the *Realschul*-designation as a Protestant school was rescinded. In future, no religious affiliation of a teacher should have a prerogative at any *Gymnasia* was the decision of the Minister of Education Adalbert Falk.

Twelve Catholic priests from the Paderborn Diocese in a public declaration opposed this policy. The struggle caused newspaper fights across the western Prussian provinces and intensified as director Ostendorf defended the position of the State. Hermann Müller in 1876 heated the conflict by presenting himself in the second version of his Natural-History curriculum as a Darwinist. The new director of the *Realschule* Ludwig Aust (1833–1890) defended him. The quarrels went on and resulted in the province capital Münster school-authority notification to Müller not to continue his teaching of Darwin’s Theory. When Müller had allowed the reading of the three chapters of Krause’s book, the dispute in the newspapers resumed a new feud denouncing the teaching of Müller as a sacrilege. Parents were warned not to hand over their children to such a school: “*Nehmt Eure Kinder in Acht*”. Müller went to court and in 1879 was relieved by its decision. 31 former students of the *Realschule* opposed such accusations and denunciations about his teaching.

The struggle increased and reached Berlin. The *Kulturkampf* in Prussia now centered around school-developments, caused a debate in the Prussian Diet of 1879/80. The school

director following Ostendorf Ludwig Aust was cleverly replaced by his brother Eduard. Ludwig left Prussia and travelled to Brazil, where he met Hermann Müller's brother Fritz and continued teaching. Hermann Müller complained to Darwin about his case and criticized the administration not to have him defended openly against the "*Bildungsfeinde*" (the school enemies). The cultural controversies ended in February 1879 when the Prussian administration after Falks leave softened its policy against the Roman Catholic Church in its territories.

In spite of all controversies Müller's scientific reputation remained untouched. In 1883, the Prussian Ministry of Education offered Müller for his work the honorary title of a Professor. He died shortly after in 1883 in the Alps and was paid homage by obituaries in "Nature" and "Science" (Sauer, 2010, p. 100).

One hundred years later, in 1983 a street in Lippstadt was named after Hermann Müller.

IV

Müller's publication about the "*Hypothesis in School Education*" in Prussia opened a wide new understanding of Natural Science theoretical thinking at the school level.

Müller's contribution to the popularization of Darwin can be valued as an exemplary example of academic interaction and influx of Darwin into the advancement of Prussian and German higher school education.

He was not alone: A publication published in the nearby city of Bielefeld with a similar title in 1867 was mentioning Darwin: "*Die Befruchtung der Pflanzen durch Hülfe der Insekten und die Theorie Darwin's von der Entstehung der Arten*". The author, Fritz Ludwig, was in a comparable position like Müller teaching at the "*Städtische Realschule Straßburg*" in Elsaß-Lothringen (in French: Elsass-Lorraine) and 1878 he was the author of "*Die Weiterentwicklung der Realschule*".

Two other prominent contemporary supporters and disciples of Darwin during this time were: – Ludwig Büchner (1824–1899), physician and author of popular materialistic publications among his central publication: "Kraft und Stoff", published in more than 50 editions, a forerunner of Ernst Haeckel. – Julius Dub, natural scientist and researcher about electric magnetism, opening for the broader a never-ending debate about Darwin among theologians, philosophers, natural scientists.

Others have yet to be found by future research.

Looking into the surviving 37 letters written by Müller and Darwin (edited and translated by Dr. Heiner Kresse (1914–2005), teacher of biology at the Ostendorf-Gymnasium) one will find details about Müller's following of Darwin's rather than that of Linné's thinking and very detailed discussions about plant experiments. One congenial participant in this exchange again was Fritz Müller, Hermann Müller's brother. Thirty letters addressed to him have survived in the University of Cambridge Library, while others could be added from other German sources.

It is said that Darwin himself did not care for letters and burned many after responding. The letters in Cambridge present Fritz Müller's research activity. The first letter mentions his ecological understanding; others described behavioral studies with bees, while studying their reactions to colours. Detailed descriptions are now opening for his studies into heredity transmission. Insects and their interrelations to flowers, crossbreeding experiments, etc. were also researched.

Darwin in every respect assisted Hermann and Fritz Müller as much as possible. This is mentioned positively in a letter to Breitenbach as to Mueller's exact observations and very sharp reflections.

Final observation:

The discussion about Hermann Müller still continues. The recent notes of visitors about the exhibition of "Hermann Müller's Life and Work" at the Dortmund University Library reveal the ongoing misunderstanding of Hermann Müller as a fighter against the traditional Religion. That prejudice is ever there and ever persistent.

References

- Reorganized by M. Morkramer the archive of the Ostendorf-Gymnasium contains an impressive collection of documents, articles and books of Hermann Müller.*
- Barenthin G. Der Naturforscher und Pädagoge Hermann Müller // Hermann Müller-Lippstadt (1829–1883). Naturforscher und Pädagoge / eds. H. Münz, M. Morkramer. Rangsdorf : Basiliken-Presse, 2010. P. 35–44.
- Centralblatt für die gesamte Unterrichtsverwaltung in Preußen. 1882. Bd. 24. S. 233–234.
- Daum A.W. Wissenschaftspopularisierung im 19. Jahrhundert bürgerliche Kultur, naturwissenschaftliche Bildung und die deutsche Öffentlichkeit, 1848–1914. München : Oldenbourg, 2002. XII, 619 S.
- Münz H., Dalhoff B. Zur Aktualität von Hermann Müllers Wirken // Hermann Müller-Lippstadt (1829–1883). Naturforscher und Pädagoge / eds. H. Münz, M. Morkramer. Rangsdorf : Basiliken-Presse, 2010. P. 177–192.
- Friese R. Die Thüringer Familie Müller aus Sömmerda und Erfurt. Pfarrer, Pädagogen und Naturforscher // Ibid. P. 12–33.
- Morkramer M. Der "Lippstädter Fall" — Hermann Müller und der Kampf um die Lippstädter Schule // Ibid. P. 113–129.
- Morkramer M., Hoffmann P. "Selbstbetätigung und Schaffensfreude". Müllers Erbe: Die Müller-Schüler Wilhelm Breitenbach, Eberhard Dennert und Wilhelm Wetekamp // Ibid. P. 162–175.
- Rellecke G. Die schreckliche Moritat vom Affenmüller. Ein Intermezzo // Ibid. P. 130–133.
- Sauer K. P. Hermann Müller. Naturforscher und Frühdarwinist // Ibid. P. 99–111.
- Schneckenburger St. Hermann Müller und die Blütenbiologie // Ibid. P. 71–96.
- Tenbergen B. Bleiglanz, Azurit, Kalspat und Co. Hermann Müller als Fossilien-, Gesteins- und Mineraliensammler // Ibid. P. 47–68.
- Trommer G. Der Prüfstein. Die Hypothese im Biologieunterricht Hermann Müllers // Ibid. P. 135–161.

Критика концепции Дарвина в прусских высших учебных заведениях: случай Германа Мюллера (1829–1883), или «Аффен Мюллера», и свобода преподавания биологии

M. Хайнеманн

Университет Лейбница

Германия, Ганновер: m.heinemann@zzbw.uni-hannover.de

Книга Чарльза Дарвина «Происхождение видов» была переведена на немецкий язык и опубликована в Штутгарте в 1860 г., а в 1872 г. вышло пятое издание. В системе высшего образования Пруссии именно доктор Герман Мюллер (1829–1883),

преподаватель реального училища в Липпштадте в Вестфалии, открыл теорию Дарвина в 1866 г. и в 1867 г. начал переписку с Дарвином. Мюллер был первым известным пропагандистом дарвинской концепции. Используя эту концепцию, он опубликовал в 1869 г. свои первые выводы. Он открыл не только новые виды, но и связь между пчелами и опылением цветов, что являлось доказательством теории Дарвина. В 1865 г. Мюллер издал первую известную нам современную программу преподавания естественных наук (второе издание включало теорию Дарвина и вышло в 1876 г.) и химии. Несмотря на критику со стороны общественности, Мюллер был поддержан властями и в 1883 г. получил почетное звание профессора. Его методы преподавания привели к возникновению нового типа образованных студентов, многие из которых продолжили изучение естественных наук в университете. Некоторые из них стали весьма влиятельными деятелями монистического и антимодернистского движений на рубеже веков. Данная статья вводит тему воздействия на систему преподавания в школах в круг наследия Дарвина.

Ключевые слова: Г. Мюллер, Ф. Мюллер, гимназия Остендорф, реальное училище, Липпштадт, история биологии, Германия, Пруссия, естественно-научное образование, ботаника, опыление цветов.

DARWIN'S THINKING AND THE DEVELOPMENT OF 20TH CENTURY PALAEOANTHROPOLOGY

C. Cohen

Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales
Paris, France: Cohen@ehess.fr

This paper explores the way Darwinian and Neo-Darwinian concepts made their way into palaeoanthropological knowledge all through the 20th century. The central focus of this paper is discussions over the establishment of Hominid taxonomy and phylogeny, and in particular controversies over the definition of the different taxa of the genus *Homo* (*H. habilis*, *H. erectus*, *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*) and their evolutionary status.

Keywords: Darwin, Neo-darwinism, 20th century palaeoanthropology, Human phylogeny, evolution of the genus *Homo*.

The year 1859, which dates the publication of Darwin's *origin of species* (Darwin, 1959), is also generally given as the birth date of the sciences of Human prehistory (Palaeoanthropology and Prehistoric archaeology), although these domains did not interact much at their initial stage. Darwin remained extremely elusive about Human evolution in *The Origin of Species*, while many pioneers in Prehistoric archaeology or paleoanthropology did not take at first much account Darwin's evolutionary theses, and not even of the idea of human evolution (Cohen, Hublin, 1989).

However, the question of Human origin and evolution soon became, and still remains today, one of the most debated aspects in evolutionary thinking. Interpretations of Darwin's views on human evolution (Darwin, 1859, 1871) raised a number of ideological/socio-political issues, among which conflicts with religious dogma and fundamentalisms, discussions over the influence of Darwin's selectionism on Eugenics and "Nazi science", debates and critiques over socio-cultural applications of Darwinian processes (social Darwinism, cultural evolutionism, sociobiology, evolutionary psychology), and finally, issues regarding the relationship between Man and Animals. Darwin had strongly insisted on evolutionary, behavioral and even "cultural" resemblance between Man and Animals: his thinking has been seminal in particular in criticizing the concept of the "human difference".

Here I propose to explore the way Darwinian and Neo-Darwinian concepts made their way into palaeoanthropological knowledge all through the 20th century. The central focus of this paper will be the discussions over the construction of Hominid phylogeny, and in particular debates over the definition of the different taxa of the genus *Homo* (*H. habilis*, *H. erectus*, *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*) and their evolutionary status¹.

Evolutionary schemes

In a manuscript of 1868, which had remained unpublished in his time, Darwin drew a "tree" representing the evolution of Primates: in this scheme, the Hominid branch stems from Old world Monkeys, and seems to emerge from a common ancestor with Chim-

¹ For further discussion on this topic, see Cohen, 2004.

panzee. However, during the following decades, a number of Darwin's disciples took up the subject of Human evolution in a rather different way. Works by prehistorian Gabriel de Mortillet (1869, in Mortillet, 1881), anatomist Thomas-Henry Huxley (1863), embryologist Ernst Haeckel (1866, 1868), sociologist Herbert Spencer (1898), developed Darwinian thinking on Human origin and evolution, but represented hominid phylogeny less like a tree than as a linear descent.

In the first decades of the 20th century, this gradual and linear scheme was strongly criticized. Research through a more extensive geographic scope, the diversification of discoveries of hominid remains and cultural vestiges, the breakdown of cultural evolutionism, and the rise of "Neolamarckian" concepts often coloured with spiritualism, modified the vision of human evolution. Instead of scenarios integrating all known fossil forms within a linear and progressive scheme, new evolutionary representations recognized the simultaneous existence of several Hominid types in the history of the Human family. Hominid fossils which were judged too "primitive" to be our ancestors were ranged into evolutionary dead-ends, while the "noble" branch which led to us, *H. sapiens*, was given a privileged status.

French palaeontologist Marcellin Boule², who became one major authority in the field, at the turn of the 20th century, considered that several Hominid lineages existed since the early Palaeolithic, and more evolved *Pre-sapiens* coexisted with the brutish Neanderthal, which they eventually slaughtered to extinction (Boule, 1911–1912). In the first half of the 20th century, Boule's treatise *Les Hommes fossiles* was published in 1920 (Boule, 1920), became a cornerstone to the discipline of paleoanthropology.

The myth of European pre-sapiens (1900–1950)

In England, paleontologist Arthur Keith, a professor at Cambridge and a world authority in the domain, became like Boule a supporter of the European Presapiens theory (Keith, 1915). Until his death in 1955, he claimed the authenticity of the Piltdown Man, a fossil skull and jaw whose scientific name was *Eoanthropus dawsoni*, and that was unearthed in 1908–1912 from the lower Paleolithic layers of Sussex (England)³. With its large braincase and his ape-like jaw, it appears like the ideal ancestor to modern *sapiens*. "Piltdown Man" was accepted by a number of anthropologists of the period who wanted to isolate the «noble» origins of Europeans from those of lower races of mankind. But the supposed *Eoanthropus* was in fact a fraud, a skull of a modern human associated with a grossly made up orang-utan mandible... Despite suspicion expressed by some paleontologists during several decades, the Piltdown fraud will not be unmasked before 1953, by Joseph Wiener, Wilfried Le Gros Clark and Kenneth Oakley (Wiener, 1955) when absolute Carbon 14 dating methods made possible to prove its recent age. However the myth of European "pre-sapiens" and the privilege granted to brain development as a factor of human evolution did not disappear from the scientific scene: later into the century, other European fossil hominids, discovered in Germany (Mauer and Steinheim), in England (Swanscombe), in France (Fontéchevade) will still be interpreted, in the works of French

² Marcellin Boule (1861–1942) was a leading authority in Europe in Paleoanthropology, Professor of Paleoanthropology at the Paris Museum of Natural History and one of the creators of the Institut de paleontology humaine in Paris.

³ On the Piltdown hoax, see Spencer, 1990a,b; see also Thomas, 2002.

anthropologist Henri Vallois for example, as Lower Paleolithic ancestors of European sapiens (Vallois, 1949; Cohen, 2007).

The Creation of the taxon *H. erectus* (1930–1960)

Breaking with these speculations, Neodarwinism settled a novel theoretical framework for thinking about Human evolution, which led, in 1949, to the definition of a single taxon of the fossil genus *Homo*, *H. erectus*, gathering under this name the different Hominids known until then from the Lower to the Middle Paleolithic. From the 1930s in the United States, the Neodarwinian Synthesis, which resulted in the collaboration of geneticists, paleontologists and taxonomists (Huxley, 1942; Mayr, 1982) elaborated the biological and historical notion of population, as fundamentally opposed to the descriptive typological and hierarchical notion of race (Dobzhanski, 1944). A population is, within a species, the totality of individuals between which exist actual genetical exchanges. For the New Synthesis scientists, the Human species is characterized by a variability which cannot be reduced to rigid racial categories that 19th century anthropology had constructed. To scientific reasons were added ethical and political issues relating with the context of the outcome of WWII, and the view that “ethnic purification”, and the Holocaust of the Jews by Nazis had been sustained and justified by racialist and racist constructions of anthropology (UNESCO, 1950).

Starting in 1944, Geneticist Theodozius Dobzhanski (1944, 1963), Paleontologist Georges G. Simpson, and taxinomist Ernst Mayr declared that, just like in today’s Human populations, the diversity of fossil Hominids at a given period should be understood in terms of intra-specific variability, and does not justify the differentiation of species.

In this, the scientists of the Neo-Darwinian Synthesis followed the conceptions of Franz Weidenreich, a Jewish German paleoanthropologist who had emigrated first to China in the 1930s then to the United States in the 1940s, and proposed a novel view of the question of the paleontological origin of human diversity (Weidenreich, 1946; Cohen, 2001). Weidenreich opened a debate on the monocentrism vs polycentrism of the human species. Were modern human races diversified from a single and late *H. sapiens* stock — or is today’s human diversity a result of geographic specializations which occurred much earlier at a primitive *sapiens* stage — or even at a pre-human stage identified as the different forms known then in the lower Paleolithic? Weidenreich’s own works on the Fossils Hominids of China, the Sinanthrops, led him to the view “that there was not one, but several centers of human evolution”. “But on another hand, he added, genetic exchanges went on between these populations, who continued to form one single species up to the present” (Weidenreich, 1943).

Weidenreich’s ideas, which are still today taken up by “multiregionalists”, strongly asserted the unity of the Human species since Lower Paleolithic times. They played a major role in constructing *H. erectus* as the primeval Man, who travels and colonizes all the territories of the old Continent, from South Eastern and Eastern Asia to the confines of Western Europe. With his high stature, his heavy skeleton and his cranial capacity of around 800 cm³, he becomes the inventor of the bifacial hand axe, develops hunting techniques and domesticates fire.

Thus by 1950, Human evolution generally appeared as a continuous series of successive “stages”: *erectus*, Neanderthal, *sapiens*, Neanderthal being considered either as

an intermediary stage between *erectus* and *sapiens* (this is the position of American anthropologist Ales Hrdlicka (1927), and to a certain extent of Weidenreich), either as a sub-species of *H. sapiens*, *H. sapiens neanderthalensis*: in addition, in the 1930s, a team conducted by British archaeologist Dorothy Garrod discovers in sites of the Middle Palaeolithic of Palestine, (Skuhl and Tabun caves) several skeletons more or less contemporary, which seemed to cover a very large scope of variability between Neanderthal and *sapiens*. This discovery played a role in influencing the defenders of the New Synthesis toward a “rehabilitation” of Neanderthals and their integration into the variability of our species. Until the end of the 1960s many anthropologists use the continuous sequence of *Neanthropines* for Modern Humans, *Paleanthropines* for Neanderthals, to which should be now added *Archanthropines*, according to the name given by Weidenreich to Lower Palaeolithic Hominids (equivalent of *H. erectus*) (Piveteau, 1964, p. 176–177). In the beginning of the 1960, French prehistorian André Leroi-Gourhan (1965) coins the term *Australanthropines*, as he is convinced that these Hominids must be considered as direct ancestors to the Human lineage and the genus *Homo*.

Revisions of the Genus *Homo* (1975–2003)

This construction was going to be strongly criticized and eventually dismantled during the following decades. By the 1970's, a new generation of evolutionary biologists and paleontologists in the United States proposed to revisit the heritage from the masters of the New Synthesis and in particular to reconsider the processes of macro-evolution (cf. in particular Eldredge, Gould, 1972). Paleoanthropologists in their turn started tearing into pieces the models elaborated by their masters of the previous generation. In these years, new phylogenetic classifications elaborated by cladistics contributed in transforming the vision of human evolution, and the “Punctuated equilibria” model elaborated by Nile Eldredge and Stephen Jay Gould insisted on quick and sudden speciation events instead of slow progression, and on “bushy” rather than linear evolutionary schemes (Eldredge, Gould, 1972; Gould, 2002).

In his important book “Ontogeny and Phylogeny” Gould (1977) insisted on the role of heterochronies (accelerations or retardations in the course of embryological or ontogenetical development) in evolutionary processes. Indeed *neoteny*, which consists in the conservation, in the adult stage, of juvenile characters, seems well to play a part in Human evolution. Humans could well be neotenic animals whose Primate ancestor (the common ancestor they share with Chimpanzees) kept in the adult age the features of the young, (high forehead, big eyes, absence of cranial substructures, short arms, taste for playing and learning) and transmitted them to its forebears⁴.

Relying on the empirical studies of fossil remains as well as on theoretical considerations (Eldredge, Tattersall, 1982), paleoanthropologists in the 1980's criticized the principle of a stadial evolution of the Genus *Homo*, and the concept of a direct evolution of *H. habilis* into *H. erectus* and *H. sapiens*. Moreover, the origins of the genus *Homo* in Africa remain confused and controversial. The taxon *H. habilis*, which was discussed even when it was defined in 1964, appeared even more fragile 30 years later. A better knowledge of its post-cranial skeleton had as a consequence to view it as closer to *Australopithecines*

⁴ This idea, which had been proposed by embryologists at the beginning of the 20th century, was more recently taken up and developed by Gould, 1977.

than to the genus *Homo*. And indeed, the famous fossil specimen KNM-ER 1470 cannot today be integrated into *H. habilis* any more: its reconstruction, its taxonomic position, and even its geological age, are highly controversial. It was finally included by Russian paleontologist Valerij Alexeiev in 1984 into a new taxon, *H. rudolphensis*, while other paleontologists today place it outside the *Homo* genus descent⁵.

Dates and Itineraries of early *Homo* out of Africa were also reconsidered. The extension of *H. erectus*, whose geographic and temporal scope, from Africa to Asia and to Europe, had become very large, is now strongly reduced. The name of *H. erectus* is only given to Asian fossils (from China and Indonesia), that now appear too specialized to belong to the same species as African and European *Homo* specimens known in the same periods of the Lower Paleolithic. For this reason, African *Homo* fossils are now classified in the taxon *H. ergaster*: in 1984, the skeleton of an adolescent was discovered in Kenya and dated of 1,8 millions years. It was almost complete and remarkably preserved, giving precise elements to determine the diagnose of this species (Walker, Leakey, 1993).

Since 1991 a number of Hominid remains discovered in South Caucasus at Dmanisi (Georgia) (Gabunia et al, 2000) and dated of -1,8 million years raised the question of the presence of primitive *Homo* at this very early date out of the African continent: punctual presence of a small population, or effective migration of Hominids at this very early date, to the Eurasian continent.

By the same time, excavations in South Spain, at Gran Dolina cave yielded the remains of four individuals attributed to early *Homo* and dated of -780 000 years, providing new elements to the question of migrations of the genus *Homo* in Western Europe in the Lower Paleolithic. Nearby, the site of Sima de los Huesos in the mountains of Atapuerca (Spain), yielded in 1994 some 30 skeletons of mainly young adults whose features seems to anticipate Neandertals, and which were dated of 300 000 years ago (Arsuaga et al., 1993). The paleontological study of their remains concluded in their resemblance with *H. heidelbergensis*, whose diagnose, relying in the past on a single mandible, the Mauer jaw (Schoetensack, 1908) discovered in 1907 in Germany, became now rich of the knowledge of a whole fossil population. The taxon *H. heidelbergensis* is now used to name all ante-neanderthal european forms, including those which were called until then *erectus* or pre-*sapiens*). With *H. heidelbergensis*, we seem to be very close to the emergence of Neanderthals, a West-European specializations of *H. erectus* that emerged several hundred thousand years ago as an independent lineage from *H. sapiens*, and spread as far as the Middle East and Kurdistan.

In the 1980's, with the falling apart of the unitary taxon *H. erectus*, the multiregionalist concept of the origin of *H. sapiens* collapsed as well. To the idea that Modern humans were rooted in different regional forms of *H. erectus*, monocentrists opposed the argument of a single and recent origin of the species *H. sapiens*⁶. The "monocentrist" scenario conceives of a quick replacement of all local Hominid species by anatomically modern forms (*H. sapiens*) deriving from a single event of speciation: this probably affected only one small population, which quickly proliferated and migrated in all the parts of the old world, eliminating all other local Hominid species which had lived there.

Against paleontological evidences brought forward by "multiregionalists" (Wolpoff et al., 1984), it became possible to produce proofs derived from research in molecular

⁵ On *Kenyanthropus platyops* see: Leakey et al., 2001. P. 433.

⁶ For a synthesis of research on this question, see (Hublin, Tillier, 1991).

biology. A first research of this type was performed in 1987, by a Californian team composed by Rebecca Cann, Alan Wilson, Robert Sarich, and Svent Paabö (Cann et al., 1987). The comparison of mitochondrial DNA of 147 living women aimed to calculate the genetic distance between them, and to evaluate the common matrilinear origin of today's existing human populations. The evaluation of the molecular clock gives a number between 100 000 and 200 000 years BP. As they presented the results of this study, researchers gave to this genetical abstraction the name of "mitochondrial Eve", or "African Eve". Some biological indicators point to Africa as the likely origin of all present day human populations (the widest genetic diversity can be found in regions of East Africa). Conceiving of a single origin of all human populations and of *sapiens* going out of Africa some 200 000 years ago, would mean that present-day "races" were formed recently, and only bear small differences between them. This African origin of *H. sapiens* seems now to be supported by a good number of paleontological evidence. Parallel inquiries into the diversity of human languages have put into light a number of common features, which aim to confirm the thesis of their single origin, converging with the single and recent origin of the whole diversity of human populations. Teams of geneticists and linguists are now combining their efforts to retrieve the origin and itineraries of *sapiens* populations on the old continent (Ruhlen, 1996).

Origin and status of the Neanderthals

Revisiting the issue of the origin and itineraries of *H. sapiens* also led to revisit the issue of the origin and status of the Neanderthals (Stringer, Gamble, 1993) and of cultural and interbreeding relationships between the two species.

Neanderthal does not appear any more today as a marginal or degenerated stem in Human phylogeny, but as a result of a long West-European specialization of a branch of the Genus *Homo*, — as a descendant of local populations which had remained isolated during hundred of thousand years in these regions. A new examination of known specimens belonging to the genus *Homo* in the Lower Paleolithic of Western Europe (Mauer, Steinheim, Petralona, l'Arago...) led to the conclusion that these fossils should not be considered as ancestors of *sapiens*, but rather as early Neanderthals. Moreover, all lower Paleolithic Hominids should now be viewed as precursors of Neanderthals, and classified within the taxon *H. heidelbergensis*⁷.

Important discoveries made between 1965 et 1985 in Israel by Bernard Vandermeersch, and in Irak (Shanidar) by Ralph Solecki, had opened new questions. In Israel the excavation of Qafzeh Cave, which had already been explored in the 30s, yielded between 1965 and 1980 the intentionally buried remains of at least 14 archaic *Sapiens* (Vandermeersch, 1969), while Kebara Cave, 40 kilometers from there, yielded in 1984 a Neanderthal burial with a remarkably preserved skeleton except for the head, which had probably been taken off deliberately (Arensburg et al., 1985). Absolute dating confirmed the precedence of Qafzeh *sapiens* (-90 000 years circa) over Kebara Neanderthals (-60 000 years circa): in these sites of the Middle East, Neanderthals are neither chronologically «older», nor culturally more primitive, than archaic *sapiens*. Moreover, cultural remains show that Neanderthals and *sapiens* shared for several millennial the Mousterian culture

⁷ This taxon had become obsolete since the Mauer Jaw had been classified into *H. erectus*, en 1950.

and the habit of burying their dead. In Irak, the Shanidar burial, excavated by Ralph Soleki in 1960, reveals a quantity of flower pollens, which were interpreted as remain of flower offerings to the dead. Between -90 and et -50 000 BP in the middle east, already diversified death rituals were associated not to one biological type of Hominid, Sapiens or Neanderthal, but to the Mousterian culture in association with them both.

Further finds of Neanderthal remains at Saint-Césaire in France in 1979 gave more evidence of this proximity. 36 000 years ago, this late Neanderthal made and used a “chatelperronian” (Lev que, Vandermeersch, 1980) lithic industry, which had been until then generally attributed to *sapiens*. It now seemed that for some 10 000 years in Western Europe, the industry of Ch telperron was shared by *sapiens* and Neanderthals: one more time, it appeared that separations between these two groups may not be so sharp as they used to be, especially in what regards cultural features. It is now clear that Neanderthals did not become suddenly extinct at the dawn of the Upper Paleolithic. They survived for several thousand years after the arrival of *H. sapiens* in Western Europe, and real exchanges, including interbreeding, existed between them.

Other finds of late Neanderthals made in recent years at Zafarraya (Andalusia, Spain) at Vindija (Croatia), an in North-West Caucasus in the cave of Mezmaiskaya, 60 kilometers from the Eastern shore of the Black sea, show that Neanderthal did survive up to -28 000 BP or even perhaps -24 000 years in Gorham Cave at Gibraltar (Finlayson et al., 2006). The Iberic peninsula and the Balkans seem to have been the last refuge of the Neanderthals.

These discoveries open new questions: should we look for the causes of Neanderthals extinction in their biological, behavioral and adaptive features, or in the irruption of a new, better equipped hominid, who strived in a similar ecological niche? In any case, the arrival of a new Hominid, *H.sapiens*, with a more complex culture and more efficient means of communication, may have played a major role, for example to discard Neanderthals to inhospitable regions where subsistence was more difficult, or to slowdown their reproduction rate and make their lives shorter.

These constructions remain hypothetical and the causes of the extinction of Neanderthal are uncertain. The question of a possible hybridization between Neanderthal and *sapiens* is periodically raised when a fossil with presumed “intermediary” characters is discovered. Thus the recently finds of the skeleton of Lagar Veiho in Portugal (Duarte et al., 1999) dated of – 24 500 BP bears features “in mosaic”, which resemble that of a hybrid. Although it is a 4 years old child, whose characters are difficult to identify, and although the specimen is difficult to date, this hypothesis remains plausible. Moreover, there are today discussions between molecular biologists over the conclusions drawn from recent research on Neanderthal DNA: a study of the polymorphism of 135 human genes put into light repeated differences between European and West African populations: could the existence of genetic markers particular to European populations be explained by a contribution of 5% of Neanderthals to today’s humans genome? Were geneticists too fast in separating thoroughly the two species? Some anthropologists note that there might be a methodological circle in considering that only Neanderthal gene sequences different from those of modern man are authentic (bear no contamination). Old Prejudices, in favor, for more than a century, of the separation of the two species, may have played a role in these perhaps too quick conclusions.

Conclusion

It took more than a century to see the establishment of a «branching scheme» in phylogenetic representations of human evolution.

The history of human phylogenies all through the 20th century shows an alternation of linear and branching schemes, depending on the quantity of available empirical material (the abundance of remains leading more easily to branching schemes), but also on theoretical or philosophical considerations over the patterns and processes of evolution, and finally on religious and ideological considerations over human diversity and the unity of our species.

Today, thanks to field and laboratory research, the evolutionary tree of the Human family is rooted far into the Tertiary, 7 million years ago, and Darwin's abstract tree has been peopled with a number of unexpected forms, which for millions of years were contemporaries in Africa or in Europe. Several general are known between 4 million years and 1 million years BP, and the *Australopithecines* are distributed in different parts of Africa and a number of species. The roots of the genus *Homo*, are beginning to be well known in Africa and the itineraries of the early genus *Homo* have proved to be much more complicated than previously believed. We know now that several specialized species of the genus *Homo* lived in Europe in the middle Palaeolithic and that Neanderthals people western Europe before the arrival of *H. sapiens*.

The revision of the genus *Homo* and the rejection of typological, descriptive and hierarchical notion of race which was implied in the re-evaluation of the origin of Human diversity, was consistent with ideas proposed not only by the Neodarwinians, but also by Darwin himself. However, many discussions still remain open in the field of Paleanthropology, dealing in particular with questions such as the extinction of Neanderthal, the Origin of West European *sapiens*, and the nature of the relationship of these two groups.

“Light will be thrown on the origin of Man and his history”, had mysteriously predicted Darwin (1859). As we have seen, Darwin's prediction has been amply fulfilled, and our knowledge of Human evolution is today, if more complex, much more elaborate than it was a century ago. If we try to evaluate the importance of the impact of Darwinian thinking upon the current scientific understanding of human evolution, we must agree that it was essential to the development of 20th century paleoanthropology, and that it remains today at the center of current discussions over Human origin and evolution.

References

- Arensburg C. Bar Yosef O., Chech M., Goldberg P., Laville M., Meignen L., Rak Y., Tchernov E., Tillier A.-M., Vandermeersch B. Une sépulture néandertalienne dans la grotte de Kebara (Israël) // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série II. Vol. 300. P., 1985. P. 227–230.
- Arsuaga J.-L., Martínez I., Gracia A., Carretero J.-M., Carbonell E. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain // Nature. 1993. Vol. 362. P. 534–537.
- Aux origines d'Homo sapiens / eds. J.-J. Hublin, A.-M. Tillier. P. : Presses Univ. de France, 1991. 404 p.
- Boule M. L'Homme fossile de la Chapelle aux Saints // Annales de paléontologie. 1911. Vol. 6. P. 1–64; 1912. Vol. 7. P. 65–208; 1913. Vol. 8. P. 209–276, 12–14.
- Boule M. Les hommes fossiles — Éléments de paléontologie humaine. Paris: Masson et cie, 1920. XI, 491 p.

- Cann R. L., Stoneking M., Wilson A.C.* Mitochondrial DNA and human evolution // *Nature*. 1987. Vol. 325. P. 31–36.
- Cohen C.* Les origines de la diversité humaine: paléontologie et génétique // *L'Aventure humaine, savoirs, libertés, pouvoirs*. 2001. Vol. 12. La société et ses races. P. 137–149.
- Cohen C.* Histoire de la paléanthropologie // *Manuel de Paléontologie humaine* / ed. by J.-J. Hublin, B. Vandermeersch. Vol. 1. P. : CTHS, 2004. P. 21–49.
- Cohen C.* Henri Vallois // *Dictionary of Scientific Biography*, 2007.
- Cohen C., Hublin J.J.* Boucher de Perthes (1788–1868), Les Origines romantiques de la préhistoire. P. : Belin, 1989. 271 p.
- Darwin C.* On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. L. : John Murray, Albemarle Street, 1859. IX, 502 p.
- Darwin C.* The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. London: Murray, 1871. Vol. 1. VIII, 423 p. ; Vol. 2. VIII, 475 s.
- Dobzhanski T.* On species and races of living and fossil Man // *American Journal of Physical Anthropology*. 1944. Vol. 2. P. 251–265.
- Dobzhanski T.* Genetic entities in Hominid Evolution // *Classifications in Hominid Evolution* / ed. by S. L. Washburn. Chicago : Aldine, 1963. P. 347–362.
- Duarte C., Mauricio J., Pettitt P.B., Souto P., Trinkaus E., van der Plicht H. et al.* The early upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1999. Vol. 96. P. 7604–7609.
- Eldredge N., Gould S.J.* Punctuated equilibria as an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology* / ed. by Schopf, T.J.M. San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972. P. 82–115.
- Eldredge N., Tattersall I.* The Myths of Human Evolution. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1982. 197 p.
- Evolution: the modern synthesis* / ed. by J. S. Huxley. L. : Allen & Unwin, 1942. 645 p.
- Finlayson C. et al.* Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe // *Nature*. 2006. Vol. 443. P. 850–853.
- Gabunia L., Vekua A., Lordkipanidze D. et al.* Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age // *Science*. 2000. Vol. 288. P. 1019–1025.
- Gould S.J.* Ontogeny and Phylogeny. Cambridge : Harvard University Press, 1977. IX, 501 p.
- Gould S.J.* The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge, Mass. : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2002. XXII, 1433 p.
- Green R. Eh., Krause J., Briggs A. W., Maricic T., Stenzel U., Kircher M., Patterson N., Li H., Zhai W., Hsi-Yang Fritz M., Hansen N. F., Durand E. Y., Malaspina A.-S., Jensen J. D., Marques-Bonet T., Alkan C., Prüfer K., Meyer M., Burbano H.A., Good J.M., Schultz R., Aximu-Petri A., Butthof A., Höber B., Höffner B., Siegemund M., Weihmann A., Nusbaum Ch., Lander E. S., Russ C., Novod N., Affourtit J., Egholm M., Verna Ch., Rudan P., Brajkovic D., Kucan , Gu ic I., Doronichev V. B., Golovanova L. V., Lalueza-Fox C., Marco de la Rasilla, Fortea J., Rosas A., Schmitz R. W., Johnson P. L. F., Eichler E. E., Falush D., Birney E., Mullikin J. C., Slatkin M., Nielsen R., Kelso J., Lachmann M., Reich D., Pääbo S.* A Draft Sequence of the Neandertal Genome // *Science*. 2010. Vol. 328. No. 5979. P. 710–722.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Berlin : Reimer, 1866. Bd. 1. XXXII, 574 s.; Bd. 2. CLX, 462 s.
- Haeckel E.* Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin : Reimer, 1868. XVI, 568 s.
- Hrdlicka A.* The Neandertal Phase of Man // *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 1927. Vol. 56. P. 249–274.
- Huxley T.-H.* Evidence as to Man's Place in Nature. L. : Williams & Norgate, 1863. 159 p.
- Keith A.* The Antiquity of Man. L. , 1915. XX, 519 p.
- Leakey M. G., Spoor F., Brown F., Gathogo P. N., Kiarie C., Leakey L. N., McDougall. I.* New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages // *Nature*. 2001 Vol. 410. P. 433–440.

- Leroi-Gourhan A. Le Geste et la Parole. Vol. 1. P. : Michel, 1965. 323 p.
- Lev que F., Vandermeersch B. Les découvertes de restes humains dans un horizon castelperronien de Saint-Cézaire (Charente Maritime) // Bulletin de la Société préhistorique de France. 1980. Vol. 77. p. 35.
- Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge: Harvard University Press, 1982. IX, 974 p.
- Mortillet G. de Essai d'une classification des cavernes et des stations sous abri, fondée sur les produits de l'industrie humaine // Le Préhistorique, Antiquité de l'Homme. P. : Reinwald, 1881.
- Piveteau J. Des premiers Vertébrés à l'Homme. P. : Albin Michel, 1963. 212 p.
- Ruhlen M. L'Origine des Langues. P. : Belin, 1996. 287 p.
- Spencer H. A System of Synthetic Philosophy. Principles of Biology. Vol. 1. First Principles. New York: Appleton & Co, 1898.
- Spencer F. Piltdown, A Scientific Forgery. L. : Natural History Museum Publications, 1990a. XXVI, 272 p.
- Spencer F. The Piltdown Papers (1908–1955). L. : Natural History Museum Publications, 1990b. XII, 282 p.
- Schoetensack O. Der Unterkiefer des *Homo heidelbergensis* aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1908. 67, [51] s.
- Stringer C., Gamble C. In Search of the Neanderthals: solving the puzzle of human origins. L. : Thames & Hudson, 1993. 247 p.
- Thomas H. Le Mystère de l'Homme de Piltdown, Une extraordinaire imposture scientifique. P. : Belin, 2002. 287 p.
- UNESCO. Declaration on race. July 1950. Vallois H. The Fontéchevade Fossil Men // American Journal of Anthropology. 1949. Vol. 7. № 3. P. 339–362.
- Walker A., Leakey R. The Nariokotome *Homo erectus* skeleton. Cambridge : Harvard Univ. Press, 1993. 457 p.
- Vandermeersch B. Les nouveaux squelettes moustériens découverts à Qafzeh (Isra l) et leur signification // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 1969. Vol. 268. P. 2562–2565.
- Weidenreich F. The Skull of *Sinanthropus pekinensis*: A Comparative Study of a Primitive Hominid Skull // Paleontologica Sinica. New Série. Vol. 10. Pekin, 1943. XXI + 298 p., 93 plates.
- Weidenreich F. Apes, Giants and Man. Chicago: The University of Chicago Press, 1946. VII, 122 p.
- Wiener J. The Piltdown Forgery, L. : Oxford University Press, 1955. XII, 214 s.
- Wolpoff M.H., Wu Z.X., Thorne A.G. Modern *Homo sapiens* origins // The Origins of Modern Humans: a World Survey of the Fossil Evidence / ed. by F. H. Smith, F. Spencer. N. Y. : Alan R. Liss, 1984. P. 411–483.

Идеи Дарвина и развитие палеоантропологии в XX веке

Клодин Коэн

Институт социальных наук
Париж, Франция: Claudine.Cohen@ehess.fr

В статье исследуется путь концепций дарвинизма и неodarвинизма в антропологии XX в. Центральное место занимает дискуссия о таксономии и филогении гоминид, в частности дебаты об определении различных таксонов в роде *Homo* (*H. habilis*, *H. erectus*, *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*) и их эволюционном статусе.

Ключевые слова: Дарвин, неodarвинизм, палеоантропология XX в., филогения человека, эволюция рода *Homo*.

ПРЕПОДАВАНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В СРЕДНЕЙ ШКОЛЕ В РОССИИ–СССР

А. В. Самокиш

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН
Санкт-Петербург, Россия: tomasina84@mail.ru

История введения дарвинизма в среднюю школу является одним из важных аспектов истории развития эволюционного учения в России и СССР. При написании данной работы были использованы учебные и методические пособия, материалы периодической печати и воспоминания современников. Осмысление событий начала преподавания дарвинизма в средних учебных заведениях представляется особенно важным в свете современных дискуссий о преподавании общей биологии в школе.

Попытки введения эволюционного учения в школу были сделаны в России очень рано. Практически сразу после выхода книги Дарвина его теория нашла отражение в русских учебниках. Но все препятствия к ее развитию в школьной программе исчезли лишь после Октябрьской революции 1917 г. Первые послереволюционные годы стали временем расцвета школьной методики преподавания естествознания, которое получило статус одного из важнейших предметов цикла средней школы. Особенно активно процесс внедрения эволюционизма в преподавание естествознания происходил в Петрограде–Ленинграде, где еще до революции этим занимались многие педагоги-естественники. Первые послереволюционные программы, содержащие эволюционную теорию, появились в 1918 г. (сост. В. М. Шимкевич). Кроме того, появлялись проекты, предлагающие ввести отдельный курс эволюционного учения в школе (В. М. Исаев, 1923). Серьезные проблемы с преподаванием эволюционизма возникли в сер. 1920-х гг. при введении так называемых комплексных программ Государственного ученого совета (ГУСа), в которых естествознание не предусматривалось как отдельный предмет. Однако уже в 1930-е гг. при написании «стабильных» программ учение Дарвина вернулось на свое законное место в учебниках.

Ключевые слова: дарвинизм, эволюционное учение, методика преподавания естествознания, Государственный ученый совет, Б. Е. Райков, В. М. Шимкевич, В. М. Исаев.

В настоящее время школьная система в России снова подвергается реформированию, в том числе и программы по естествознанию. Показательным стал недавно закончившийся процесс Марии Шрайбер, прошедший в Петербурге по иску Марии Шрайбер и ее отца Кирилла Шрайбера к Министерству образования РФ и Комитету по образованию Санкт-Петербурга за нарушение прав человека путем «безальтернативного навязывания» теории Дарвина об эволюции видов в общеобразовательных школах. Хотя процесс школьницей был проигран, однако введение в школах предмета «Духовно-нравственное воспитание»¹ ставит преподавание общей биологии в очень сложное положение. В данной статье рассмотрена ситуация в некотором смысле обратная современной, когда на обломках практически полностью уничтоженной дореволюционной системы преподавания естествознания, ограниченной религиозным воспитанием, строилась новая, основанная на отрицании

¹ Об этом было объявлено министром образования и науки А. Фурсенко в августе 2009 г.

религии и полностью подчиненная идеологически подходящей теории эволюции. Кроме того, хотелось бы обратить внимание и на введение такой сложной темы в преподавание естествознания и в дореволюционной школе.

Первые попытки введения дарвинизма в преподавание школьного естествознания были сделаны в России очень рано. Еще в 1862 г. вышел учебник по зоологии А. П. Богданова (1862), где подробно была изложена теория Дарвина и Ламарка и все содержание было проникнуто эволюционным духом. В 60–70-е гг. XIX в. за широкое введение эволюционизма в школе высказывались многие ученые, однако в конце века все эти призывы затихли и не нашли практического выхода в связи с внешними, политическими и идеологическими, причинами. В большинстве школ преподавание естествознания было сокращено или вообще прекращено. В начале XX в. процесс несколько оживился, существенную роль в этом сыграл учебник по зоологии В. Н. Львова (1902–1903), написанный в смешанно-восходящем порядке и умело отражающий эволюционную теорию. Попытки ввести общую биологию отдельным курсом предпринимались в частных гимназиях и училищах педагогами-энтузиастами, как правило, имеющими непосредственное отношение к биологической науке. Так, например, общую биологию читал в одной из петербургских гимназий Ю. А. Филипченко. В статье «Опыт постановки общей биологии в средней школе» он дал даже подробную программу по данному курсу. В основу его программы была положена эволюционная теория в историческом изложении, от Линнея до Дарвина. Однако серьезное вмешательство церкви в школьное образование препятствовало развитию эволюционной теории в рамках школьной программы.

После революции 1917 г. вопрос о введении эволюционного учения в школу получил решительный импульс, так как было уничтожено большинство препятствий, ранее его тормозивших. Естествознание получило статус одного из важнейших школьных предметов. В 1918 г. Герд писал: «Из гонимого предмета, который шаг за шагом завоевывал себе позиции в школах различного типа и в борьбе со своими противниками заострял свое оружие, естествознание после революции превратилось в фаворита. Оно, как основа материалистического мировоззрения, стало провозглашаться главным школьным предметом» (Герд, 1918, с. 29).

Если наука оказалась под идеологическим гнетом и многие ученые воспринимали приход большевиков к власти как зло, то методисты естествознания изначально восприняли произошедшие события с энтузиазмом и начали активнейшее программное творчество. Церковь была отделена от школы, а для новой идеологии эволюционизм оказался очень кстати, не случайно практически каждая статья, связанная с преподаванием его в школе, и каждый учебник начинается со слов о важности эволюционной теории для формирования материалистического мировоззрения (как это написано у Герда), его соответствия марксизму.

Петроград–Ленинград и Москва стали центрами педагогической мысли. Петроград во многом опирался на уже накопленный до революции опыт школ, находившихся вне системы Министерства народного просвещения, в которых преподавание естествознания было меньше ограничено². Уже в 1918 г. появились первые программы по естествознанию, составленные по требованию Учительского союза

² Такими школами являлись, например, коммерческие училища, находившиеся в ведении Министерства торговли и промышленности, а до 1910 г. — Министерства финансов.

Обществом распространения естественно-исторического образования. Согласно этим программам в последнем классе была введена эволюционная теория отдельным курсом. В составлении этих программ принимали участие известные ученые: Б. Е. Райков, Ф. Е. Тур, И. И. Полянский, В. М. Шимкевич (именно он занимался составлением программы по зоологии и общей биологии). Программа Шимкевича содержала в себе описание общебиологических явлений в связи с приспособляемостью организмов, косвенные доказательства изменчивости организмов, прямые доказательства изменчивости животных (понятие о мутациях, борьба за существование) и эволюции организмов вообще. Программа намечала широкий простор для преподавателя в деле перегруппировки материала и последовательности изложения, но обязательно требовала проведения идеи эволюции. Лишь вопрос о происхождении человека эта программа практически не рассматривала. Но эта программа в практику жизни не вошла, оставшись лишь историческим документам на страницах журнала «Естествознание в школе» (Программы, 1918).

Первая официальная программа в Петрограде вышла в 1919 г., это так называемая «розовая книжка» под общей редакцией А. П. Пинкевича. Автором программы по общей биологии был профессор Н. М. Книпович, поэтому и программа по существу повторяла его университетский курс общей зоологии. В объяснительной записке указывалось, что задача подобного курса — в подведении итогов полученных знаний по живой природе и углублении понятий, способствующих выработке общего понимания живой природы. Программа в целом была систематична, но очевидно перенасыщена материалом (при 2–3 уроках в неделю пройти ее было невозможно), кроме того, в ней не хватало новейших научных данных. Работа по сокращению и переработке этой программы была проделана летом 1920 г. Б. Е. Райковым. В таком виде она была принята Отделом Единой трудовой школы на совещании в Москве (Примерные программы, 1920).

Фактически эти программы опирались на дореволюционный опыт, на опыт школ, где эволюционный принцип являлся идейной осью всей работы. Но он ложился на исследовательский подход к материалу, большое количество экскурсий и практических занятий и систематическое изложение материала. Как станет видно позже, при сохранении основной идеей эволюционного принципа методы его проведения кардинально изменятся после победы московской точки зрения.

Тем не менее на практике дело продвинулось достаточно слабо. Как писал В. М. Исаев в 1923 г., «Эволюционной теории в школе не повезло. Прежде она не преподавалась, потому что это было запрещено. В настоящее время эти запреты отпали, но эволюционная теория все же не преподается. И по двум причинам: во-первых, оказалось, что преподавать этот предмет некому — из-за отсутствия специально подготовленных педагогов. Во-вторых, выяснилось, что преподавать нечего, так как никакого сколько-нибудь связного курса выработано не было» (Исаев, 1924, с. 22). Реалии гражданской войны сказывались и на школьной педагогике. Не было учебников, простейших приборов и таблиц, практически не было достаточно осведомленных педагогов. На самой верхушке айсберга находились профессионалы-энтузиасты, с увлечением писавшие статьи в журналах «Естествознание в школе», «Живая природа», «Естествознание в трудовой школе» и «Педагогическая мысль». Но эти работы оставались лишь декларацией, находившей какое-то реальное воплощение только в единичных школах столиц и на биостанциях, возникших в начале 1920-х гг.

В 1923 г. в Петрограде состоялся первый Всероссийский съезд по естественно-историческому образованию. На нем присутствовало 1460 человек, из которых 600 приехали из других городов (Райков, 1924). Среди вопросов, стоявших на повестке дня, был и вопрос о преподавании эволюционной теории в средней школе. На соединенном заседании всех секций были заслушаны доклады В. Л. Комарова «Современное положение эволюционной теории» и В. М. Исаева «Современные проблемы эволюционного учения», которые отражали новейшие взгляды ученых на этот вопрос. Эти доклады вызвали живейший интерес, кроме того, они помогли школьным педагогам быть в курсе происходящего в науке. В секции зоологии животных Исаев выступил с отдельным докладом, посвященным уже преподаванию эволюционной теории в средней школе. Его доклад представлял собой попытку связного изложения эволюционного учения применительно к школьной обстановке, рассчитанную на последний год обучения. Докладчик предлагал уничтожить курс общей биологии, который преподавался или должен был преподаваться в школах того времени и заменить его полноценным курсом эволюционного учения. При этом он довольно подробно описал программу такого курса, с экскурсиями и практическими занятиями, рассчитанную на весь последний год обучения. Курс «Эволюция как учение об историческом развитии органического мира» включал в себя восемнадцать тем. Он начинался с темы «Изменчивость» и «Наследственность» и подробно рассматривал доказательства эволюции (сравнительно-анатомическое, эмбриологическое, палеонтологические, зоопсихологические), завершаясь темой «Эволюция Солнечной системы, происхождение Земли и происхождение жизни на Земле» (Исаев, 1924, с. 25–29).

Этот доклад вызвал продолжительные прения. Все единодушно приветствовали введение эволюционизма в школьное преподавание, но большинство не соглашалось с предложенной Исаевым системой — она казалась слишком сложной, практически невозможной к проведению средним школьным педагогом (часто не имевшим представления о многих предложенных вопросах), перенасыщенной материалом (который легко можно было отнести к более ранним курсам, например к зоологии). Говорилось о том, что центр тяжести следует перенести не столько на объяснение причин эволюции, сколько на утверждение самого факта таковой. Б. Е. Райков писал, что «надо позаботиться о том, чтобы все преподавание, даже на первой ступени, пропитать эволюционизмом. И давать такой материал в курсе зоологии, ботаники, который подготавливал бы ум учащихся к постепенному усвоению эволюционной теории... Вводя эволюционизм в школу, надо подробнее осветить теорию Дарвина, как такое объяснение эволюции, которое является первым по времени и имело такое колоссальное историческое значение, а кроме того, и с педагогической точки зрения легко усваивается...» (Райков, 1924а, с. 7). Заключительная резолюция съезда по вопросу об эволюционном учении объединила эти мнения. В ней было сказано, что эволюционный момент должен всецело проникнуть в школьное преподавание, но вопрос о концентрированном курсе в старших классах следует на данный момент отложить ввиду слишком малой методической разработки приемов преподавания данного предмета и соответственно подготовленных специалистов.

В Москве от этой программы, однако, практически сразу отказались. Этим вопросом там занимался Центральный естественно-педагогический институт (ЦЕПИ), где в составлении программ принимали участие А. А. Яхонтов, Б. В. Игнатьев, Н. Ф. Золотницкий и др. В то же время в Москве при схожести провозглашаемых

лозунгов разрабатывалась совершенно иная концепция программ. Педагогическая секция Государственного ученого совета (ГУС) разрабатывала так называемые «комплексные программы», подразумевавшие замену привычного разделения на предметы разделением на отдельные темы, которые разносились по трем разделам: «Природа», «Человек» и «Общество». Например, концентрацию преподавания вокруг времен года и связанных с ними явлений в природе и трудовой деятельности человека. Обосновывался такой подход тем, что предметное деление — это пережитки старой школы. Кроме того, деление по темам интуитивно понятно и позволяет приблизить ученика к реальной жизни, включить его в нее и как бы по ходу дела прививать ему научные знания. К делению по темам добавился еще и сельскохозяйственный принцип, то есть упор на агрономические сведения. При указанной специфике эволюционный принцип в преподавании стремились сохранить, так как он слишком хорошо соответствовал идеологии. Хотя здесь уже ни о конкретных серьезных знаниях, ни, тем более, о новейших достижениях науки речь не шла. Если в начале 1920-х гг. комплексные программы воспринимались лишь как эксперимент, то к середине они уже вводились практически повсеместно (исключая Ленинград). Согласно новым программам, естествознание практически перестало существовать в школе как предмет. Во второй половине 20-х гг. началась настоящая травля петроградских—ленинградских педагогов. В печати появилось разделение на ленинградскую и московскую группы педагогов-естественников, на «академическое» и «педагогическое» направления в педагогике.

В программах 1925 г. (их еще называли «программами в красной обложке») сохранился более-менее самостоятельный (насколько это было возможно в условиях комплекса) курс эволюционного учения. Но программа была перегружена фактическим материалом, педагоги подчеркивали, что ученик на седьмом году обучения этот материал усвоить не может.

Программы 1925 г., составлявшиеся под руководством Б. В. Игнатьева, были заменены в 1927 г. новыми — под редакцией Б. В. Всесвятского, создателя юннатского движения в СССР. Если подробно посмотреть на программы ГУСа в редакции 1927 г., то заметно, что на седьмом году обучения оставлено очень мало. «Вопросы эволюции в программе вклиниваются в курс изучения человека и нужны нам, главным образом, для лучшего понимания учащимися происхождения человека», и далее: «для углубленной проработки вопросов эволюционного учения здесь также не будет времени. Главная цель этого коротенького курса — это заинтересовать учащихся вопросами эволюции», — указывалось в объяснительной записке (цит. по: Натали, 1927, с. 67). Причем и предыдущие курсы не дают никакой основы для подытоживания в этом «коротеньком» курсе, который становится догматическим, не основанным на достаточном фактическом материале, и теряет большую часть своего значения. Того самого, на которое так обращали внимание методисты — для формирования материалистического мировоззрения. Основной материал был оставлен для девятого класса. Но с учетом того, что содержание естествознания в предыдущие годы было заменено практическим сельским хозяйством, довольно большой фактический материал в краткие сроки преподаватели даже не пытались дать ученикам так, чтобы те его усвоили.

Сами составители программ писали: «Не пострадает ли эволюционная идея, если у нас не будет систематического курса ботаники и зоологии? Конечно, пострадает, если мы эволюционную идею знаем только в книге и не хотим или не можем,

не умеем ее увидеть в жизни — в густоте посадки растений, в плохом урожае... нужно находить помимо их хозяйственной сущности, еще и отражение общих вопросов эволюционной теории, то эта теория, при таком ежедневном ее около нас осязаемом появлении перед нашим умственным взором, конечно, только выиграет, ибо окажется действенной» (цит. по: Райков, 1926, с. 451). Так биология все более превращалась в предмет, метко названный многими методистами «хлевологией».

В своем докладе об эволюционном учении в школьном естествознании на московском совещании по вопросам преподавания естествознания 2–3 марта 1928 г. один из ведущих московских методистов Ф. Ф. Дучинский пояснял, что даже Ч. Дарвин к построению своей теории пришел от изучения практики скотоводов и садоводов — изучая метод искусственного отбора, он пришел к теории естественного отбора. А эволюционная теория теснейшим образом связана с практикой, ведет к важнейшим практическим выводам, указывает методы получения новых сортов растений и выведения новых пород животных. Собственно, основной сутью этого доклада, ставшего некой апологией ГУСовских программ в деле эволюционного учения, было утверждение о необходимости максимальной увязки эволюционной теории с сельскохозяйственной практикой (Дучинский, 1928).

Стоит отметить, что вышеупомянутое совещание стало одним из моментов кульминации в борьбе московского и ленинградского направлений. Открытой полемики доклад Ф. Ф. Дучинского не вызвал, однако в ответном докладе К. П. Ягодовского программа ГУСа была подвергнута критике, причем с подробным разбором отдельных недочетов, в результате суммирования которых усвоение эволюционной теории становилось невозможным. После анализа был сделан вывод о том, что программы ГУСа не годны к преподаванию в школе и требуют доработки (Ягодовский, 1928). Очередной раз большинство методистов заявило, что программа имеет большое количество недочетов и работа над ней должна быть продолжена.

10 февраля 1928 г. ленинградские педагоги-естественники собрались на совещание с целью выработать единую общую платформу по спорным вопросам методики естествознания и дать заключение по вопросу о согласовании программ ГУСа и действующих в Ленинграде в связи с намеченным в Москве педагогическим совещанием. Были пояснены основные методические и идеологические недочеты программ. В резолюции совещания было сказано, что «задача курса естествознания в школе — дать учащимся правильное миропонимание, согласное с выводами опытных наук. Это понимание материалистическое, и основой его является эволюционно-биологический подход к явлениям окружающей жизни и к человеку» (Ленинградские педагоги... 1928, с. 140). Было пояснено, что производственный подход необходимо дополнить образовательно-методическим и эволюционно-биологическим.

Следующим столкновением ленинградского и московского течений стала Всероссийская конференция преподавателей естествознания школ повышенного типа (22–27 января 1929 г.). На ней был заслушан доклад К. П. Ягодовского «Эволюционный принцип в школьном естествознании». Он подчеркнул, что эволюционный принцип — это не только эволюционная теория, не только заключительный курс, но это основная идея, которая должна пропитать весь курс естествознания, чтобы на последнем этапе уже эволюционное учение не явилось посторонним теоретическим придатком, а прочно вошло в мировоззрение учащегося. Основным итогом конференции явился фактический разгром так называемой ленинградской группы,

пытавшейся как-то сохранить систематичность курса, а не разбросанность вопросов эволюционного учения по программе (Всероссийская конференция... 1929).

В 1930–1931 гг. были изданы так называемые комплексно-проектные программы. Ничего нового в преподавание эволюционной теории они не внесли. Комплексный принцип полностью показал свою несостоятельность и был отвергнут.

12 февраля 1932 г. было издано постановление ЦК ВКП(б) об издании стабильных учебников, которые обеспечили бы школе систематические знания по всем предметам, в том числе и естествознанию. Согласно программам 1933 г., весь 9-й класс был посвящен изучению эволюционного учения (с 1939 г. предмет получил название «Основы дарвинизма»). С 1933 по 1939 г. эволюционное учение преподавалось по учебнику М. Беляева (Основы эволюционного учения, 1933), с 1939 г. он перестал применяться, а в 1941 г. его сменило пособие М. И. Мельникова, А. А. Шибанова и А. А. Яхонтова (последний принимал участие в составлении программ еще в 1920-е гг.) (Мельников и др., 1941).

Учебник М. М. Беляева был близок старым программам, которые пытались ввести еще в Петрограде вскоре после революции. Тем не менее это первая программа по эволюционному учению, которую реально проводили в школах в масштабе всей страны. Эволюционному учению наконец-то «повезло». Более 10 лет эта теория никак не могла обрести прочного места в школьном естествознании, то, оказываясь хорошо представленной в программах, которые в реальности не применялись, то распадаясь на множество несвязных маленьких тем в «комплексах». М. М. Беляев дает следующий список тем: «Происхождение живых существ на Земле (с различными объяснениями)», «Объяснение эволюционного процесса», «Возражения против дарвинизма», «Значение дарвинизма», «Связь дарвинизма и обществоведения», «Дополнения к дарвинизму» и, наконец, «Современное положение эволюционного учения».

Исследование поддержано грантом РГНФ № 09-03-00166а.

Литература

- Беляев М. М. Основы эволюционного учения : учеб. для сред. шк. 9-й год обуч. М. : Учпедгиз, 1933. 144 с.
- Богданов А. П. Зоология и зоологическая хрестоматия. М. : Тип. Грачева и К°, 1862–1865. Т. 1. Вып. 1–3. 909 с.
- Всероссийская конференция преподавателей естествознания школ повышенного типа // Естествознание в трудовой школе. 1929. № 2. С. 35–99.
- Герд В. Н. Естествознание в начальной школе // Педагогическая мысль. 1922. № 3–4. С. 29–40.
- Дучинский Ф. Ф. Эволюционное учение в школьном естествознании // Естествознание в трудовой школе. 1928. № 2(4). С. 36–49.
- Исаев В. М. Преподавание эволюционной теории в средней школе // Естествознание в школе. 1924. № 1. С. 22–29.
- Ленинградские педагоги-естественники об основных задачах курса естествознания // Живая природа. 1928. № 5. С. 138–142.
- Львов В. Н. Начальный учебник зоологии. Для средних учебных заведений : в 2 т. М. : Изд-во М. и С. Сабашниковых, 1902. Т. 1. 216 с. ; 1903. Т. 2. 196 с.
- Мельников М. И., Шибанов А. А., Яхонтов А. А. Основы дарвинизма. М. : Учпедгиз, 1941. 320 с.
- Натали В. Ф. В защиту эволюционного учения в школе // Живая природа. 1927. № 3. С. 65–69.
- Новые программы по естествознанию в современной школе // Естествознание в школе. 1918. № 5–6. С. 186–223.

Примерные программы по естествознанию на первой и второй ступени. Пг. : Отд. Подготовки учителей и Ком. Нар. Прос. Союза коммун Сев. обл., 1919. 100 с.

Примерные программы по естествознанию Народного комиссариата по просвещению. М., 1920.

Райков Б. Е. Давно пора // Живая природа. 1926. № 15. С. 449–452.

Райков Б. Е. Естественно-историческое образование в СССР по данным I Всероссийского съезда педагогов-естественников 10–16 августа 1923 г. : в 2 ч. Л. : Начатки знаний, 1924. 367 с.

Райков Б. Е. Итоги I Всероссийского съезда по естественноисторическому образованию в 1923 г. // Естествознание в школе. 1924. № 1. С. 1–21.

Ягдовский К. П. Эволюционное учение и программа трудовой школы // Естествознание в трудовой школе. 1928. № 2(4). С. 67–81.

The Teaching of Evolutionary Theory in Russian Secondary Schools

A. V. Samokish

St. Petersburg Branch of the Institut for
the History of Science and Technology RAS
St. Petersburg, Russia: tomasina84@mail.ru

The history of teaching of Darwinism in secondary school is an important aspect of the Evolutionary theory development in Russia. The main object of this work is making the general vision of teaching of evolutionism in Russian and Soviet secondary schools between the Great Wars. Textbooks, educational and methodical materials, some periodicals and the contemporaries' memoirs were used for this research.

For the first time the evolution theory appears in school natural science very early. But only after the October Revolution (1917) all the obstacles, religious and political, had burst and the question of teaching evolutionism at school was dealt with. Natural science became one of the main school subjects. The first years after the 1917 revolution were the time for rise of teaching natural science methods. This process was especially active in Petrograd-Leningrad where the methodists had worked on the problems of Darwinism in secondary school even at the beginning of the XX century and had a great experience. Their first natural science school program (by prof. V. Shimkevich and others) was published in 1918. In the middle of twenties the new programs (named “complex programs”) were appeared but there wasn't a natural science as a subject. During that time evolutionism existed in school as a general idea which was very convenient for the political situation. When the “stable programs” were put in (1931) the natural science and Darwinism returned to textbooks and secondary school.

Keywords: Darwinism, evolutionism, methods of natural science, B. Raykov, V. Shimkevich, V. Isaev.

ЕВГЕНИКА В РОССИИ И ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕАЛОГИЧЕСКОГО МЕТОДА В ГЕНЕТИКЕ ЧЕЛОВЕКА

Е. В. Пчелов

Российский государственный гуманитарный университет
Москва, Россия: evg-pchelov@yandex.ru

На основе работ отечественных ученых, занимавшихся вопросами евгеники в 1920-х гг., проанализировано формирование и применение генеалогического метода в изучении наследственности человека. Именно в Русском евгеническом обществе, связанном с мировым евгеническим движением, в содружестве естественно-научного и гуманитарного знания сложились принципы генеалогического метода. Разработка правил сбора и представления материала (анкеты, таблицы, системы условных обозначений), схем обследования и описания сделала возможным создание комплексных историй родов и семейств. «Евгенический» этап русской генеалогии связан с деятельностью как биологов и генетиков (Н. К. Кольцов, Ю. А. Филипченко, М. В. Волоцкой и др.), так и генеалогов (Н. П. Чулков, Ю. А. Нелидов, С. В. Любимов и др.).

Ключевые слова: генетика человека, евгеника, генеалогия.

Евгеническое движение в России в 1920-х гг. было представлено большим разнообразием теоретических воззрений и практических научных исследований, функционированием в определенных организационных формах и широким охватом вовлеченных в этот научно-общественный контекст специалистов.

В Москве центром евгенических исследований стал соответствующий отдел Института экспериментальной биологии, созданный весной 1920 г. по инициативе директора института Николая Константиновича Кольцова (1872–1940), и тесно связанное с ним Русское евгеническое общество, первое заседание которого состоялось 19 ноября 1920 г. Во главе общества встал Н. К. Кольцов, 2 декабря 1921 г. избранный официальным представителем общества в Постоянной международной евгенической комиссии (Бунак, 1922, с. 101). Только за первый год своего существования общество объединило свыше 80 членов, и в дальнейшем его состав расширялся (к 1925 г. число членов Общества достигло 150 человек). Оно охватило несколько крупных региональных научных центров. Так, в 1922–1923 гг. было организовано отделение общества в Одессе¹, в 1923–1924 гг. образовано Саратовское евгеническое общество, которое впоследствии стало отделением Русского евгенического общества (Кутанин, 1927), в 1924 г. было создано отделение общества в Ленинграде под руководством Ю. А. Филипченко. Постоянным органом общества стал «Русский евгенический журнал», семь томов (в 25 выпусках) которого увидели свет в 1922–1930 гг. Журнал издавался под редакцией Н. К. Кольцова, а позднее также под редакцией П. И. Люблинского и Ю. А. Филипченко.

В Петрограде организатором евгенических исследований стал Юрий Александрович Филипченко (1882–1930), который 28 апреля 1920 г. даже возглавил Евгенический отдел кольцовского института². Однако несколько месяцев спустя

¹ Архив РАН. Ф. 450. Оп. 4. Д. 48. Л. 1–2 об.

² Архив РАН. Ф. 570. Оп. 1. Д. 1. Л. 29.

было принято решение о самостоятельных действиях обоих ученых в Москве и Ленинграде³, и в феврале 1921 г. Юрий Александрович организовал первоначально небольшое (сначала он один, а затем трое сотрудников) Бюро по евгенике, которое благодаря поддержке А. Е. Ферсмана стало структурным подразделением КЕПС РАН. Бюро издавало свой печатный орган, который первоначально назывался «Известия Бюро по евгенике», с четвертого номера — «Известия Бюро по генетике и евгенике» (так называлось Бюро с 1925 г.), и наконец, с шестого номера — «Известия Бюро по генетике» (еще одна смена названия Бюро произошла в 1927 г.). Всего вышло восемь номеров этого издания (с 1922 по 1930 г.). Отличие «Известий...» от «Русского евгенического журнала» точно обозначил сам Филиппченко: если в московском журнале преобладали «широкие общие статьи», то ленинградский представлял собой скорее «сухой отчет о полученных результатах»⁴. Евгенические работы, впрочем, печатались только в первых трех номерах «Известий...» (в дальнейшем основное направление исследований было существенным образом скорректировано).

Популярность евгенических идей, активность исследований и их значительный размах придали евгеническому направлению в биологии черты выдающегося явления, причем не только научного, но и социально-культурного характера. Евгеника мыслилась благородной эволюционной задачей человечества, призванной объединить для воплощения ее идеалов в жизнь самые широкие социальные слои (большая роль, в частности, отводилась пропаганде евгенических идей). Но в чисто научном плане евгеника мыслилась как область полидисциплинарного синтеза, позволяющая привлечь к исследованиям специалистов самых разных биологических и гуманитарных наук. Во многом такой широкий подход к развитию евгеники в России определялся широтой мышления и огромной эрудицией Н. К. Кольцова, сумевшего объединить вокруг евгенической работы многих выдающихся ученых генетиков, антропологов, медиков самых разных специальностей, юристов и т. д. Среди членов Русского евгенического общества были, например, Д. Н. Анучин, А. И. Абрикосов, В. М. Бехтерев, Г. И. Россоломо, Л. С. Минор, Д. Д. Плетнев, Г. К. Мейстер, большую роль в евгенической деятельности играли антропологи В. В. Бунак, М. В. Волоцкой, Г. В. Соболева, генетики А. С. Серебровский, С. Г. Левит, В. В. Сахаров, психиатр Т. И. Юдин, невропатолог С. Н. Давиденков, специалист по судебной медицине Н. В. Попов, юрист П. И. Люблинский. Причем в каждой из научных областей это были не просто центральные фигуры, а основатели новых направлений, создатели значимых, порой основополагающих работ. Многие молодые, начинающие ученые, впоследствии получившие большую известность, прошли в начале своего научного пути через «горнило» евгеники (Я. Я. Лус, Т. К. Лепин, П. Ф. Рокицкий, О. В. Николаев, А. А. Богомолец и др.). Именно план евгенических исследований, намеченный в 1920-е гг., способствовал формированию в отечественной науке таких дисциплин, как антропогенетика и медицинская генетика, геногеография, дерматоглифика, судебная гематология и др.

Значительную роль в истории русской евгеники сыграли профессионалы в области исторической генеалогии, которая в начале XX в. сложилась в России

³ С 1 декабря 1920 г. отделом руководил выдающийся антрополог В. В. Бунак (1891–1979).

⁴ Архив РАН. Ф. 450. Оп. 3. Д. 153. Л. 6 об.

в качестве самостоятельной и активно развивавшейся гуманитарной дисциплины. Генеалогический метод с самого начала истории евгеники являлся одним из центральных в изучении наследственности человека, а генеалогические метафоры получили в биологии полноценный статус буквально с первых шагов дарвиновской теории эволюции — достаточно вспомнить наброски «генеалогического древа» происхождения видов в рукописях Дарвина и изображения «генеалогического древа» жизни, полноценно введенного в биологию в качестве понятия Э. Геккелем. Основатель евгеники Ф. Гальтон считал генеалогические исследования одним из важнейших методов для изучения наследственности человека, и его работы содержали многочисленные примеры составленных и проанализированных им родословных.

Евгенические организации разных стран активно занимались совершенствованием методики сбора и презентации генеалогического материала, для чего, в частности, были разработаны различные варианты анкет, генеалогических таблиц и системы условных обозначений, подвергавшиеся унификации в международном масштабе. Отечественная евгеника, будучи инкорпорированной в общемировое научное евгеническое сообщество, также не осталась в стороне от этого процесса. Для задач практического сбора сведений о наследственности современников был учтен зарубежный опыт подобного рода, в том числе и в области «классической» генеалогии. Так, в книге Т. И. Юдина «Евгеника. Учение об улучшении природных свойств человека», вышедшей двумя изданиями в 1925 и 1928 г., не только дается подробный обзор истории и современного состояния евгеники в мире и в советской России, но и подробно рассматривается генеалогический метод евгеники с изложением теории генеалогии и практических вопросов оформления родословных на основе таких классических для генеалогии трудов, как работы О. Лоренца и С. Кекуле фон Страдоница.

Русскими еврениками было также создано несколько вариантов евгенической анкеты (Н. К. Кольцов, Ю. А. Филипченко, инструкция по собиранию родословных Медико-генетического института). Анкета Русского евгенического общества содержала весьма подробный перечень вопросов, из ответов на которые выстраивалась «генетическая родословная». Вопросы касались наследственных физических особенностей, психических заболеваний, музыкальных и других способностей. Необходимо было указать национальное происхождение, в частности примесь иноплеменной крови у предков, психопатологические особенности, склонности и особенности «вкуса и характера». Из физических характеристик в анкете присутствовали: форма волос, цвет бороды, цвет радужной оболочки правого глаза, наличие лысины, профиль спинки носа, особенности произношения и т. д. К семейному опросному листу прилагались подробные правила для заполнения анкеты⁵. Евгеническим отделом Института экспериментальной биологии была разработана также анкета по размножаемости ученых и деятелей искусства⁶. В ней, в частности, опрашиваемому необходимо было составить свое родословное древо. Ставилась задача учета как можно большего числа предков и родственников по максимально возможному количеству линий родства. На основе анкет было проведено несколько исследований научной и творческой интеллигенции в Москве, Ленинграде и Одессе.

⁵ Архив РАН. Ф. 450. Оп. 4. Д. 62. Л. 8а–14, 21–27.

⁶ Там же. Л. 19–19 об.

Московское исследование оказалось самым репрезентативным. Было опрошено почти 800 человек. Отбор осуществлялся по принципу регистрации респондентов в ЦЕКУБУ при Совнарком. Результаты анализа анкет были представлены в статье профессора А. В. Горбунова, опубликованной в 1928 г. (Горбунов, 1928). Исследование выявило неутешительное положение работников науки и культуры. Главные причины этого коренились в экономических и социальных явлениях. Скудость заработка (в статье подчеркивается, что умственный труд стал расцениваться во всех отношениях ниже физического), отсутствие нормальных условий для существования и развития семьи обуславливали резкое падение рождаемости и, как результат, вымирание интеллигенции. Исследование в Ленинграде, проведенное силами Бюро Ю. А. Филипченко, касалось также деятелей науки, а кроме того, и членов Академии наук. Причем последняя работа носила и исторический характер, так как анализировался состав Академии за 80 лет — с 1846 по 1924 г. (Лепин, Лус, Филипченко, 1925). В этой объемной статье Ю. А. Филипченко и его коллеги представили результаты комплексного исследования биографических и генеалогических данных о 150 академиках по различным параметрам, включая возраст избрания в Академию, продолжительность жизни, национальный состав, родственное окружение и т. д. Здесь же были приведены и родословные нескольких семей, давших по несколько выдающихся ученых каждая (Струве, Соловьевы, Ляпуновы и др.).

Составление «посемейных таблиц» было одной из основных форм научной работы евгенического отдела кольцовского института. При этом в качестве респондентов выступали и сами члены Русского евгенического общества, которые к тому же предоставляли для исследований необходимые сведения о своих родственниках. Умение составлять родословные входило и в план обучения второго года аспирантуры в институте: «ознакомление с антропометрическими методами и с составлением родословных на небольшой обследовательской теме евгенического характера»⁷. Сотрудниками института проводился сбор материалов по генеалогии выдающихся современников. Так, В. В. Сахаров занимался изучением генеалогии нескольких музыкальных семей (в т. ч. Гедике, Гнесиных и др.). Генетик Г. Г. Фризен (1905–1938) собирал родословные современных ему поэтов. К сожалению, материалы этой работы не были опубликованы, хотя известно, что у Фризена имелись родословные, по крайней мере, полутора десятков известных поэтов, включая В. Я. Брюсова, С. М. Городецкого, С. А. Есенина, В. М. Инбер, А. Е. Крученых, М. А. Светлова и др.

Выработка методики обследования определенных социальных и генеалогических групп и формальных параметров представления родословного материала (генеалогические таблицы, системы условных обозначений) в рамках евгеники оказала большое влияние как на развитие генеалогического метода в антропогенетике, так и на приемы практической генеалогии и оформление данных в генеалогической науке.

Огромный интерес представляют работы отечественных евгеников в области исторической генеалогии, которой занимались не только собственно генеалоги, но и биологи, генетики, антропологи (Н. К. Кольцов, А. С. Серебровский, М. В. Волоцкой, П. Ф. Рокицкий и др.). Масштабный объем исследований и новый научный ракурс, определяемый принципиально новыми задачами, позволяют говорить

⁷ ГАРФ. Ф. А-482. Оп. 28. Д. 61. Л. 18.

о «евгеническом этапе» истории русской генеалогии. Изучение генеалогий и наследственности по «литературным данным», то есть работа в области исторической генеалогии, требовала особых профессиональных навыков, и важно отметить, что биологи-евгеники с очень большой ответственностью относились к этому делу. При проведении генеалогических исследований такого рода, подчеркивал В. В. Бунак, соблюдался «крайне осторожный подход»⁸. Именно поэтому Н. К. Кольцов обратился к профессиональным историкам и генеалогам, которых считал необходимым привлечь к евгеническим работам.

О том значении, которое придавалось исторической генеалогии русскими евгениками, красноречиво свидетельствует тот факт, что открытие Ленинградского отделения Русского евгенического общества 13 мая 1924 г. ознаменовалось докладом литературоведа С. А. Золотарева «Наследственность и творчество». «Доклад устанавливал генеалогическое родство виднейших представителей русской интеллигенции (писателей, ученых, художников и т. д.), выявляющих как бы „сгусток“ умственного творчества, в результате многолетней культуры. Творчество это, по мнению докладчика, продолжается и ныне новой интеллигенцией в мире литераторов — Народных Комиссаров (Луначарский, Троцкий), писателей-рабочих и т. д.» (Волоцкой, 1925, с. 32).

Работой по составлению и сбору «исторических» родословных в рамках Института экспериментальной биологии руководил Н. К. Кольцов, который и сам увлекся генеалогическими изысканиями. Он собрал довольно большое число генеалогий (как в результате собственных исследований, так и от различных корреспондентов) и опубликовал ряд работ в «Русском евгеническом журнале», в том числе статью о родословной Дарвина и Гальтона. Особенно он интересовался родословными талантливых «выходцев из народа», то есть той областью, на которую традиционная генеалогия почти не обращала исследовательского внимания. В своей большой статье «Родословные наших выдвигенцев» Николай Константинович собрал и проанализировал свидетельства о предках М. Горького, Ф. И. Шаляпина, Л. М. Леонова и некоторых других деятелей, показав тем самым генетическое богатство всех российских сословий (Кольцов, 1926). В его архивном фонде сохранилось несколько рукописных родословных, переданных ему различными генеалогами, в том числе родословная Лермонтовых⁹.

Генеалогией стали активно заниматься и другие генетики. Так, в архивном фонде Александра Сергеевича Серебровского сохранилась интересная картотека, составлявшаяся им в начале 1920-х гг.¹⁰ Это довольно большое число небольших карточек, на которых зафиксированы родственные связи различных выдающихся деятелей русской истории и культуры. Некоторые из них объединяли в общие родословные сразу нескольких выдающихся людей, другие касались лишь небольшого круга лиц, иногда это просто заметки о каком-либо единичном родстве или свойстве. Общее количество отмеченных Серебровским исторических персон и фамилий довольно велико, но, к сожалению, весь этот материал так и не был обобщен им. Это были, по сути, первые шаги к созданию единой родословной всей русской культуры XVIII — начала XX в. — задаче, которую попытался также осуществить

⁸ Архив РАН. Ф. 450. Оп. 4. Д. 7. Л. 3 об.

⁹ Архив РАН. Ф. 450. Оп. 4. Д. 26. Л. 48–88.

¹⁰ Архив РАН. Ф. 1595. Оп. 1. Д. 58.

В. С. Золотарев и к решению которой отечественная генеалогия вплотную подошла только сейчас. В «Русском евгеническом журнале» Серебровский опубликовал небольшую статью по родословной Аксаковых.

Для сбора необходимой информации институт направлял генеалогические запросы в архивные учреждения страны. Так, в 1926 г. институт просил Казанское архивное бюро «навести справку об акте рождения Федора Ивановича Шаляпина, о брачном акте его родителей», уточнить год рождения матери певца, ее девичью фамилию и найти акт о ее рождении. Кроме того институт запрашивал, не ли проживают ли родственники Шаляпина в Казани в настоящее время. Подобный запрос был отправлен и в архивное бюро Нижнего Новгорода по поводу родословной Горького¹¹.

Большую генеалогическую работу развернул выдающийся антрополог М. В. Волоцкой (1893–1944). Он собирал материалы по Достоевским, Серовым, Фигнер, Садовским, Скрябиным и другим родам. По предложению Кольцова Волоцкой начал работу над характерологическим анализом личности Ф. М. Достоевского и его рода, которую вел много лет и лишь часть которой ему удалось опубликовать в виде книги. «К 4 мая 1923 г., когда было сделано в заседании Русского Евгенического общества первое, предварительное сообщение об этой работе, был собран более или менее достоверный материал относительно более чем ста родственников писателя, охвативший несколько поколений»¹². Первая часть этой работы под названием «Хроника рода Достоевского. 1506–1933» увидела свет в 1933 г. Подготовительные материалы и рукописи к этому труду, значительная часть которого до сих пор не опубликована, хранятся в фонде Волоцкого в РГАЛИ. Документы раскрывают удивительную многоплановость и фундаментальность исследования Волоцким рода Достоевских. Он не только тщательно изучил письменные источники о генеалогии и истории рода писателя, но и собрал данные у современных ему родственников. В документах фонда есть коллекция портретных изображений потомков рода Достоевских, образцы почерков представителей рода, даже отпечаток рук одной из родственниц Достоевского. Интересовала Волоцкого и генеалогия родственных Достоевским семейств, в том числе Добржанских (к этому роду принадлежал Ф. Г. Добржанский). Волоцкой консультировался с генеалогами Н. П. Чулковым и В. С. Арсеньевым не только по вопросам родословия, но и геральдики¹³. Высоко оценивая труд Волоцкого, С. Н. Давиденков писал автору: «Книга доставила мне истинное удовольствие, и я думаю, что это именно тот тип литературы, который нужен будет для всех наших выдающихся людей. Кстати же я не мог не подивиться той громадной работе, которую Вы сделали, разобрав массу всех этих историко-бытовых данных»¹⁴.

Из генетиков и медиков, занимавшихся изучением истории известных личностей и родов, нужно упомянуть также Т. И. Юдина, собиравшего материалы о Гаршиных, и П. Ф. Рокицкого, изучавшего генеалогию Бакуниных.

Среди историков-генеалогов «старой школы», которые сотрудничали с Русским евгеническим обществом, были Н. П. Чулков (1870–1940), опубликовавший

¹¹ Архив РАН. Ф. 570. Оп. 1. Д. 14. Л. 49 а–49 б.

¹² РГАЛИ. Ф. 117. Оп. 1. Д. 78. Л. 5.

¹³ РГАЛИ. Ф. 117. Оп. 1. Д. 46, 74.

¹⁴ РГАЛИ. Ф. 117. Оп. 1. Д. 54. Л. 1.

в «Русском евгеническом журнале» статьи о генеалогии рода Толстых и декабристов Муравьевых; С. В. Любимов (1872–1935), автор статьи «Предки графа С. Ю. Витте» и неизданной тогда работы по генеалогии Рубинштейнов; Ю. А. Нелидов (1874 — после 1940), которому принадлежат две интереснейшие статьи: «О потомстве барона Петра Павловича Шафирова» и, совместно с Н. К. фон Эссеном, «Предки и потомки академика Карла-Эрнста Бэра»; В. С. Арсеньев (1883–1947), который до своей эмиграции в 1934 г. передал Кольцову родословную Арсеньевых. Выдающийся библиограф И. М. Картавцов (1895–1971) составил для «Русского евгенического журнала» обзор книг и статей по генеалогии, изданных в России в 1918–1927 гг.

Интереснейшие генеалогические исследования осуществил начинающий ученый В. С. Золотарев (1903–1942), который сам происходил из очень талантливой семьи (сын педагога и историка литературы С. А. Золотарева, племянник антрополога и этнографа Д. А. Золотарева и писателя и религиозного философа А. А. Золотарева). Он изучил в общей сложности родословные более 200 деятелей русской истории и культуры XVIII — начала XX в., выявив генеалогические связи, объединявшие всех их как бы в единое генеалогическое «пространство». Оказалось, что всех их связывает или прямое родство, или свойство — таким образом была создана единая генеалогическая панорама русской культуры. «Так можно говорить о том, что генеалогия писателей переплетается с генеалогией их „муз“, как сказали бы классики, что генеалогия автора вскрывает генезис его художественных образов и литературных форм, что генеалогия творцов во многом поясняет генеалогию типов и форм в литературе» (Золотарев, 1925, с. 30). В «Русском евгеническом журнале» В. С. Золотарев опубликовал работы по генеалогическим связям декабристов и родословным нескольких выдающихся деятелей русской культуры. Он построил восходящие генеалогии (по всем линиям) А. С. Пушкина, Л. Н. Толстого, П. Я. Чаадаева, Ю. Ф. Самарина, А. И. Герцена, П. А. Кропоткина и кн. С. Н. Трубецкого, на примере которых изучил возможные наследственные черты тех или иных родов, проявившиеся в их выдающихся потомках.

Генеалогические исследования русских евгеников во многом предвосхитили то, к чему русская генеалогия пришла только в конце XX в. Совершенно или почти полностью новыми для историко-генеалогических изысканий стали следующие аспекты:

1. Создание комплексных историй родов и семей на основе их всестороннего документально-исторического, генеалогического, биологического и антропологического исследования (М. В. Волоцкой).

2. Построение смешанных родословных и выявление всех потомков или предков какого-либо лица (работы В. С. Золотарева, Ю. А. Нелидова и др.). Ярким примером такого рода служит небольшая статья Ю. А. Нелидова о потомках Шафирова, среди которых были братья Виельгорские, С. Ю. Витте, Е. П. Блаватская, братья С. Н. и Е. Н. Трубецкие, кн. П. А. Вяземский, А. Н. Толстой, кн. Ф. Ф. Юсупов и целый ряд других выдающихся фигур.

3. Разработка генеалогии представителей так называемых непривилегированных сословий (Н. К. Кольцов, Г. Г. Фризен).

Труды специалистов в области исторической генеалогии и других гуманитарных наук, привлеченных Н. К. Кольцовым к евгеническим исследованиям, приобрели соответствующий интересам изучения наследственности характер, обогатив

историю русской культуры и науки и литературоведение значительным комплексом новых фактов и построений. Этот плодотворный симбиоз естественных и гуманитарных наук был искусственно прерван на рубеже 1920-х — 1930-х гг., но сыграл решающую роль как в оформлении генеалогического метода в генетике человека, так и в формировании научной генеалогии современного уровня.

Литература

- Бунак В. В.* О деятельности Русского Евгенического Общества за 1921 год // Русский евгенический журнал. Т. 1. Вып. 1. М., 1922. С. 99–101.
- Волоцкой М. В.* Классовые интересы и современная евгеника. М., 1925. 45 с.
- Горбунов А. В.* Размножаемость московской интеллигенции по данным анкеты Русского Евгенического общества // Русский евгенический журнал. Т. 6. Вып. 1. М.; Л., 1928. С. 3–53.
- Золотарев С. А.* Литературные методы и горизонты // Родной язык в школе. Сб. 8. Л., 1925. С. 23–30.
- Кольцов Н. К.* Родословные наших выдвиженцев // Русский евгенический журнал. Т. 4. Вып. 3–4. 1926. С. 103–143.
- Кутанин М. Н.* Отчет о работе Саратовского отделения Русского Евгенического Общества // Русский евгенический журнал. Т. 5. Вып. 2. С. 93–96.
- Лепин Т. К., Лус Я. Я., Филипченко Ю. А.* Действительные члены Академии наук за последние 80 лет (1846–1924) // Известия Бюро по евгенике. № 3. Л., 1925. С. 3–82.

Russian Eugenics and Development of Genealogical Method in Human Genetics

E. V. Pchelov

Russian State University for the Humanities
Moscow, Russia: evg-pchelov@yandex.ru

On the basis of the papers by Russian scientists who had worked in eugenics in 1920-th the development and application of genealogical method for human genetics was analysed. Russian Eugenics Society was connected with World Eugenics movement. Principles of genealogical method were determined namely by Russian Eugenics Society biologists in cooperation with historians. Creating complex stories of genera and families became possible because of development of rules for data collection and presentation (questionnaires, tables, systems of conventional designations), schemes for inspection and description. “Eugenics” stage of Russian genealogy characterized by activity of biologists and geneticists (N. K. Kol'tsov, Y. A. Filipchenko, T. I. Judin, M. V. Volotskoy et al.), and genealogists (N. P. Chulkov, Y. A. Nelidov, S. V. Ljubimov et al).

Keywords: Human genetics, eugenics, genealogy.

СТАНОВЛЕНИЕ ТЕОРЕТИКО-ИГРОВОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Э. Ф. Караваев

Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия; EK1549@ek1549.spb.edu

Статья посвящена рассмотрению исторических и методологических вопросов становления теоретико-игрового моделирования эволюции. Еще в 1930 г., когда Р. Фишер исследовал проблему устойчивости соотношения полов, он использовал, фактически, теоретико-игровые идеи и подошел достаточно близко к понятию эволюционно устойчивой стратегии (ЭСС). Это же можно сказать и о работах других исследователей (например, К. Левонтин, У. Гамильтон). Следует отметить также, что никто из них не мог ознакомиться с некоторыми ценными идеями, сформулированными Джоном Нэшем в 1949 г. в его диссертации, так как они были опубликованы только через 25 лет. В 1973 г. Дж. Прайс и Дж. Мейнард Смит опубликовали статью, которая, как оказалось впоследствии, была настоящим прорывом в новую область. В 1982 г. Мейнард Смит опубликовал книгу «Эволюция и теория игр». В статье далее приводятся типовые примеры игр. Даются также некоторые разъяснения понятия ЭСС.

Ключевые слова: эволюция, популяция, индивид, приспособленность, моделирование, теория игр, эволюционно стабильная стратегия.

Уже в 1930 г. — в начале развития того научного направления, которое сейчас носит название «современный эволюционный синтез» (Колчинский, 2006), — английский ученый Р. А. Фишер, выдающийся математик-статистик¹ и вместе с тем биолог-эволюционист и генетик,² в книге «Генетическая теория естественного отбора» (Fisher, 1930), фактически, использовал теоретико-игровые идеи в построении математической модели естественного отбора. В главе VI «Воспроизводство полов и соотношение полов» Фишером было положено начало работам по исследованию эволюции соотношения полов. Проблема, с которой он столкнулся, состояла в следующем: почему-то соотношение полов является приблизительно равным у таких многих видов, в популяциях которых большинство самцов никогда не спариваются с самками. Эти самцы представляются, на первый взгляд, излишним, не приносящим реальной пользы «грузом», который ложится на остальных индивидов данной популяции. Фишер пришел к заключению, что если измерять приспособленность

¹ Фишер Рональд Эйльмер (1890–1962), в частности, ввел важное понятие «достаточной статистики», построил теорию точечных и интервальных статистических оценок, разработал методику планирования экспериментов и внес существенный вклад в создание теории статистической проверки гипотез (Математический энциклопедический словарь, 1988).

² Эрнст Майр — один из «главных архитекторов» современного эволюционного синтеза (Колчинский, 2006) — уже после достаточно жарких дискуссий писал в своей работе 1970 г.: «Современная позиция по отношению к естественному отбору имеет два корня. Один — математический анализ (Фишер, Холдейн, Сьюэл Райт и др.), убедительно показавший, что даже чрезвычайно малые селективные преимущества в конце концов ведут к накоплению в популяции генов, определяющих эти преимущества» (Майр, 1974, с. 123). Книга Фишера «Генетическая теория естественного отбора» теперь заслуженно считается классической в области эволюционной биологии и неоднократно переиздавалась — в 1958, 1999, 2003 г.

индивида посредством ожидаемого количества «внуков», то есть индивидов третьего поколения, то эта приспособленность зависит от распределения в данной популяции индивидов мужского и женского рода. Если число женских особей больше, то мужские особи обладают более высокой индивидуальной приспособленностью. А если в популяции больше мужских особей, то женские особи обладают более высокой индивидуальной приспособленностью. При таком положении дел, как показал Фишер, эволюционная динамика приводит к тому, что соотношение полов становится зафиксированным на равном количестве мужских и женских особей. Этот факт, состоящий в том, что приспособленность индивида зависит от относительной частоты в популяции мужских и женских особей, вводит в рассмотрение эволюции стратегический, в сугубо теоретико-игровом смысле, элемент.

В самом деле, согласно Фишеру, для видов, выращивающих свое потомство, третичное соотношение полов 1 : 1 является оптимальным и обеспечивает наилучшие условия для его выживания³.

Итак, заслуга Фишера перед биологической наукой состоит в предвосхищении теоретико-игрового моделирования эволюционного процесса. Как показано Мейнардом Смитом (Maynard Smith, 1982, p. 43), Фишер, анализируя процесс воспроизводства полов и их соотношения в соответствии с «гипотезой равных затрат», использовал, по существу, аргументацию, нацеленную на поиски «эволюционно стабильной стратегии» (evolutionary stable strategy), то есть такой, которая, будучи принятой индивидами данной популяции, оказывается в состоянии противостоять другим, конкурирующим стратегиям.

В его малоизвестной статье (Fisher, 1958, p. 291–292) мы обнаруживаем, что и в последующие десятилетия Фишер продолжал размышлять над возможностями применения теории игр к проблемам эволюционной биологии:

«Отношения между видами или же среди всего скопления видов, разделяющих между собой некоторую экологическую область, могут быть безмерно сложными... я предположил, что одним из способов сделать такую чрезмерно сложную систему доступной для осмысления человеческим разумом является аналогия с играми, требующими смекалки, или, выражаясь несколько претенциозно, с теорией игр».

В продолжение Фишер приводит рассказ о том, как он в 1934 г. показал, что одна старинная карточная игра имеет решение, основанное на использовании «рандомизированных стратегий», то есть стратегий, связанных с использованием случайных ходов. В парной игре для обоих игроков только такие стратегии позволяют играть так хорошо, как это только возможно. Дело в том, что игроки научаются предвосхищать обычные реакции оппонента. Рандомизация вводит новую степень

³ Наблюдаемые у многих видов отклонения от этого соотношения Фишер объяснял тем, что равным должно быть не число самцов и самок, а затраты родителей на производство потомства мужского или женского пола до завершения воспитания потомства. Так что чем «дороже обходятся» родителям потомки данного пола, тем их меньше производится. Из этой «гипотезы равных затрат» вытекает, в частности, что в тех случаях, когда потомки разного пола имеют разные размеры, должно наблюдаться нарушение соотношения полов. Однако это не согласуется с опытными данными ряда ученых, относящимися к птицам (вороны, дрозды, ястребы), ко многим видам клещей и насекомых. Наиболее принятой в настоящее время является концепция Джона Мейнарда Смита (Мейнард Смит, 1981), который предположил, что «для родителей, возможно, „выгоднее“ производить потомство пола, более редко встречающегося в данной местности».

неопределенности в ожидания игроков. Подобного рода приемы, считает Фишер, следует ввести в реакции «естественных врагов» в представлении того или иного состояния природы.

Затем он напоминает, что десять лет спустя Дж. фон Нейман и О. Morgenштерн опубликовали фундаментальную работу «Теория игр и экономическое поведение», в которой был сформулирован общий принцип минимакса (Neumann, Morgenstern, 2007), и добавляет: «к которому, на самом деле, фон Нейман еще раньше привлекал внимание в одном из немецких математических журналов» (Fisher, 1958, p. 292)⁴.

Заметим, то, что предложил Фишер, еще не было эволюционной теорией игр. «Игроками» у него были виды, а не индивиды. Такого же рода предположения придерживался и Ричард Левонтин, который рассматривал «популяции, играющие против природы», беря в качестве выигрыша выживание видов и «страхование их шансов» в ситуациях, когда события развиваются по сценариям, включающим в себя наихудшие случаи (Lewontin, 1961). В обоих рассмотренных подходах — и у Фишера, и у Левонтина — все еще отсутствовал один существенный момент: сочетание локальной конкуренции внутри некоторой популяции с тем фактом, что успешность стратегии зависит от частоты ее распространения среди индивидов популяции.

Первым, кто осознанно ориентировался на теорию игр в моделировании внутривидовой конкуренции и оценок приспособленности, зависящей от соотношения частот стратегий, был Уильям Д. Гамильтон. С книгой фон Неймана и Morgenштерна он познакомился, когда, будучи студентом, изучал генетику, а вернулся к ней, когда работал над магистерской диссертацией по демографии в Лондонской школе экономики. Позднее он вспоминал, что именно тогда сообразил, что понятие приспособленности можно рассматривать в качестве «биологического эквивалента „выигрыша“ в теории игр» (Hamilton, 1996). Гамильтон был знаком и с пользующейся заслуженным авторитетом книгой Р. Данкена Льюса и Говарда Райфы, в которой хорошо освещено понятие «равновесия Нэша» и дано подробное рассмотрение «дилеммы заключенного» (Luce, Raiffa, 1957). В концепции Гамильтона необычных соотношений полов (Hamilton, 1967) рассматривается, фактически, и «игра индивида с популяцией» и попарно организованная конкуренция (внутри одного и того же организма-«хозяина» двух других особых организмов — паразитоидов, которые его постепенно поедают). И главное, что отмечено опять-таки Мейнардом Смитом (Maynard Smith, 1982, p. 23, 43), он вплотную подошел к понятию «эволюционно устойчивой стратегии»; правда, она у Гамильтона называется «непревосходимой» (unbeatable).

В 1949 г. в докторской диссертации «Некооперативные игры» в разделе «Мотивация и интерпретация» Джон Нэш писал:

«Теперь мы попытаемся рассмотреть интерпретацию точек равновесия, основанную на понятии соотношения „масса–действие“. В этой интерпретации характер решений не имеет большого значения. Необязательно требуется предполагать, что участники игры обладают полным знанием всей структуры игры или способностью

⁴ Фактически, фон Нейман уже в 1928 г. доказал теорему о минимаксе. Рассматриваемые нами книга Фишера «Генетическая теория естественного отбора» и статья «Полиморфизм и естественный отбор» были написаны им, когда он еще не был знаком с результатами, полученными фон Нейманом. По-видимому, он не был знаком и с работами по теории игр 1920-х гг. Э. Бореля.

тщательно пункт за пунктом разбирать сложные процессы рассуждений. Однако предполагается, что участники аккумулируют информацию, полученную из опыта и касающуюся сопоставления одних с другими преимуществ, предоставляемых различными стратегиями, находящимися в их распоряжении.

Более подробно мы предполагаем, что для каждой позиции в игре имеется некоторая популяция (в смысле статистики) участников. Будем предполагать также, что в «среднее исполнение» игры вовлечено n участников, выбранных случайным образом из популяций, и что существует некоторая стабильная средняя частота, с которой каждая чистая стратегия применяется «средним количеством» участников из определенной популяции». (Nash, 2002, p. 78)

Далее следуют соответствующие технические выкладки, а затем Нэш делает следующее заключение:

«Таким образом, те допущения, которые мы сделали в этой интерпретации, основанной на понятии соотношения „масса–действие“, приводят нас к заключению о том, что смешанные стратегии, репрезентирующие среднее поведение в каждой из популяций, образуют некоторую точку равновесия» (Nash, 2002, p. 79).

Так что можно только присоединиться к сожалению Карла Зигмунда (Sigmund, 2005) о том, что эта часть диссертации Нэша не была в свое время опубликована. А была она опубликована только в середине 1990-х гг. Так что ни Фишер, ни Левонтин, ни Гамильтон не получили должного «импульса» к открытию и формулированию понятия «эволюционно стабильной стратегии», который, как это видно из приведенного отрывка из диссертации Нэша, они могли бы получить.

В 1970 г. несколько чудаковатый ученый американец Джордж Прайс представил в журнал “Nature” статью. В ней предлагалось объяснение того, как животные, используя некоторую стратегию поведения — «отвечать тем же самым образом», могли бы иметь преимущество, с точки зрения отбора во внутривидовых столкновениях. Это позволяло понять, не обращаясь то и дело к идее группового отбора, широкое распространение во взаимоотношениях животных форм поведения, подобных ритуалам. Мейнард Смит быстро понял и оценил достоинства такого подхода. Однако он не мог рекомендовать статью Прайса к опубликованию из-за того, что она была слишком длинной. В процессе доработки появилась их совместная статья «Логика конфликта среди животных» (Maynard Smith, Price, 1973). Три аспекта этой работы оказались новыми и плодотворными. Во-первых, появилось само понятие «эволюционно стабильная стратегия», в котором соединились теория игр и популяционная динамика. Во-вторых, был применен метод моделирования с помощью компьютера. И, в-третьих, возможно, самое главное — теория игр была применена к анализу взаимоотношений между животными или, рассуждая более общим способом, необязательно к игрокам, которые действуют, опираясь на разум. Далее обнаружилось, что понятие «эволюционно стабильная стратегия» является одним из уточнений понятия «равновесие Нэша» и оно отражает динамику возможного вторжения в популяцию индивидов, использующих свою стратегию.

Несомненно, самый значительный вклад в теоретико-игровое моделирование эволюции был сделан в книге Мейнарда Смита «Эволюция и теория игр» (Maynard Smith, 1982). Незадолго до этого прошла достаточно бурная дискуссия, предметом которой были попытки Веро Вини-Эдвардса объяснить наличие некоторых признаков, связанных с адаптацией популяций (неравное соотношение полов, уменьшение интенсивности размножения, увеличение продолжительности жизни поколения и др.),

действием группового отбора. Эрнст Майр резко возражал против того, чтобы рассматривать в качестве единицы отбора не индивида, а популяцию, семью или стадо, что, заметим, соответствовало позиции самого Дарвина (Колчинский, 2006, с. 70). И вот Мейнард Смит ввел понятие «эволюционно стабильной стратегии».

«Ходы», из последовательности которых складывается какая-то игровая стратегия, производятся индивидами по определенным правилам. Опишем некоторые из них. Игра «Ястреб–голубь» описывается посредством такой матрицы:

	Hawk	Dove
Hawk	$\frac{1}{2}(V-C)$ $\frac{1}{2}(V-C)$	V 0
Dove	0 V	$V/2$ $V/2$

Два индивида: «Ястреб (Hawk)» и «Голубь (Dove)» — состязаются в борьбе за ресурс фиксированной величины V . В данном, биологическом, контексте этот ресурс соответствует тому увеличению приспособленности индивида, которое он приобретает, если получает этот ресурс. Каждый индивид следует одной из двух линий поведения:

Ястреб инициирует агрессивное поведение и не прекращает его, пока соперник не отступит. Голубь сразу же отступает, как только его соперник проявляет агрессию.

Из матрицы, описывающей игру, можно видеть, что когда оба ее участника проявляют агрессию, у них обоих приспособленность изменяется на величину $\frac{1}{2}(V-C)$, где C — плата за участие в конфликте. Когда Ястреб встречается с Голубем, он получает весь ресурс, а Голубь не получает ничего. Когда встречаются два Голубя, то они поровну делят ресурс, и каждый увеличивает свою приспособленность на $V/2$.

Второй пример — так называемая «дилемма заключенного»: Солидаризирующийся (**Cooperate**) игрок проявляет доброжелательность в расчете на взаимность (или даже не задумывается об этом), а Порочный (**Defect**) думает только о собственной выгоде. Когда оба участника игры проявляют солидарность, они получают (равное) вознаграждение. Солидаризирующийся при встрече с Порочным проигрывает, а тот получает выигрыш больший, нежели в том случае, если бы и он проявил солидарность. При встрече Порочного с Порочным выигрыш получают оба, и притом одинаковый, но меньше того выигрыша, который получают при встрече друг с другом двое Солидаризирующихся.

	Cooperate	Defect
Cooperate	3 3	0 5
Defect	0 5	1 1

Введем обозначения: σ и μ — стратегии; F_0 — первоначальная приспособленность индивида; $\Delta F(s_1, s_2)$ — изменение в приспособленности индивида, который следует стратегии s_1 вместо s_2 ; p — доля индивидов, следующих стратегии μ . Тогда условия того, что стратегия будет эволюционно стабильной стратегией, определяются так:

$$\begin{aligned} F(\sigma) &= F_0 + (1 - p) \Delta F(\sigma, \sigma) + p \Delta F(\sigma, \mu) \\ F(\mu) &= F_0 + (1 - p) \Delta F(\mu, \sigma) + p \Delta F(\mu, \mu). \end{aligned}$$

Должно иметь место: $F(\sigma) > F(\mu)$. С учетом того, что в начале процесса p — только небольшая доля популяции и что $\mu \neq \sigma$:

$$\Delta F(\sigma, \sigma) > \Delta F(\mu, \sigma) \text{ или } [(\Delta F(\sigma, \sigma) = \Delta F(\mu, \sigma)) \& (\Delta F(\sigma, \mu) > \Delta F(\mu, \sigma))].$$

Из рассмотрения первого примера можно увидеть, что стратегия Голубя не является эволюционно стабильной: мутант, использующий стратегию Ястреба, может внедриться в популяцию. Если величина V больше, чем плата за участие в конфликте C , то стратегия Ястреба является эволюционно устойчивой. А в случае, когда V меньше, чем C , вообще нет эволюционно устойчивой стратегии, если не использовать смешанную стратегию, то есть некоторое сочетание стратегий Ястреба и Голубя.

Из рассмотрения второго примера можно увидеть, что стратегия Солидаризирующегося не является эволюционно устойчивой, а стратегия Порочного является. И опять-таки можно найти смешанную стратегию, которая будет эволюционно устойчивой.

Интерес представляет еще одна стратегия: она состоит в том, что участник игры в первом своем ходе действует как Солидаризирующийся, а далее — так, как вел себя другой участник в предыдущем ходе. Игрока с такой стратегией можно назвать «Равноценно отвечающим» (Tit for tat). Пусть в данной популяции ее часть из p индивидов придерживается стратегии Равноценно отвечающего; соответственно, $1-p$ есть та ее часть, которая придерживается стратегии Порочного. Пусть, далее, общее число ходов равно N . После первого хода Равноценно отвечающий не получает ничего, а Порочный — 5. В последующем и тот и другой будут получать по 1, и после N ходов баланс будет таким: у Равноценно отвечающего всего $1 \times 0 + (N-1) \times 1 = N-1$, т.е. $1-1/N$ т.е. при достаточно большом N почти столько же, сколько у Порочного.

Теперь можно построить матрицу для повторяющейся игры из N ходов:

	Tit for tat	Cooperate	Defect
Tit for tat	3 3	3 3	$1+4/N$ $1-1/N$
Cooperate	3 3	3 3	5 0
Defect	$1-1/N$ $1+4/N$	0 5	1 1

Нетрудно увидеть в правом нижнем углу «встроенную» исходную матрицу для «дилеммы заключенного». Так что пренебрегая членами порядка $1/N$ и ограничиваясь стратегиями Равноценно отвечающего и Порочного, мы получаем матрицу, которая показывает нам, что вполне возможна кооперация индивидов: ведь точно так же, как в исходной матрице доминировала и была эволюционно устойчивой стратегия Порочного, теперь стратегия Равноценно отвечающего доминирует над стратегией Порочного. Таким образом, кооперация может быть рационально подкреплена.

	Tit for tat	Defect
Tit for tat	3 3	1 1
Defect	0 5	1 1

Условие (1) иногда называют «условием *строгого* равновесия Нэша», а (2) — вторым условием Мейнарда–Смита. Фактически, пара этих условий представляет усовершенствование «равновесия Нэша», которое выражается как $F(\sigma) \geq F(\mu)$. И, что особенно важно, так это то, что иногда равновесия Нэша имеют место только при условии взаимной информированности конкурирующих индивидов о своих стратегиях и способности «рационального предвидения». Снятие такого рода ограничений придает понятию эволюционно стабильной стратегии и эволюционной теории игр в целом более общее значение, в частности как инструмента теоретического моделирования, и в науках о живой природе, и в социально-гуманитарных науках.

В заключение можно предположить, что эволюционная теория игр лучше приспособлена к тому, чтобы придать именно ей форму «обобщенной теории игр», которая предназначена для того, чтобы более адекватно отразить особенности социально-гуманитарных явлений, в частности их социально-психологических аспектов, связанных с функционированием норм. Эта теория есть теория правил и комплексов правил, а построение стратегии оказывается аналогом логического вывода (Burns, Roszkowska, 2005). И тогда в построении модели эволюции и ее «дерева» стратегий можно шире использовать достижения современной неклассической логики (Караваев, 2008).

Литература

- Караваев Э. Ф. Средства неклассической логики в формализации процедур планирования деятельности // Вестник СПбГУ. 2008. Сер. 6. Вып. 1. С. 87–94.
- Колчинский Э. И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 152 с.
- Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М. : Мир, 1974. 464 с.
- Математический энциклопедический словарь / гл. ред. Ю. В. Прохоров. М. : Сов. энциклопедия, 1988. 847 с.
- Мейнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. М. : Мир, 1981. 271с.

- Burns T., Roszkowska E. Generalized Game Theory: Assumptions, Principles, and Elaborations // Studies in Logic, Grammar, and Rhetoric Grounded in Social Theory. 2005. Vol. 8. № 21. P. 7–34.
- Fisher R. A. The Genetic Theory of Natural Selection. Oxford : Clarendon Press, 1930. XIV + 280 p.
- Fisher R. A. Polymorphism and natural selection // Journal of Ecology. 1958. Vol. 46. № 2. P. 289–293.
- Hamilton W. D. Extraordinary sex ratios // Science. 1967. Vol. 156. № 3774. P. 477–488.
- Hamilton W. D. Narrow Roads to Gene Land. Vol. 1. Evolution of Social Behaviour. Oxford : Oxford Univ. Press ; N. Y. : Freeman, 1996. 568 p.
- Lewontin R. C. Evolution and the theory of games // Journal of Theoretical Biology. 1961. Vol. 4. № 1. P. 382–403.
- Luce R. D., Raiffa H. Games and Decisions: Introduction and Critical Survey. New York : John Wiley & критический обзор. М. : Изд-во иностр. лит., 1961. 643 с.
- Maynard Smith J. Evolution and the Theory of Games. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1982. VIII, 224 p.
- Maynard Smith J., Price G. A. The logic of animal conflict // Nature. 1973. Vol. 246. № 5427. P. 15–18.
- Nash J. Non-Cooperative Games // The Essential John Nash / ed. by H. W. Kuhn, S. Nasar. Princeton : Princeton Univ. Press, 2002. P. 51–98.
- Neumann J. von, Morgenstern O. Theory of Games and Economic Behavior. Princeton: Princeton Univ. Press, 2007. 648 p. (Рус. пер.: Нейман Дж. фон, Моргенштерн О. Теория игр и экономическое поведение. М. : Наука, 1970. 707 с.)
- Sigmund K. John Maynard Smith and evolutionary game theory // Theoretical Population Biology. 2005. Vol. 68. № 1. P. 7–10.

Formation of the Game-Theoretical Modeling for Evolution

E. F. Karavaev

St. Petersburg State University

St. Petersburg, Russia: EK1549@ek1549.spb.edu

The article is devoted to the historical and methodological problems of formation of the game-theoretical modeling for evolution. As far back as 1930 when R. Fisher investigated the problem of the sex ratio stability he used in fact some game-theoretical ideas and had come near enough to the idea of evolutionarily stable strategy (ESS). It is possible to assess similarly contributions by some other researchers (K. Lewontin, W. Hamilton, for example). Also note that all of them could not acquaint with some valuable ideas which been formulated in the 1949 thesis of John Nash because these were published only 25 years later. In 1973 G. Price and J. Maynard Smith published the paper which found itself in prospect a genuine break-through in the new field. In 1982 Maynard Smith published the book “Evolution and the Theory of Games”. Further, there are typical examples of games in our article. Also some elucidations of the concept ESS are given.

Keywords: evolution, population, individ, fitness, modeling, game theory, evolutionarily stable strategy.

ПОВОРОТ БЕРНХАРДА РЕНША (1900–1990) К СЕЛЕКЦИОНИЗМУ ЧЕРЕЗ ПРИЗМУ ЕГО ФИЛОСОФИИ ПАНПСИХИЗМА

Г. Левит, У. Хоссфельд***

*Университет Королевского колледжа
Галифакс, Канада: george.levit@DAL.CA;
**Йенский Университет им. Фридриха Шиллера
Йена, Германия: uwe.hossfeld@uni-jena.de

К концу 1930-х гг. Бернхард Ренш (1900–1990) оставил ламаркистские взгляды и стал одной из ключевых фигур в немецкоязычной синтетической теории эволюции (СТЭ). Его основные заслуги перед СТЭ заключаются в дарвинизации биологической систематики, критике антидарвинизма в немецкоязычной науке и создании теории макроэволюции, совместимой с дарвиновским градуализмом. С течением времени Ренш превратил свою теорию во всеохватывающую философию, основанную на идеях Теодора Циена — немецкого мыслителя монистского толка. В настоящей статье мы обсуждаем «селекционистский переворот» Ренша и очерчиваем его пре- и постселекционистские взгляды. Мы утверждаем, что философия Ренша стала «убежищем» для концепции направленной эволюции, которую Ренш изгнал из биологической части своей теории.

Ключевые слова: Бернхард Ренш, макроэволюция, философия биологии, идентизм.

Бернхард Ренш (1900–1990) — одна из ключевых и в то же время спорных фигур в международном направлении в эволюционной биологии, которое принято называть синтетической теорией эволюции (СТЭ). С одной стороны, усилиями Эрнста Майра (1904–2005) и профессиональных историков науки (Junker, 2004) Ренш стал признанным «архитектором» немецкоязычного синтетического дарвинизма, с другой — Ренш до создания СТЭ был одним из самых последовательных и влиятельных критиков селекционизма. Кроме того, он создал концепцию панпсихического идентизма — экзотической эволюционной метафизики среди «философий» других соавторов эволюционного синтеза. С точки зрения традиционной историографии, метафизика Ренша представляется необязательным приложением к его эволюционной биологии. Мы покажем, что это не так. Скорее, его селекционистский поворот был отчасти обусловлен логикой его философских исканий. Философия Ренша, по нашему мнению, была убежищем для антропоцентризма и прогрессионизма, характерного для немецкой теоретической биологии конца XIX — начала XX в., но маргинализованного эволюционной мыслью с приходом СТЭ.



Бернхард Ренш (1900–1990)

Ренш в доселекционистский период своего творчества

Ренш обратился к эволюционным проблемам на ранней стадии научной карьеры. Уже в книге 1929 г. «Принцип географических кругов рас и проблема расообразования» („*Das Prinzip der geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*“) мы находим довольно четкую эволюционную теорию (Rensch, 1929), объясняющую происхождение «рас» и видов. По мнению Ренша, низшей систематической категорией является «географическая раса», представляющая собой комплекс свободно скрещивающихся и морфологически неразличимых индивидуумов. Переходы от одной расы к другой носят постепенный характер. Расы общего происхождения образуют «расовый круг» (*Rassenkreis*). Вид определяется как комплекс свободно скрещивающихся и морфологически идентичных (если отвлечься от индивидуальной и географической изменчивости) организмов. Различия между расами и видами — в характере различий между ними и соседними расами/видами. Виды демонстрируют более резкую морфологическую границу.

Исходя из своей ранней систематики, Ренш обсуждал механизмы эволюции. Доминирующим, на его взгляд, был в тот момент селекционизм в комбинации с градуализмом. Альтернативами являлись: 1) гипотеза прямого воздействия окружающей среды на наследственность (жоффруизм); 2) ортогенез; 3) концепции, объясняющие появление новых видов «полиплоидией или гибридизацией»; 4) мутационизм (Г. де Фриз, Р. Гольдшмидт); а также маргинальные учения, исповедующие креационизм, типа теории множественного творения О. Кляйншмидта. Последние Ренш всерьез не воспринимал и поэтому не обсуждал.

Ренш объяснял гетерогенность теоретического ландшафта несколькими причинами (Rensch, 1934). Мутационисты и селекционисты (представленные генетиками) экспериментировали с ограниченным количеством видов (*Oenothera*, *Drosophila*). Неоламаркизм, основными представителями которого в тот период и были жоффруисты, имел слабую экспериментальную базу. Ортогенез он считал недоказуемым, но и неопровержимым. Ни одна теория не опиралась на данные по принципиально различным типам живых существ (разных царств в современной биологии). Поэтому Ренш не видел возможности дать окончательный ответ на проблемы эволюции и, как и многие в то время, придерживался идеи множественности эволюционных механизмов (Rensch, 1929, S. 19–20), хотя и отвергал мутационизм (*ibid*, s. 127), так как на своем материале наблюдал только постепенные переходы одной «расы» в другую. По его мнению, постепенная эволюция окружающей среды и постепенная эволюция живых организмов вполне очевидно были взаимосвязаны. Селекционистское объяснение этого феномена (ненаправленные мутации и отбор) Ренш не отвергал полностью, но не считал, что это основной механизм эволюции (Rensch, 1933, s. 48–49). Основная трудность этой эволюционной модели заключалась в невозможности объяснить направленность эволюции, так как различия между «расами» зачастую «невидимы» для естественного отбора. Кроме того, селекционизм не объяснял начальные стадии видообразования, так как незначительные различия между соседними расами опять же могли быть адаптивно несущественны и могли не подвергаться отбору (Rensch, 1929, S. 125; 1933, 1934). Если же отбор действительно окажется перед лицом существенных признаков, то его действие будет направлено на гомогенизацию популяции (Rensch, 1933, s. 49). Ренш, таким образом, предвосхитил концепцию стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена, но в тот

период не понял, что стабилизирующий отбор не исключает движущей формы отбора (Levit et al., 2006). Так как Ренш считал, что эксперименты В. Йоллоса подтверждают существование мутаций индуцированных окружающей средой, он склонялся к мысли, что концепция естественного отбора может оказаться излишней. Все это позволило Реншу предположить, что «прямое воздействие окружающей среды»¹ на наследственную изменчивость лучше всего объясняет «расообразование», а таким образом, и эволюцию (Rensch, 1929, S. 126). Макроэволюционные тенденции, такие как правило К. Бергманна (увеличение размера тела млекопитающих и птиц в холодных регионах), могут быть объяснены именно воздействием окружающей среды на фенотип, затем на генотип. Ренш считал это главным, но не единственным механизмом эволюции (е. г., Rensch, 1933, S. 35, 72). Естественный отбор, географическая изоляция, принцип корреляции (взаимная корреляция частей организма, описанная А. Н. Северцовым), естественные ортогенетические ряды (ортогенетические серии, обусловленные средой, противопоставлялись Реншем ортогенезу Т. Эймера) также оставались факторами эволюции, играя вспомогательную роль. Подчеркнем, что естественный отбор Ренш в этот период признавал, но отводил ему второстепенную роль среди других факторов эволюции (Rensch, 1936). Уже в этот период он заявлял, что макроэволюция не нуждается в специальных механизмах и может быть объяснена механизмами микроэволюции (Rensch, 1933, s. 78). Свои взгляды Ренш противопоставлял утверждениям Ю. А. Филипченко и Л. С. Берга, которых считал сторонниками взгляда на существование особых механизмов макроэволюции. В то же время Ренш полагал, что эволюция идет по пути прогресса (совершенствования) и поэтому в целом направлена.

Селекционистский переворот Ренша

К концу 1930-х гг. Ренш изменил свои взгляды. В статье «Типы видообразования», написанной в 1938 г. и опубликованной годом позже, Ренш становится на позиции селекционизма (Rensch, 1939). Достаточно взглянуть на оглавление этой работы, чтобы увидеть характер происшедших изменений. После короткого введения Ренш обсуждает «ненаправленное видообразование» (*richtungslose Artbildung*), затем следует детальное обсуждение «направленного видообразования» (*gerichtete Artbildung*) с участием и без участия отбора (главы III и IV). Две главы посвящены целостным изменениям форм в процессе расообразования и видообразования (*ganzheitliche Formumwandlungen bei Rassen- und Artbildung*), а также эволюции на надвидовом уровне. В обеих главах значительное место уделено обсуждению ортогенеза. В целом, центральное место в этой работе занимает вопрос о направленности и необратимости эволюции вкупе с проблемой эволюционного прогресса. Примечательно, что Ренш встраивает в новую селекционистскую парадигму все основные эмпирические обобщения, сделанные им или заимствованные в доселекционистский период (правило К. Бергманна, правило Э. Копа — Ч. Денере и др.), так или иначе связанные с проблемой направленности эволюции.

В этот период Ренш утверждал, что «ненаправленные мутации и естественный отбор могут считаться достаточными предпосылками для эволюции» (Rensch, 1939, p. 219), а ортогенетические серии можно объяснить концепцией ортоселекции,

¹ «Direkte äußere Bewirkung».

предложенной Л. Плате (1862–1937), так как «ортогенетические серии возникают по преимуществу благодаря постоянному отбору индивидуальных вариантов» (Rensch, 1939, S. 219). В другом месте он добавил, что ортоселекция объясняет наиболее очевидные случаи ортогенеза (idid, 1939, S. 214).

Ренш также обращается к проблеме, на которую указывал немецкий палеонтолог-антидарвинист К. Бойрлен (1901–1985). Бойрлен заметил, что в филогенетической истории наблюдаются периоды ускоренного образования новых таксонов. Ренш признает реальность филогенетических взрывов, но считает, что их можно объяснить «обстоятельствами, в которых происходил отбор», например географической изоляцией (Rensch, 1939, S. 215). Иными словами, Ренш отстаивает мнение, что такие макроэволюционные тренды, как ортогенез, взрывообразное появление новых форм и эволюционный прогресс, можно объяснить с селекционистских позиций, совмещая дарвиновский градуализм с признанием реальности макроэволюционных трендов.

Вторая мировая война изолировала Ренша и других немецких биологов от мирового научного сообщества. В октябре 1944 г. он стал ординарным профессором зоологии Карлова университета в Праге. В Праге была написана главная книга Ренша «Новые проблемы эволюционной теории» (Rensch, 1947). В этот период он интенсивно работал над проблемами методологии, философии и теории макроэволюции. Наиболее важные труды будущих соавторов эволюционного синтеза — Т. Хаксли, Э. Майра, И. И. Шмальгаузена, Л. Стеббинса — были Реншу недоступны и учтены только во втором немецком (Rensch, 1954) и английском изданиях (Rensch, 1959). Уже первые наброски плана «Новых проблем», обнаруженные в Архиве Пражской академии (Levit et al., 2008), показывают, что книга была изначально задумана не только как эмпирико-биологическое, но и как философско-методологическое исследование. Как философ Ренш находился под сильным влиянием немецкого психиатра и мыслителя Т. Циена (Theodor Ziehen, 1862–1950) — его имя упоминается в книге чаще, чем имя Дарвина.

Даже поверхностный взгляд на «Новые проблемы» позволяет понять, что Ренш опять бьется над проблемой ортогенеза и циклических процессов в эволюции. Уже на первой странице введения он называет в числе своих оппонентов К. Бойрлена и Г. Осборна (1857–1935), а в союзники выбирает Н. В. Тимофеева-Ресовского, Г. Бауэра, Г. Штуббе, Г. Ф. Добржанского и В. Циммерманна. Ренш по-прежнему оперировал категориями «раса» и «круги рас» и думал, что переходы между расами постепенны, но теперь считал, что географическая, «физиологическая», и «экологическая» изоляции с естественным отбором и ненаправленными мутациями могут объяснить микро- и макро- эволюционные тренды. Нет никаких эмпирических оснований для принятия концепции ортогенеза в любых формах, поскольку эволюция идет «во всех биологически возможных направлениях» (Rensch, 1947, S. 56–65). Подтверждая реальность филогенетически краткосрочных ортогенетических серий, Ренш считал возможным объяснить их ортоселекцией. Ренш, как и в работе 1939 г., указывал на реальность эволюционного прогресса и циклических явлений в филогении, подкрепляя свои взгляды более обширным эмпирическим материалом. В «Новых проблемах» Ренш дорабатывает свои селекционистские взгляды, подводя под них более обширную эмпирическую базу. Подлинно новым в этой книге является только один элемент: Ренш сжато излагает основы эпистемологии, положенной в основу его эволюционного учения.

Метаметодология Ренша

Методологические исследования Ренша включают элементы эпистемологии, философии науки, философии общества. Мы употребляем термин «метаметодология» для описания этой части его творчества, чтобы подчеркнуть, что речь здесь идет о самых общих методологических основаниях его теоретической системы. Философия Ренша не является «довеском» к его биологии, рассуждениями биолога «на досуге», но представляет собой фундамент всей теории. «Научная» и «философская» части этой системы тесно взаимосвязаны и развивались одновременно. К методологическим изысканиям Ренш приступил в 1939 г. и не прекращал их до конца своих дней.

В одной из своих поздних работ, в книге «Проблемы общей детерминированности всего сущего», Ренш представил свою философию как целостное мировоззрение (Rensch, 1988). Он исходит из эпистемологической предпосылки, что основанием мировоззрения может быть только объективность «фактов сознания» и это то, что и должно анализироваться с эволюционной точки зрения (Rensch, 1988, S. 11). Сама способность «делать выводы» является продуктом эволюции, результатом адаптации мыслительного аппарата к закономерностям окружающей среды, и эта адаптированность является предпосылкой корреляции между субъективным и «внешним» мирами. Может показаться, что Ренш пошел по пути «эволюционной эпистемологии», но он разграничивал свое учение и «эволюционную эпистемологию».

В основании философии Ренша лежит тезис об отрицании некаузальных процессов. Иными словами, органический и неорганический миры причинно детерминированы (Rensch, 1988, S. 15–16). Биологический прогресс (совершенствование — *Vervollkommnung* и прогрессивное развитие — *Höherentwicklung*) может быть объяснен ортоселекцией. Несмотря на наличие стохастических процессов (мутаций), эволюция направляется естественными закономерностями, «управляющими, как развитием структур, так и их функций» (Rensch, 1988, S. 23–24). Эволюция нервной системы, обеспечивающая интеллектуальные способности, направлялась естественным отбором и может характеризоваться как процесс, направленный на усложнение как психической, так нейрофизиологической организации. Каким образом можно описать взаимоотношения между этими двумя уровнями?

По словам Ренша, К. Поппер — один из основателей эволюционной эпистемологии — исходил из предположения, что психические и нейрофизиологические феномены представляют две принципиально разные, но взаимодействующие сущности. Ренш отвергает эту позицию как «дуализм» и «интеракционизм». Если психические феномены, такие как воля, могут вызывать сокращения мышечных волокон, то чисто биохимическое объяснение приведет нас к нарушению закона сохранения энергии (Rensch, 1988, S. 34). Другой возможностью было бы предположение, что психические процессы протекают параллельно процессам в материальном мире. Такого рода параллелизм бессилён объяснить, почему физиологически идентичные процессы приводят к различным интеллектуальным следствиям. Для того чтобы преодолеть эти трудности, Ренш исследует эпистемологические основания таких категорий, как «материя» и «материальные процессы». Для каждого человека единственной несомненной реальностью являются его собственные психические феномены, оказывающиеся непосредственным продуктом опыта. Только его анализ позволяет выйти во внешний мир видимого и ощущаемого. Мы знаем, что мир этот

материален. Благодаря физике мы знаем, что материя состоит из атомов, элементарных частиц и волн. В конце нисходящей линии материя оказывается «ультимативным нечем», которое в будущем, возможно, будет описано как взаимодействие различных сил, казуальных цепей и фундаментальных констант.

Ренш апеллирует к редуктивистскому реализму Т. Циена (получил известность как автор психофизиологической эпистемологии, Ziehen, 1898), ставившего вопрос о правомерности самого понятия «материя» как научного термина. Циен находился под влиянием крайне популярной в Германии философии монизма. Под его влиянием находится и Ренш; он также прибегал к термину «принцип монизма» (Rensch, 1971, S. 29). Как и любая форма философского монизма, «принцип монизма» конституирует предельную, онтологически определяемую реальность, которая не может быть мультиплицирована или разложена на составные части и «цементирует» Универсум в индивидуализированное целое. Иными словами, «принцип монизма» содержит в себе элементы холизма. Ренш как раз и искал подобный универсальный принцип. Редукция фактов сознания (ощущений и представлений) к их предельным основаниям, по Реншу, неизбежно приведет к «некому конечному», которое можно называть материей (Rensch, 1988, S. 35).

Эти рассуждения и привели Ренша к философии, которую он называл «психофизиологическим *идентизмом*» (ibid, S. 36). Свои взгляды он впервые изложил в «Новых проблемах» (1947), хотя тогда он употреблял не очень удачный термин «гилопсихизм»: «Мы хотим подчеркнуть, что это мировоззрение является идеалистическим, поскольку непосредственно данное является психическим; не существует оппозиции между субъектом и объектом, материей и душой, и даже абстрактный редукционистский мир естественных наук не следует искать вне сознания» (Rensch, 1947, S. 372). Ренш фактически здесь повторяет тезис Циена: «Данное нам есть психическое в обыденном смысле; так называемые материальные вещи нам не даны, но постигаются» (Ziehen, 1922, S. 2). В «Биофилософии» (Rensch, 1968; англ. перевод 1971) Ренш представил термин «панпсихически-идентическое, или полиномное, мировоззрение», которого впоследствии и придерживался. Там же он описал два базовых «факта» панпсихического идентизма: 1. Единственная абсолютно надежная реальность — это данные опыта, отраженные в ощущениях, образах, волевых актах. 2. Человек не состоит из двух частей — материи и сознания или души и тела — он представляет собой психофизиологическое единство (Rensch, 1971, S. 299).

В 1969 г. Ренш опубликовал в немецком философском журнале “*Philosophia Naturalis*” статью, кратко излагающую основы панпсихического идентизма. Эта статья была впоследствии перепечатана в третьем издании «Новых проблем» в виде приложения (Rensch, 1972, S. 400–418), что опять же свидетельствует о том, что метаметодология («философия») Ренша в структуре его теоретической системы занимала важное место: от первого к третьему изданию Ренш только усилил «философскую часть». В этой работе Ренш описывает пять источников панпсихического идентизма.

Первым источником панпсихизма является психофилогения, утверждающая, что все психические способности развивались постепенно, в течение филогенеза. *Nil de nihilo fit* и новое происходит из уже наличествующих сущностей. Это же справедливо для психических феноменов. Даже протисты реагируют на внешние раздражители подобно организмам, наделенным нервной системой. Но если мы признаем, что психика является продуктом филогенеза, почему мы должны останавливаться

на биологической эволюции, прерывать ретроспективу? Ренш утверждает, что если мы спустимся ниже, то, пройдя периоды геологической и космической эволюции, окажемся в царстве протофеноменов, подлежащих феноменологической природе материального мира. Материя по природе своей «протофеноменальна» (Rensch, 1972, s. 406). Иными словами, протопсихические свойства имманентны материи. Все материальное является в то же время и протопсихическим. Правда, протофеномены предшествуют даже стадиям, предшествующим феноменам, и в этом смысле материя Ренша — это не материя классического материализма (например, марксизма), но это и не «одушевленная материя» гилозоистов.

Вторым источником «панпсихического идентизма» является эмбриология человека, доказывающая, что индивидуальное развитие повторяет филогению и эмбрион становится более «сознательным» в процессе онтогенеза. Оба процесса (филогенез и онтогенез) отражают процесс усложнения материи и протекают по сходным законам, направляющим их. Но что есть материя? Ренш подходит к этому вопросу с эпистемологической и физической точек зрения. С точки зрения физики, материя это «детерминированный законами энергетический комплекс» (1971, S. 263). С точки зрения эпистемологии, материя — это «некая пространственно-временная структура (Gefüge), которую можно описать посредством физического анализа» (Rensch, 1988, p. 410). Однако ни пространство, ни время не являются абсолютными категориями нашего восприятия, сформированного в эволюции: «Это проблема огромного эпистемологического значения: абсолютное пространство не дано непосредственно феноменологически, но идея пространства может быть сконструирована из пространственных компонентов ощущений, принадлежащих различным модальностям»² (Rensch, 1971, S. 259). Философская или научная концепция пространства — это всегда результат абстракции. Поэтому и понятие материи — это всегда результат философской редукции. Редукция означает в данном контексте, что, мысля о физическом объекте, «мы абстрагируемся от собственно свойств самого восприятия и оттенков чувств (Gefühlstöne), но принимаем во внимание интенсивность передачи (Übertragbarkeit) (информации. — Авт.), и до определенной степени, пространственно-временные свойства восприятия» (Rensch, 1972, S. 410). Редукция захватывает определенные части мыслительного аппарата, но не все сознание в целом. Поэтому «редукты» (результаты редукции) представляют собой протопсихические пространственно-временные комплексы, лишенные конкретных свойств (Rensch, 1971, S. 263), которые, тем не менее, указывают на существование того самого «конечного нечего». Описанные выше физический анализ и эпистемологическая редукция являются третьим и четвертым источниками панпсихизма.

Пятым источником является концепция психофизического субстрата. Ренш начинает рассуждение с того, что тело человека состоит из двух типов вещества. Первый тип делает возможным существование сознания (нервные клетки). Второй — составляет остальные части тела. Состоят ли эти типы вещества из специальных молекул? Нет, они состоят из одних и тех же молекул. Нейроны функционируют как неотъемлемая часть организма, так как существует только один тип вещества. Если же мы предположим, что атомы и молекулы обладают протофеноменальной природой, то получим возможность проследить явления сознания

² Ренш считал, что свойства пространства могут быть в опыте различных модальностей, т. е. в виде визуального, тактильного, вестибулярного, кинестетического и т. д.

до уровня закономерностей интеграции компонентов, составляющих всю систему (Rensch, 1972, S. 413).

Так Ренш приходит к выводу, что не существует принципиального барьера между психическими и материальными явлениями. Любое каузальное физиологическое объяснение будет в то же время объяснением психических процессов, и наоборот. Иными словами, психические и физиологические процессы *идентичны*, а потому и философское направление, принимающее эту позицию, следует называть *идентизмом*. По Реншу, идентизм полностью совместим с естественно-научной методологией и эпистемологией (метаметодологией), лежащими в основе естественных наук, поскольку объединяет наивный естественно-научный реализм (материализм) с критическим идеализмом европейской философии (Rensch, 1972, S. 417).

В отношении биологии основной вопрос заключается в том, каким образом идентизм может быть основой эволюционной теории. Если точнее, то вопрос заключается в том, насколько протофеноменальная природа материи влияет на направленность эволюции.

Отвечая на этот вопрос, Ренш, прежде всего, подчеркивает, что никаких особых «сил» (Triebe) в эволюции нет, так же как нет и некоего божественного «плана творения». В эволюции нет места телеологии, она — под контролем естественного отбора. Под давлением естественного отбора организмы становятся многоклеточными, клетки — более специализированными. Выполнение базовых функций интенсифицируется, появляются новые функции и структуры. Увеличение количества нейронов и появление центральной нервной системы — важнейшие из этих процессов, сделавшие возможным формирование инстинктов и рефлексов. Рефлексы и инстинкты, в свою очередь, способствовали усилению независимости организмов от окружающей среды. Такого рода автономия — главный показатель эволюционного прогресса (Rensch, 1988, S. 24). Эволюция, по Реншу, оказывалась одновременно стохастическим и направленным процессом: «Вся органическая эволюция может быть понята как неизбежный и непрерывный процесс» (ibid, 1988, S. 25), включая эволюцию человека. При этом культурная, религиозная и научная эволюции также идут под контролем естественного отбора и носят направленный характер. С появлением человека «конечное нечто» интегрируется до такой степени, что становится возможным познание природой самой себя: протопсихическое становится в полной мере психическим. При похожих физико-химических первоначальных условиях эволюция на других планетах шла бы по пути, сходному с земной эволюцией.

Таким образом, протофеноменальная природа материи и наличие «протопсихического» непосредственно на ход эволюции не влияли, но через законы неорганической и органической эволюции определяли направление развития материального мира.

Заключение

В конце 1930-х гг. Ренш отказался от представления о множественности механизмов эволюции с сильным жоффруистским креном и стал последовательным сторонником селекционизма. Принимая во внимание, что Ренш был не просто неоламаркистом-«попутчиком», каковых было множество в биологии первой трети XX в., но являлся одним из самых последовательных критиков дарвинизма, его внезапный поворот к селекционизму можно считать историко-научной проблемой. На наш взгляд, «селекционистскому перевороту» Ренша способствовал ряд факторов.

Одним из факторов стали успехи в экспериментальном изучении эволюции. В частности, опровержение направленных мутаций Йоллоса, которые занимали видное место в жоффруистской теории Ренша. Заметное влияние на Ренша оказал Н. В. Тимофеев-Ресовский, эксперименты с дрозофилой, которые Ренш проводил в его лаборатории в Берлин-Бухе (Rensch, 1979, s. 76). Другим фактором было общее изменение теоретического климата и постепенное усиление влияния селекционизма в германо- и англоязычных странах, набравшее обороты особенно после публикации «Генетики и происхождения видов» (Dobzhansky, 1937).

Философские исследования Ренша, по нашему мнению, также способствовали его переходу к селекционизму. Центральной концепцией как в доселекционистский, так и в селекционистский периоды его научного творчества был градуализм. Он использовался для объяснения процессов микро- и макроэволюции, включая появление разума. Селекционизм наиболее полно соответствовал «градуалистским идеалам» Ренша и позволял перенести градуализм в сферу развития «психического», в то время как при пристальном рассмотрении жоффруизм оказывается плохо совместим с панпсихизмом и прогрессионизмом Ренша. Организмы, наследственность которых находится под прямым воздействием окружающей среды, должны слепо следовать за изменениями среды и для объяснения их прогрессивного усложнения требуются дополнительные факторы (некие недоказуемые «силы», от которых биологи-эмпирики решительно отказались). Сфера «протопсихического» недоступна для жоффруистских механизмов. Недоступна она и для отбора, но для отбора доступны проявления «психического», причем проявления градуальные. Что еще важнее, отбор, вкупе с концепциями панпсихизма и идентизма, будет неизбежно направлять эволюцию в определенном направлении, а именно в направлении усиления «психического», появления разума.

Таким образом, Б. Ренш, оставаясь в русле СТЭ, смог «объяснить» направленность эволюции, не прибегая к ортогенезу. В этом смысле можно говорить о «вытеснении» идеи направленной эволюции из сферы биологии в сферу философии. Мировоззрение, получавшееся в результате этого «вытеснения», легко укладывалось в общую тенденцию к антропоцентризму и монизму, характерную для «досинтетической» германоязычной биологии. Благодаря «селекционистскому перевороту» Ренш спас эту традицию для постсинтетической биофилософии.

Исследование выполнено при поддержке *Deutsche Forschungsgemeinschaft* (№ Ho 2143/9-1) (Our research on the history of evolutionary biology is supported by the *Deutsche Forschungsgemeinschaft* (№ Ho 2143/9-1)).

Литература

- Dobzhansky Th.* Genetics and the Origin of Species. N. Y. : Columbia University Press, 1937. 321 p.
- Junker Th.* Die zweite Darwinsche Revolution: Geschichte des synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924–1950. Marburg : Basiliken-Presse, 2004. 633 S.
- Levit G. S., Simunek M., Hoßfeld U.* Psychoontogeny and Psychophylogeny: The Selectionist Turn of Bernhard Rensch (1900–1990) through the Prism of Panpsychistic Identism // Theory in Biosciences. 2008. Vol. 127. P. 297–322.
- Levit G. S., Hossfeld U., Olsson L.* From the “Modern Synthesis” to Cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884–1963) and his Research Program for a Synthesis of Evolutionary and

Developmental Biology. // Journal of Experimental Zoology (MOL DEV EVOL). 2006. Vol. 306B. P. 89–106.

Rensch B. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin : Verlag von Gebrüder Borntraeger. 1929. 338 S.

Rensch B. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft, 1933. 665 S.

Rensch B. Umwelt und Artbildung // Unterrichtsblätter für Mathematik und Naturwissenschaften. XL Jahrgang. 1934. S. 151–154.

Rensch B. Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. // Archiv für Naturgeschichte N. F. 1936. Bd. 5. S. 317–363.

Rensch B. Typen der Artbildung // Biological Reviews. 1939. Vol. 14. P. 180–222.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart : G. Fischer Verlag, 1947. VI, 407 S.

Rensch B. Homo Sapiens — Vom Tier zum Halb Gott. Göttingen : Vandenhoeck & Ruprecht, 1959. 189 S.

Rensch B. Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage (Panpsychistischer Identismus). Stuttgart : G. Fischer, 1968. XI, 293 S.

Rensch B. Biophilosophy / trans. by C. A. M. Sym. N. Y. ; L. : Columbia University Press, 1971. XI, 377 p.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Dritte, durch einen Anhang erweiterte Auflage. Stuttgart : F. Enke Verlag, 1972. XI, 468 S.

Rensch B. Lebensweg eines Biologen in einem turbulenten Jahrhundert. Stuttgart ; N. Y. : Gustav Fischer Verlag, 1979. V, 267 S.

Rensch B. Probleme genereller Determiniertheit allen Geschehens. Berlin ; Hamburg : Parey, 1988. 121 S.

Ziehen Th. Psychophysiologische Erkenntnistheorie. Jena, 1898.

The Selectionist Turn of Bernhard Rensch (1900–1990) through the Prism of Panpsychistic Identism

G. Levit, U. Hossfeld***

*University of King's College

Halifax, Canada: george.levit@DAL.CA;

**Ernst-Haeckel-Haus, Friedrich-Schiller-Universität Jena/Jena, Germany:

uwe.hossfeld@uni-jena.de

To the end of the 1930s Bernhard Rensch (1900–1990) turned from the Lamarckism to selectionism and became one of the key figures in the Synthetic Theory of Evolution (STE). Rensch's major services for the STE include the Darwinization of biological systematics, the criticism of various anti-Darwinian movements in the German lands, but, first of all, the establishing of macroevolutionary theory compatible with Darwinian gradualism. In the course of time Rensch developed his version of the STE into an all-embracing metaphysical conception based on Theodor Ziehen's version of monism.

In the present paper we approach the Rensch's "selectionist turn" by outlining his pre-Synthetic and Synthetic views. We argue, that Rensch's philosophy became an asylum for the concept of directed evolution (orthogenesis), which Rensch banned from his sound evolutionary biology.

Keywords: Bernhard Rensch, macroevolution, biophilosophy, identism.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗГЛЯДЫ Б. М. ЗАВАДОВСКОГО

М. В. Касаткин

Государственный Биологический музей им. К. А. Тимирязева
Москва, Россия: kmv@gbmt.ru

Крупный ученый, физиолог и эндокринолог, академик ВАСХНИЛ Борис Михайлович Завадовский (1895–1951) был разносторонним и талантливым человеком, совмещавшим научную работу с преподавательской и популяризаторской деятельностью. Он принимал активное участие в дискуссиях 1920–1930-х гг. по философским аспектам эволюционной теории и генетики, участвовал во многих международных конгрессах, был членом нескольких зарубежных научных обществ. Проводившиеся в созданной им Лаборатории экспериментальной биологии исследования по проблеме наследования приобретенных признаков дали отрицательный результат. На Августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Б. М. Завадовский выступил против невежественных идей Лысенко, в защиту генетики и дарвинизма. После этого он был уволен со всех должностей, а его имя и научные труды несправедливо забыты.

Ключевые слова: Б. М. Завадовский, дарвинизм, неоламаркизм, наследование приобретенных признаков, Августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г.

Борис Михайлович Завадовский (1895–1951), доктор биологических и доктор сельскохозяйственных наук, профессор, академик ВАСХНИЛ, был крупным специалистом в области эндокринологии. Как и его старший брат Михаил Михайлович, тоже академик ВАСХНИЛ, он изучал функции желез внутренней секреции и роль гормонов в организме. Борис Михайлович, помимо своей основной специальности, всегда живо интересовался вопросами эволюции.

Уже во время учебы он получил хорошую теоретическую подготовку. В 1913 г. Борис Завадовский поступил на естественно-историческое отделение Московского университета, где существовала сильная эволюционная школа, и окончил полный курс по специальности «Физиология животных». Он слушал лекции по геологии и палеонтологии у основателя московской геологической школы академика А. П. Павлова, по морфологии и систематике растений — у профессора М. И. Голенкина, по зоологии и сравнительной анатомии — у профессоров Г. А. Кожевникова и А. Н. Северцова, а практикум по сравнительной анатомии позвоночных у него вел приват-доцент И. И. Шмальгаузен¹.

Одновременно он посещал двухлетний практикум в Лаборатории экспериментальной биологии при Московском городском университете им. А. Л. Шанявского, которой руководил профессор Н. К. Кольцов, один из основателей российской генетической школы. Известно, что среди окончивших этот практикум были такие крупные ученые, как С. Н. Скадовский, В. А. Энгельгардт, А. С. Серебровский, В. Ф. Натали, Н. В. Тимофеев-Ресовский и др. Там же он услышал блестящие лекции К. А. Тимирязева и впоследствии всегда считал его своим учителем как в вопросах дарвинизма, так и в деле популяризации научных знаний. С 1915 по 1919 г. Борис Завадовский, продолжая учебу в Московском университете, вел занятия

¹ Экзаменационная книжка № 30. Архив Б. М. Завадовского. ГБМТ. ОФ-10282/12.

по биологии на научно-популярном отделении университета Шаняевского. Однако он не успел получить диплом. Летом 1919 г., во время экспедиционной поездки в Асканию-Нова, он оказался отрезанным от Москвы фронтами Гражданской войны и попал в Одессу. Для сдачи итоговых экзаменов он прослушал еще один семестр в Новороссийском (Одесском) университете, причем выбрал специальность «Общая биология и дарвинизм»². После получения диплома он был принят



Студенческая книжка Бориса Завадовского

ассистентом кафедры физиологии, которую возглавлял один из лучших учеников академика И. П. Павлова профессор Б. П. Бабкин.

Осенью 1920 г. Б. М. Завадовский смог перебраться в Москву, где ему предложили возглавить кафедру биологии в Коммунистическом университете им. Я. М. Свердлова, созданном на базе реорганизованного университета Шаняевского. Этой кафедрой он руководил до закрытия Коммунистического университета в 1935 г. и перепрофилирования его в Высшую школу пропагандистов при ЦК ВКП(б)³.

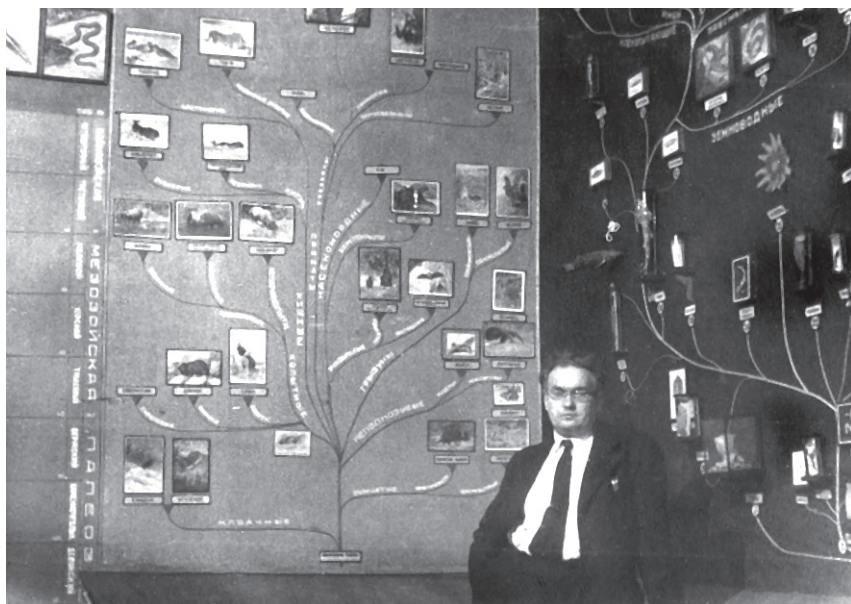
В 1923 г. Б. М. Завадовский прошел трехмесячную стажировку в Петрограде, в лабораториях крупнейших физиологов профессора Н. П. Кравкова и академика И. П. Павлова, где освоил самую современную методику исследований и сложнейшую технику операций на лабораторных животных. Позднее вместе с И. П. Павловым

² Экзаменационная книжка № 329. Архив Б. М. Завадовского. ГБМТ. ОФ-10282/13.

³ Сейчас в здании бывшего университета Шаняевского размещается Российский государственный гуманитарный университет, считающий себя его наследником.

он неоднократно входил в состав советских делегаций на международных конгрессах физиологов.

Одновременно с преподавательской работой он развернул активную научно-исследовательскую и популяризаторскую деятельность. При университете им были организованы Лаборатория экспериментальной биологии и Биологический музей им. К. А. Тимирязева (Завадовский, 1924а). Основой для создания музея послужили учебные коллекции университета Шаньявского и экспонаты «Музея живой природы», созданного при университете в 1914 г. профессором А. Л. Бродским. Биологический музей был задуман Завадовским как музей в первую очередь эволюционный, поэтому первым разделом экспозиции, развернутым уже в 1921–1922 гг., стал раздел доказательств эволюции, а главными экспонатами в нем — филогенетические схемы («эволюционные деревья») растений и животных (Завадовский, 1927). Эволюционную направленность во всех своих экспозициях музей сохраняет до сегодняшнего дня (Касаткин, 2009).



Б. М. Завадовский в экспозиции Биологического музея у «эволюционного дерева». 1930-е гг.

В программу научных исследований созданной им лаборатории, кроме чисто физиологических вопросов, входило также изучение ряда эволюционных проблем. Б. М. Завадовского особенно интересовал малоизученный в то время вопрос о возможности наследования приобретенных признаков (Завадовский, 1924б, 1925а). Среди его сотрудников в 1924–1927 гг. были слушатели Института красной профессуры И. И. Агол и В. Н. Слепков, делавшие тогда первые шаги в научной работе. Позднее они перешли в генетическую лабораторию к А. С. Серебровскому. Помимо генетических исследований они подключились к разработке философских аспектов

дарвиновской теории и активно участвовали в диспутах, проходивших на заседаниях Общества биологов-марксистов во второй половине 1920-х — начале 1930-х гг. В 1937 г. оба они были репрессированы (Гайсинович, 1988, с. 304–305; Дубинин, 1992, с. 33–34). Лаборатория экспериментальной биологии с 1931 г. вошла в состав Всесоюзного института животноводства в качестве лаборатории эндокринологии ВИЖ, но в 1937 г. была закрыта.

В бурных дискуссиях между неodarвинистами и неоламаркистами, проходивших в 1920-х гг., участвовал и Б. М. Завадовский. При этом он не входил в состав ни одной из противоборствующих группировок и занимал совершенно особую позицию «борьбы на два фронта». С одной стороны, он выступал против механоламаркизма, психоламаркизма, витализма и телеологических представлений, но с другой, признавая бесспорные достижения генетики, не мог согласиться с абсолютизацией недостаточно проверенных генетических теорий и некритическим подходом к интерпретации полученных результатов. В частности, он был не согласен с взглядами Г. де Фриза, У. Бэтсона и других «формальных» генетиков на механизмы видообразования, которые отрицали основные положения дарвиновской теории естественного отбора. Сущность имеющихся разногласий и свою позицию он подробно изложил в ряде публикаций (Завадовский, 1926а, б). Б. М. Завадовский писал: «В числе вопросов, которые являются наиболее актуальными и требующими дискуссии ...первый и основной вопрос — это старый и давний спор о неodarвинизме и ламаркизме, куда вклинивается и проблема наследования приобретенных признаков, и целый ряд выходов из него в область евгеники и других приложений выводов биологии к практике социальной жизни. Вторым вопросом, вызывающим много недоразумений, является оценка принципа естественного отбора, определение границ и пределов его влияния. С ним тесно связана третья проблема — случайности и закономерности в природе. Четвертым источником взаимного непонимания является отношение к так называемой „революционной“ теории мутаций Де-Фриза и, наконец, в-пятых — проблема скачков в природе и перехода количества в качество» (Завадовский, 1926б, с. 17–18).

Борис Михайлович был ярким оратором и страстным полемистом, однако считал необходимым дать возможность высказаться своим оппонентам, даже если их представления существенно отличались от его взглядов. Эту позицию и свои разногласия с авторами по многим вопросам Завадовский выразил в предисловии к книге неоламаркистов Е. С. Смирнова, Ю. М. Вермеля и Б. С. Кузина «Очерки по теории эволюции» (1924). Несмотря на критическое отношение он, тем не менее, рекомендовал книгу читателям для ознакомления с альтернативной точкой зрения.

Б. М. Завадовский считал себя сторонником классического дарвинизма. В его понимании это означало, что в представлениях Дарвина о природе изменчивости присутствовали некоторые идеи, высказанные еще Ж. Б. Ламарком. Поэтому в первой половине 1920-х гг. в его взглядах, несмотря на заявляемую позицию, было много элементов ламаркизма, от которых он позднее отказался. В некоторых действительно сложных вопросах он хотел разобраться сам, в частности экспериментально подтвердить или опровергнуть возможность наследования приобретенных признаков. Поэтому он не был столь категоричен, как другие участники дискуссий. В работе «Дарвинизм и марксизм» (1926б) он писал: «Считаю необходимым разъяснить, что всякое словесное выражение мыслей неизбежно схематизирует вопрос. Так же нужно понимать первоначальное противопоставление дарвинизма и ламаркизма. Ведь

конечная идея, преследуемая мною, состоит именно в том, что принципы ламаркизма и дарвинизма вполне допускают свой синтез в единую цельную теорию внешних и внутренних факторов эволюции, и что это синтез уже был найден Дарвином и Тимирязевым. С этой стороны совершенно верно, что в понятие дарвинизма в изложении самого Дарвина включается и понятие внешней среды».

За стремление найти рациональное зерно в позициях спорящих сторон и в чем-то их сблизить его нередко обвиняли в примиренческой позиции и эклектизме (Гайсинович, 1988, с. 298–301; Фролов, 1988, с. 78; Колчинский, 1999, с. 96, 101–103), а за попытки вернуть дискуссию из идеологической плоскости в научную он неоднократно подвергался резкому осуждению за аполитичность (Сойфер, 1993, с. 246).

Проводившиеся сотрудниками его лаборатории опыты на аксолотлях показали большую устойчивость эндокринной системы к влиянию внешних факторов. В итоге это позволило прийти к выводу, что прижизненные изменения не наследуются (Завадовский, 1925б; Гайсинович, 1988), но в то же время результаты воздействия природных условий на эндокринную систему в течение многих поколений еще совершенно не изучены (Завадовский, 1925б).

Летом 1931 г. Б. М. Завадовский был включен в состав советской делегации на II Международном конгрессе по истории науки и техники в Лондоне⁴, где выступил с докладом «Физическое и биологическое в процессе органической эволюции» (Zavadovsky, 1931). В своем докладе он дал анализ проблем, которые необходимо решить в биологии на современном этапе ее развития и изложил свое видение эволюции с учетом собственных исследований. Этот доклад, по мнению историка науки Дж. Нидхэма (Nidham, 1971), произвел глубокое впечатление и оказал определенное влияние на развитие европейских научных исследований в области теоретической биологии в 1930-е гг.

19 марта 1932 г. на объединенном заседании АН СССР, Ком. академии и ВАСХНИЛ, посвященном 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина, Завадовский сделал доклад «Дарвин и эволюционная теория» (1932), носивший не столько научный, сколько методологический характер. В нем он дал оценку взглядам Дарвина с позиций материализма XX в. и вновь указал на методологические ошибки в интерпретациях механизмов эволюции как у неоламаркистов, так и у неodarвинистов.

В 1932 г. за исследования в области физиологии и эндокринологии он был избран членом Академии естественных наук «Леопольдина» в г. Галле (Германия), в 1935 г. стал членом Национального географического общества США, а в 1940 г. — членом Лондонского зоологического общества. С 1935 г. Б. М. Завадовский — академик ВАСХНИЛ.

После закрытия Коммунистического университета им. Я. М. Свердлова Б. М. Завадовский с 1938 по 1941 г. вел курс дарвинизма в Институте истории, философии и литературы (закрыт в декабре 1941 г.). С началом Великой Отечественной войны он вместе с одним из отделений ВАСХНИЛ был эвакуирован в г. Омск, а после возвращения из эвакуации в Москву с октября 1943 по август 1948 г. возглавлял кафедру дарвинизма в Московском педагогическом институте им. В. П. Потемкина. Одновременно он все эти годы (с 1920 по 1948 г.) был директором Государственного Биологического музея им. К. А. Тимирязева.

⁴ В составе делегации было восемь человек, в том числе Н. И. Бухарин, А. Ф. Иоффе, Н. И. Вавилов, Б. М. Гессен, Б. М. Завадовский.



Б. М. Завадовский с сотрудниками. 1930-е гг.

На сессии ВАСХНИЛ в декабре 1936 г. Б. М. Завадовский был одним из немногих биологов, поддержавших Т. Д. Лысенко, поскольку считал, что его «теория стадийного развития» и прикладные работы по агробиологии представляют определенный интерес и это направление исследований наряду с другими также необходимо развивать. На совещании по генетике и селекции в октябре 1939 г. он все еще поддерживал Лысенко, хотя уже с некоторыми оговорками (Фролов, 1988, с. 88). Когда же Лысенко под лозунгом «творческого дарвинизма» начал насаждать примитивный ламаркизм, проявив полное невежество в фундаментальных основах биологии, Борис Михайлович резко выступил против него. В 1944–1945 гг. он направил в ряд журналов статьи с критикой Лысенко, но они так и не появились в печати. Названия неопубликованных статей Завадовского очень показательны: «„О наследственности и ее изменчивости“ и других ошибках Т. Д. Лысенко» (1944) — направлялась сначала в журнал «Под знаменем марксизма», затем в «Журнал общей биологии»; «Дарвинизм и внутривидовая конкуренция» (разбор работ Т. Д. Лысенко, 1946) — направлялась в «Журнал общей биологии», затем в журнал «Большевик»; «К вопросу о состоянии дарвинизма в СССР» — рукопись для журнала «Вопросы философии» (январь 1948); и, наконец, неопубликованная рукопись статьи «Новейшая фаза „творческого дарвинизма“ как ревизия основ дарвинизма и марксизма» (1948)⁵.

Завадовский был категорически не согласен с административным навязыванием отвергнутых наукой представлений об отсутствии внутривидовой конкуренции, наследовании приобретенных признаков и порождении одного вида другим. В одной из публикаций он писал: «Еще недавно многие полагали, что любое из-

⁵ Архив Б. М. Завадовского. ГБМТ. Рукописи.

менение, которое претерпевает организм животного или растения под влиянием внешней среды — температуры, света, изменения влажности или даже в результате каких-либо ранений, увечий и т. д., неизбежно передается по наследству потомству. Современная наука достаточно убедительно показала несостоятельность подобных воззрений» (Завадовский, 1948).

В начале 1947 г. Б. М. Завадовский обратился с письмом к секретарю ЦК ВКП(б) А. А. Жданову, в котором пытался добиться публикации своих критических статей и возражал против зажима критики, но безрезультатно (Из истории... 1991; Есаков, 1994). В декабре 1947 г. он принял участие в дискуссии на страницах «Литературной газеты», где выступил с критической статьей в адрес Лысенко⁶. В ней он изложил свое собственное мнение, отличное от позиции, высказанной в статье профессоров Московского университета И. И. Шмальгаузена, А. Н. Формозова, Д. А. Сабина и декана биофака С. Д. Юдинцева. За это выступление он вместе с ними был окончательно зачислен в категорию «вейсманистов-морганистов», хотя некоторые генетики ошибочно восприняли его позицию как примиренческую.



Б. М. Завадовский в рабочем кабинете. 1947 г.

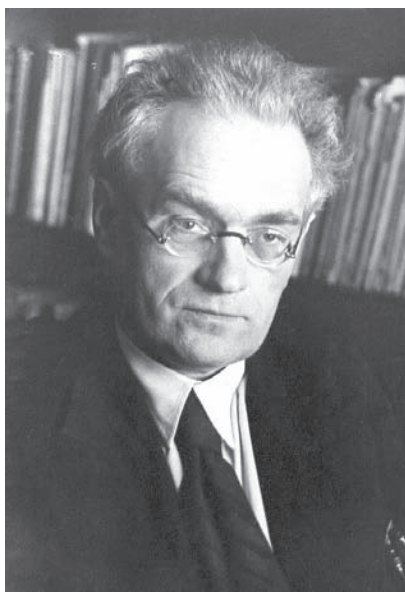
В феврале 1948 г. на конференции по дарвинизму на биофаке МГУ он выступил с резкой речью, прямо заявив, что взгляды Т. Д. Лысенко находятся в коренном противоречии с принципами Ч. Дарвина, К. А. Тимирязева, И. В. Мичурина и представляют собой ревизию основных положений дарвиновского учения (Дубинин, 1992, с. 172).

Об Августовской сессии ВАСХНИЛ академик Б. М. Завадовский узнал за два дня до ее начала, находясь на лечении в Кисловодске, и немедленно вылетел

⁶ Завадовский Б. М. Под флагом «новаторства» // Литературная газета. 1947. 10 дек. (№ 62).

самолетом в Москву. Он оказался одним из немногих ее участников, открыто выступивших против лысенковщины (Сойфер, 1993, с. 406). В своем выступлении он указал на полную биологическую безграмотность самого Лысенко и его сторонников, выразил несогласие с администрированием в науке и зажимом инакомыслящих, попытался защитить одного из крупнейших отечественных эволюционистов академика И. И. Шмальгаузена от нападков и шельмования (О положении... 1948, с. 281–302)⁷. Несомненно, это был поступок, требовавший большого гражданского мужества. Более того, если некоторые из выступавших против Лысенко, узнав о поддержке его Сталиным, в последний день сессии публично покаялись и признали свои так называемые «ошибки», то Завадовский все же этого не сделал.

Последствия этой сессии общеизвестны. Сразу после нее были закрыты все генетические научно-исследовательские институты и лаборатории, запрещено преподавание генетики в вузах, начались массовые увольнения преподавателей и научных работников. 26 августа 1948 г. Б. М. Завадовский был уволен с должности заведующего кафедрой дарвинизма в Педагогическом институте с формулировкой: «...как не обеспечивший в своей научной и педагогической деятельности проведение мичуринского направления», а 1 сентября снят с поста директора Биологического музея им. К. А. Тимирязева «...как не обеспечивший пропаганду мичуринской биологии и распространявший менделизм-морганизм»⁸.



Академик Б. М. Завадовский.
1950 г.

В те дни газета «Правда» писала: «Передовые ученые-мичуринцы борются против раболепия и низкопоклонничества перед реакционными буржуазными биологами, что имеет, к сожалению, место среди части советских биологов (И. И. Шмальгаузен, Б. М. Завадовский, А. Р. Жебрак, Н. П. Дубинин и др.). Представители реакционно-идеалистической, вейсманистско-моргановской „школы“ оторвались от жизненных интересов советского народа, не только оказались в стороне от его борьбы за планомерное изменение природы на пользу социалистическому обществу, но и встали на недостойный советского ученого путь борьбы с передовым, мичуринским учением»⁹.

Пережитое нервное напряжение привело к резкому ухудшению здоровья. Вскоре после сессии Б. М. Завадовский перенес инсульт, через год — еще один. Однако он не мог смириться с вынужденным бездействием, поэтому неоднократно обращался с письмами в правительство на имя Г. М. Маленкова, В. М. Молотова и даже

⁷ По свидетельству самого Завадовского, из его выступления при публикации были убраны наиболее резкие оценки деятельности Лысенко.

⁸ Трудовая книжка. Архив Б. М. Завадовского. ГБМТ. ОФ-10282/3.

⁹ Из передовой статьи газеты «Правда» от 12 августа 1948 г.

лично И. В. Сталина с просьбами дать ему любую возможность продолжить научные исследования. Наконец, спустя два года, после долгих согласований, его приняли врио (временно исполняющим обязанности) заведующего лабораторией эндокринологии в Институт акушерства и гинекологии Минздрава РСФСР. Однако его здоровье было серьезно подорвано и проработал он недолго. 31 марта 1951 г. он скончался в Боткинской больнице и был похоронен на Ваганьковском кладбище в Москве.

Судьба Бориса Михайловича Завадовского оказалась такой же драматичной, как и судьбы многих других биологов того времени. Книги Б. М. Завадовского, уже сданные в печать, так и остались неопубликованными. Возглавлявшаяся им эндокринологическая лаборатория ВИЖ была закрыта. Созданная им научная школа фактически распалась, поскольку некоторые из его бывших сотрудников и учеников были репрессированы, а другие после Августовской сессии уволены и лишены возможности заниматься научной деятельностью. К тому же занимаемая Б. М. Завадовским в дискуссиях 1920-х — 1930-х гг. особая позиция, стремление самому докопаться до сути и найти рациональное зерно в позициях спорящих привели к тому, что в пылу баталий его не приняли обе враждующие стороны. Лысенковцы рассчитались с ним за критику в печати и смелое выступление на Августовской сессии ВАСХНИЛ увольнением со всех постов, отказом печатать его труды, полным забвением его научных заслуг, а генетики так и не смогли простить ему поддержку, оказанную Т. Д. Лысенко в конце 1930-х гг. В глазах научной общественности он остался полностью не реабилитированным, хотя, как настоящий ученый, до конца отстаивал свои убеждения и активно боролся против невежества и обскурантизма, против засилья лысенковщины в биологии. Его эволюционные взгляды и глубокое понимание всей сложности и неоднозначности многих природных явлений, влияющих на ход эволюции, позволяют сделать вывод, что творческий потенциал Б. М. Завадовского был реализован далеко не полностью, он мог бы еще многое сделать для развития не только физиологии, но и эволюционной биологии.

Литература

- Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. М. : Наука, 1988. 424 с.
- Дубинин Н. П. История и трагедия советской генетики. М. : Наука, 1992. 384 с.
- Есаков В. Д. Новое о сессии ВАСХНИЛ 1948 года // Репрессированная наука. Вып. 2. СПб. : Наука, 1994. С. 57–75.
- Завадовский Б. М. О работах биологической лаборатории и музея Свердловского университета. М. : Изд-во Ком. ун-та им. Я. М. Свердлова, 1924а. 46 с.
- Завадовский Б. М. К вопросу о наследовании приобретенных свойств // Искра. 1924б. № 3. С. 6–8.
- Завадовский Б. М. Дарвинизм и ламаркизм и проблема наследования приобретенных признаков. Доклад в Коммунистической академии // Под знаменем марксизма. 1925а. № 10–11. С. 79–114.
- Завадовский Б. М. Внутренняя секреция и эволюция // Красная Новь. 1925б. № 9. С. 188–205.
- Завадовский Б. М. Дарвинизм и ламаркизм. М. ; Л. : Госиздат, 1926а. 64 с.
- Завадовский Б. М. Дарвинизм и марксизм. М. ; Л. : Госиздат, 1926б. 112 с.
- Завадовский Б. М. (ред.) Основные задачи и принципы организации Биологического музея им. К. А. Тимирязева. (Опыт организации биологических музеев и уголков живой природы). М. : Изд-во Ком. ун-та им. Я. М. Свердлова, 1927. 262 с.

- Завадовский Б. М.* Дарвин и эволюционная теория // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм. М. : Партиздат, 1932. С. 73–101.
- Завадовский Б. М.* Реальность и фантастика в повести «Остров Таусена». Послесловие // А. Р. Палей. Остров Таусена. М. : Детгиз, 1948б.
- Из истории борьбы с лысенковщиной* / публ. В. Есакова, С. Ивановой, Е. Левиной // Известия ЦК КПСС. 1991. № 4. С. 125–141.
- Касаткин М. В.* Отражение теории эволюции в экспозиции, фондовых коллекциях и просветительной работе Государственного биологического музея: исторический и современный аспекты // Сб. науч. тр. Гос. биол. музея им. К. А. Тимирязева. Вып. IV. М., 2009 (в печати).
- Колчинский Э. И.* В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-х — начале 30-х гг.). СПб. : Изд-во «Дмитрий Буланин», 1999. 273 с.
- О положении в биологической науке* : стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ. 31 июля — 7 августа 1948 г. М. : ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. 536 с.
- Смирнов Е. С., Вермель Ю. М., Кузин Б. С.* Очерки по теории эволюции. М. : Красная Новь, 1924. 202 с. (Предисл. Б. М. Завадовского. С. 5–13).
- Сойфер В. Н.* Власть и наука. История разгрома генетики в СССР. М. : Лазурь, 1993. 706 с.
- Фролов И. Т.* Философия и история генетики. Поиски и дискуссии. М. : Наука, 1988. 416 с.
- Zavadovsky B.* The “physical” and “biological” in the process of organic evolution // “Science at the cross roads” : Papers read to the Second International Congress of the History of Science and Technology. L., 1931. 12 p.
- Nidham J.* Preface // Science at the Crossroads / ed. by P. G. Werskey. L., 1971. P. VIII.

Evolutionary Sights of B. M. Zavadovsky

M. V. Kasatkin

K. A. Timiryazev State Museum of Biology
Moscow, Russia: kmv@gbmt.ru

Large scientist, the physiologist and endocrinologist, the academician of the Academy of agricultural sciences Boris M. Zavadovsky (1895–1951) was the versatile and talented person. It combined scientific work with teaching activity and popularization of a science. It accepted active participation in discussions 1920–30 years on philosophical aspects of the evolutionary theory and genetics, participated in many international congresses, was a member of several foreign scientific organizations. The researches spent Laboratory of experimental biology created by it on a problem of inheritance of the got attributes have given negative result. At session of Academy of agricultural sciences in August 1948 B. Zavadovsky has opposed abysmal ignorant ideas Lysenko, in protection of genetics and darvinism. After that it has been dismissed from all posts, its name and proceedings are unfairly forgotten.

Keywords: B. M. Zavadovsky, Darwinism, Neo-Lamarckism, inheritance of the acquired attributes, session of Academy of agricultural sciences in August 1948.

ФИЛОСОФСКИЕ, МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ И КУЛЬТУРОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИОНИЗМА

«ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ» КАК ОБЪЯСНЯЮЩАЯ ТЕОРИЯ

Б. Г. Юдин

Институт философии РАН
Москва, Россия; byudin@yandex.ru

Научное объяснение описывается как структура, включающая три функциональных составляющих и направленная на то, чтобы обеспечить понимание того или иного концептуального построения. «Происхождение видов» Дарвина представлено как характерный пример построения такого рода объяснений с использованием тех ресурсов, которые заимствуются из арсенала культуры.

Ключевые слова: объяснение, понимание, модель действия, модель воображения, естественный и искусственный отбор.

Работая над «Происхождением видов», Ч. Дарвин вполне отчетливо представлял, что та принципиально новая система взглядов, которую он развивал, неизбежно будет встречена с сопротивлением. Поэтому особой задачей для него было обоснование того, что предлагаемая им концепция является, по крайней мере, *приемлемой* с точки зрения действующих идеалов, норм и критериев научности и не противоречит им. Вместе с тем Дарвину приходилось уделять специальное внимание не только (в полном соответствии с традициями английского эмпиризма) подробному изложению и рассмотрению множества подтверждающих наблюдений, но и преодолению некоторых из сложившихся стереотипов биологического мышления.

Интересно посмотреть, как Дарвин решал задачи, связанные не только с получением, но и с обоснованием нового знания. Ему необходимо было предложить такие *объяснения* различных биологических феноменов с тем, чтобы сделать эти феномены доступными для *понимания*. Речь пойдет о том, с помощью каких средств Дарвину удалось обеспечить объяснительный потенциал своей концепции.

В своей работе Дарвин постоянно противопоставляет предлагаемые им объяснения явлений наследственной изменчивости принятым в то время объяснениям через отдельные творческие акты. «Обширные ряды фактов, — пишет он, — необъяснимых с иной точки зрения, объясняются теорией изменения посредством естественного отбора» (Дарвин, 1939, с. 403). Это особенно характерно для главы, посвященной рассмотрению возражений против естественного отбора. Он признает, что некоторые из предлагаемых им объяснений не вполне убедительны, но всякий раз подчеркивает, что они более приемлемы, чем объяснения через внезапные скачки или через творческие акты.

Дарвин предвидел, что со временем его взгляды «на происхождение видов сделаются общепринятыми» (Дарвин, 1939, с. 663). Однако он вполне осознавал, что мышлению его современников будет трудно освоиться с этой теорией. Он писал,

например, что «затруднение, возникающее при мысли о происхождении сложно построенного и совершенного глаза путем естественного отбора, является непреодолимым для нашего воображения» (Дарвин, 1939, с. 402). «Необходимо, чтобы наш разум руководил воображением, впрочем, я сам слишком живо испытывал это затруднение, чтобы удивляться тому, что и другие могут колебаться при мысли о применении принципа естественного отбора в таких широких размерах» (Дарвин, 1939, с. 404).

Попытаемся представить объяснение как своего рода коммуникацию. Заметим в этой связи, что процедура объяснения всегда и с необходимостью строится целенаправленно, причем целенаправленность задается именно тем, что объяснение должно *обеспечивать понимание*.

При этом понимание никоим образом не сводится к усвоению одних лишь логических связей между понятиями и соответствующим формальным аппаратом. Согласно предлагаемой нами трактовке, можно говорить о трехмерной структуре понимания, а следовательно, и объяснения. Ее составляющие таковы: 1) рациональная составляющая, которая включает логико-математический аппарат; 2) операциональная составляющая; 3) модельная, или образная, составляющая (подр. об этом см.: Юдин, 1986, с. 132–140).

Смысл составляющей (1) таков: для понимания какого-либо фрагмента научного знания необходимо, прежде всего, усвоить исходные положения соответствующей теоретической конструкции, а затем дедуцировать из них остальные положения этой конструкции. Дело, однако, в том, что для проведения такой дедукции не существует однозначных алгоритмов, а потому обычно существует практически неограниченный спектр возможных направлений логического движения, и для ориентации в этом спектре необходимы какие-то дополнительные средства.

Сошлемся в качестве примера на ситуацию, характерную для таксономии. Для того чтобы можно было работать с той или иной таксономической системой, недостаточно знать ее формальную структуру. Помимо этого, необходимо иметь еще какие-то представления о релевантности тех или иных признаков классифицируемых объектов. Сама же формальная структура не содержит в себе предписаний по этому поводу.

В качестве составляющей (2) может выступать, к примеру, что-нибудь подобное описанию устройства и принципа действия экспериментальной установки и правил работы с ней; сюда же следует отнести и нормы оперирования с понятиями, те связи и переходы между ними, которые формируются в процессе работы с данным исследователю конкретным содержанием. Этот аспект научного знания рассмотрен В. С. Степиным, который, в частности, отмечает: «На эту сторону теоретических схем часто не обращается внимание, потому что в большинстве случаев сама форма теоретической модели как бы маскирует ее „операциональную природу“. Однако если провести соответствующий анализ, эта природа сразу предстает в отчетливой форме» (Степин, 1976, с. 83). Автор приводит далее множество примеров, показывающих, что и в самых абстрактных теоретических построениях физики всегда так или иначе представлено содержание, которое исходит от оперирования с объектом в экспериментальной ситуации.

Логическое движение в процессе объяснения-понимания в определенной мере организуется относительно этой составляющей. Эти знания операционального плана имеются и у того, кто строит объяснение (у *A*), и у того, кому оно адресовано

(у *B*), кто понимает это объяснение. Наличие в структуре объяснения-понимания составляющей (2) позволяет задать, приписать терминам и понятиям теоретической конструкции нечто близкое к тому, что А. Н. Леонтьев (1977) называл личностным смыслом, но понимаемым не в психологическом плане (т. е. не через мотивы, потребности и т. п.), а как *усвоение, освоение* нового для *B* знания, которое при этом вступает в определенные содержательные связи с уже наличествующими у *B* знаниями.

Составляющую (3) можно рассматривать как некоторый образ, некоторое модельное представление, рабочую аналогию. Говоря о физической картине мира, В. С. Степин замечает, что «в ней присутствует не только „операционально оправданная“ структура... но и некоторое „заполнение“ этой структуры наглядными образами и представлениями о свойствах и взаимодействии предметов природы» (Степин, с. 77). В качестве примеров он упоминает ньютоновское представление о корпускулах с неизменным количеством материи, представления Б. Франклина и Ш. Кулона о содержащемся в телах электрическом флюиде и т. д.

Характерен и пример, который рассматривает П. П. Гайденок в книге «Эволюция понятия науки». Излюбленной аналогией в концепции движения Аристотеля была стрела: «Сравнительно легкая стрела, видимо, казалась наиболее наглядно подтверждающей концепцию движения брошенного тела, поддерживаемого с помощью движущейся среды. Но уже в... IV в. н. э. Иоанн Филопон... положил начало теории, получившей впоследствии название „теории импетуса“. Вполне допустимо, что в этот период определенную роль в объяснении движения могло сыграть, помимо чисто теоретических аргументов, и развитие техники, а именно появление катапульт. То, что могло казаться приемлемым для стрелы, стало совсем не столь очевидным после изобретения катапульты: воздух уже слишком легкий для того, чтобы двигать тяжелое ядро» (Гайденок, 1980, с. 344).

Конечно, наглядность подобных модельных представлений следует понимать очень широко, не сводя ее к непосредственной наглядности. Так, регулятор Дж. Уатта принято рассматривать в качестве стандартной модели устройства, обеспечивающего обратную связь, хотя в плане наглядности такие устройства могут крайне мало походить на регулятор Уатта. О наличии подобного рода моделей у автора и читателя научного текста пишет Г. Джилберт, который отмечает, что только при совпадении или близости моделей автора и читателя последний может понять, что является главным выводом автора, и оценить его. В противном же случае содержание статьи остается для читателя лишь набором некоторых данных (Gilbert, 1976).

Отметим, что если составляющая (1) характеризует логический каркас теоретической конструкции, то посредством составляющих (2) и (3) в значительной степени обеспечивается его содержательное наполнение. При этом мы понимаем не только первую, но и две другие составляющие как совершенно необходимые и обязательные компоненты научного объяснения.

Рассмотрим далее различия между операциональной (2) и образной (3) составляющими. Составляющая (2) восходит к тем или иным структурам деятельности, уже осуществленным в практике и осмысленным. Это может быть деятельность как в сфере науки, так и в других сферах. Всем известен тезис, согласно которому мышление может понять лишь то, что сконструировано им же самим. Благодаря этой составляющей познавательная деятельность становится связанной, соотнесенной с совокупной деятельностью общества в целом; вместе с тем операциональная

составляющая обеспечивает и эмпирическую отнесенность соответствующей теоретической конструкции.

Если составляющую (2) можно назвать *моделью действия*, то составляющую (3) — *моделью воображения*. На ее основе объясняемое и понимаемое содержание знания оформляется и фиксируется в виде целостного, то есть единого и отграниченного, образа изучаемой ситуации. Этот образ, или аналогия, метафора и т. п., заимствуются из имеющегося арсенала культуры. Следовательно, культура на каждом этапе своего развития задает поле возможных моделей воображения.

Возвращаясь после этих общих замечаний к «Происхождению видов», отметим, что Дарвин очень часто прибегает к метафорам и аналогиям. Это делает его работу весьма удобным объектом для проведения такого анализа, который позволяет зафиксировать в структуре научного объяснения и понимания все три составляющих.

В логической структуре эволюционной концепции Дарвина (что соответствует составляющей (1) в нашей схеме) ключевую роль играют понятия наследственности, изменчивости и естественного отбора. «Так как рождается, — пишет он, — гораздо более особей каждого вида, чем сколько их может выжить, и так как, следовательно, постоянно возникает борьба за существование, то из этого вытекает, что всякое существо, которое в сложных и нередко меняющихся условиях его жизни хотя незначительно изменяется в направлении для него выгодном, будет иметь больше шансов выжить и таким образом подвергнется *естественному отбору*. В силу строгого принципа наследственности отобранная разновидность будет стремиться размножаться в своей новой измененной форме» (Дарвин, 1939, с. 272). В этих словах по существу резюмируются связи и соотношения между основными понятиями теории Дарвина.

Схема действия естественного отбора, т. е. операциональная составляющая, у Дарвина строится на основе анализа практики искусственного отбора. Как отмечал в этой связи С. Р. Микулинский, Дарвин «стал искать, каким образом применить заимствованное из практики скотоводов понятие отбора к организмам, живущим в естественных условиях. Таким образом, именно практика английского скотоводства и садоводства послужила Дарвину ключом к созданию его теории» (Микулинский, 1977, с. 101–102).

Вообще сопоставление естественного и искусственного отбора имеет принципиальное значение в теории Дарвина. Он пишет: «... В высшей степени важно получить ясное представление о способах изменения и взаимоприспособления организмов. В начале моих исследований мне представлялось вероятным, что тщательное изучение домашних животных и возделываемых растений представило бы лучшую возможность разобраться в этом темном вопросе. И я не ошибся; как в этом, так и во всех других запутанных случаях я неизменно находил, что наши сведения об изменении при одомашнении, несмотря на их неполноту, всегда служат лучшим и самым верным ключом. Я могу позволить себе высказать свое убеждение в исключительной ценности подобных исследований, несмотря на то, что натуралисты обычно пренебрегали ими» (Дарвин, 1939, с. 271–272). Если с точки зрения традиционного натуралиста искусственность отбора выступала лишь как препятствие для наблюдения явления в чистоте, в природной первозданности, то Дарвин существенно расширяет рамки наблюдательной биологии, обращая внимание на подчиненность искусственно производимых изменений закономерностям естественного протекания процессов. Воспользовавшись искусственным отбором как схемой для понимания

естественного, он фактически ввел в изучение эволюции квазиэкспериментальную процедуру. Это было существенно для построения такой концепции, которая в значительно большей мере, чем ее предшественницы и современницы, соответствовала бы нормам научности.

Интересно рассуждение Дарвина, в котором отмечается, что отбор применялся человеком еще в глубокой древности, однако он «практикуется строго методически едва ли более трех четвертей столетия: в последние годы он, конечно, более обращает на себя внимание, и по этому вопросу появилось немало сочинений; соответственно этому и результаты получились быстрые и замечательные» (там же, с. 292). Речь здесь, как мы видим, идет о том, что *селекционная работа стала осознаться как особая и специфическая сфера целенаправленной практической деятельности*; благодаря такому осознанию, сопровождающемуся выявлением и рационализацией методических характеристик этой деятельности, и появилась возможность использовать представление о ней в качестве аналога при объяснении механизмов действия естественного отбора.

Более того, сам Дарвин обобщает это представление, распространяя его и на иные сферы практической деятельности и опять-таки оперируя им при объяснении возможностей естественного отбора. Он пишет о том времени, когда «мы перестанем смотреть на органическое существо, как дикарь смотрит на корабль, т. е. как на нечто превышающее его понимание, когда в каждом произведении природы мы будем видеть нечто имеющее длинную историю, когда в каждом сложном строении или инстинкте мы будем видеть итог многочисленных приспособлений, в отдельности полезных обладателю их, *подобно тому, как всякое великое механическое изобретение есть итог труда, опытности, разума и даже ошибок многочисленных тружеников*» (там же, с. 375; курсив мой. — Б. Ю.). В этом рассуждении особенно обращает на себя внимание аналогия с тем, как воспринимает корабль, с одной стороны, дикарь, не имеющий никакого представления о корабле как продукте человеческой деятельности, и, с другой стороны, современник и читатель Дарвина, для которого такое представление самоочевидно.

Как показывают подготовительные материалы к «Происхождению видов», и в частности «Очерк 1842 г.» и «Очерк 1844 г.», Дарвин долго обдумывал возможности и пути перехода от искусственного отбора к естественному. В его рассуждениях появляется гипотетическое отбирающее существо — нечто промежуточное между человеком, производящим искусственный отбор, и творцом, производящим изменения посредством отдельных творческих актов. Так, в «Очерке 1842 г.» читаем: «Но если каждая часть растения или животного может изменяться... и если существо, бесконечно более прозорливое, чем человек (но не всезнающий творец), в течение тысяч и тысяч лет стало бы отбирать все изменения, которые ведут к определенной цели... например, если бы оно предвидело, что животному из семейства собак в стране, производящей больше зайцев, выгоднее иметь более длинные ноги и более острое зрение, — произошла бы борзая... Кто, видя, как растения изменяются в саду, чего слепой и ограниченный человек достиг в немногие годы, будет отрицать то, чего могло бы достичь всевидящее существо в течение тысячелетий (если бы творцу это было угодно)» (там же, с. 84). Как видно, это существо квазигипотетическое, квазичеленаправленное, то есть Дарвин ищет нечто способное выступать в качестве целеполагающей причины, деятельного агента. Характерно,

что это существо обладает разумом, способностью предвидения: Дарвин пока еще не может допустить, что это — *слепой отбор*.

И еще одно обстоятельство. Рассматривая контекст, в котором Дарвин развивал свои объяснительные схемы, можно заметить, что в выражении «естественный отбор» слово «естественный» в то время понималось, прежде всего, в рамках оппозиции «естественное—сверхъестественное». Это видно из эпиграфов к «Происхождению видов» и, например, из цитируемых Дарвином слов Дж. Гершеля о том, что появление новых видов должно рассматриваться как «естественное явление, противоположаемое чудесному» (там же, с. 8). Однако сам Дарвин, хотя он и считает, что движется в рамках оппозиции «естественное—сверхъестественное», вместе с тем разрабатывает и новую оппозицию «естественное—искусственное». Дарвин отмечает, что он назвал «начало, в силу которого каждое незначительное изменение, если только оно полезно, сохраняется, — естественным отбором, для того, чтобы указать этим на его отношение к отбору, применяемому человеком» (там же, с. 44), хотя вообще-то он считает, что выражение Г. Спенсера «переживание наиболее приспособленного» более точно, а иногда и одинаково удобно.

Таким образом, Дарвин в ходе своего исследования погружает развиваемую им теоретическую конструкцию в новый смысловой контекст, открывает совершенно иные перспективы для ее дальнейшего развертывания. В этом плане примечательно то место из «Происхождения видов», где Дарвин сопоставляет глаз и телескоп. «Трудно удержаться, — пишет он, — от сравнения глаза с телескопом. Мы знаем, что этот инструмент совершенствовался продолжительными усилиями высших человеческих умов, откуда мы, естественно, заключаем, что и глаз образовался в результате аналогичных усилий» (там же, с. 404). Далее в этом объяснении искусственное — человеческая деятельность по совершенствованию телескопа — выступает как своего рода масштаб и аналог для понимания работы «деятельного начала в виде естественного отбора или выживания наиболее приспособленного» (там же). Процесс естественного отбора совершается в течение миллионов лет и постоянно над миллионами особей. «Неужели мы не можем себе представить, что в результате получится живой оптический инструмент, настолько же превосходящий инструмент из стекла, насколько произведения Творца превышают произведения человека» (там же).

И здесь мы видим, как одна оппозиция накладывается на другую. Творец, добиваясь высочайшего совершенства, может действовать естественным путем, раз и навсегда «запустив» процессы и не прибегая в дальнейшем к дополнительным творческим актам. Напротив, необходимость вмешиваться в происходящие процессы и корректировать их следует трактовать как умаление его совершенства.

Обратимся теперь к третьей — образной — составляющей и к тому, как она выражена в концепции Дарвина. В этом качестве, на наш взгляд, выступает «борьба за существование, проявляющаяся между всеми органическими существами во всем мире и неизбежно вытекающая из их (способности) размножаться в геометрической прогрессии с высоким коэффициентом. Это — учение Мальтуса, распространенное на оба царства, — животных и растений» (там же, с. 272). Собственно говоря, сам Дарвин указывает, что он применяет выражение «борьба за существование» в широком и метафорическом смысле» (там же, с. 316). И здесь же он отмечает, что нужна специальная работа воображения для понимания всей значимости борьбы за существование: «Нет ничего легче, как признать на словах истинность этой всеобщей

борьбы за жизнь, и нет ничего труднее, по крайней мере, я нахожу это, — как не упускать никогда из виду этого заключения. И, тем не менее, пока оно не укоренится в нашем уме, вся экономия природы, со всеми сюда относящимися явлениями распределения, редкости, изобилия, вымирания и изменений, будет представляться нам как бы в тумане или будет совершенно неверно нами понята» (там же, с. 315). Мы видим, что Дарвин не только апеллирует к способности воображения; он метафорически переносит на природу, на ее экономию (!) такие понятия, как распределение, редкость, изобилие, явно подсказанные контекстом общественной жизни.

Вообще споры о том, является ли представление о борьбе за существование органическим элементом в понятийной системе Дарвина или оно совершенно необязательно для этой системы, идут уже многие десятилетия. Так, во вступительной статье к русскому изданию «Происхождения видов» 1896 г. К. А. Тимирязев пишет, что всю «сложную совокупность отношений живых существ между собой и с окружающей средой Дарвин назвал иносказательно и ради краткости *борьбой за существование*. Ничто, быть может, не принесло ему столько вреда, как эта метафора, без которой он мог бы обойтись, если бы только предвидел те выводы, которые из нее сделаны. Термина *естественный отбор* для его целей было бы совершенно достаточно» (Тимирязев, 1896, с. VII).

В принципе можно, видимо, — и подобные попытки предпринимались, — дать такую реконструкцию теории Дарвина, которая обошлась бы без борьбы за существование. И тем не менее, едва ли можно согласиться с тем, что представление о борьбе за существование, как и сам термин, является чем-то внешним и несущественным для Дарвина, тем более что, как двумя страницами ранее говорит сам Тимирязев, представление, почерпнутое Дарвином из знакомства с книгой Мальтуса «О народонаселении», оказалось ключом «для объяснения основного затруднения, перед которым останавливались прежние эволюционные теории» (там же, с. IV–V). С нашей точки зрения, это представление было важно для Дарвина не только в логическом отношении, но и в плане его метафоричности, образности, а следовательно, общепринятости и понятности в социокультурном контексте того времени.

Собственно говоря, и у самого Мальтуса его пресловутый закон народонаселения был не более чем метафорой — и геометрическая прогрессия роста народонаселения, и арифметическая прогрессия роста средств существования попросту априорно постулировались им, а не явились результатом сколько-нибудь строгого анализа. Но именно броский характер этой метафоры позволил ей занять столь видное место в общественном сознании того времени. После Мальтуса это представление оказалось четко зафиксированным в культуре, так что в процессе объяснения–понимания к нему можно было апеллировать как к чему-то самоочевидному.

Литература

- Гайденко П. П. Эволюция понятия науки: Становление и развитие первых научных программ. М. : Наука, 1980, 568 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение избранных пород в борьбе за жизнь // Дарвин Ч. Соч. Т. 3. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. С. 253–680.
- Леонтьев А. Н. Деятельность, сознание, личность. 2-е изд. М. : Политиздат, 1977. 304 с.
- Микулинский С. Р. Мнимые контраверсы и реальные проблемы истории науки // Вопросы философии. 1977. №11. С. 88–104.

Степин В. С. Становление научной теории. Минск : Изд-во БГУ, 1976. 319 с.

Тимирязев К. А. Значение переворота, произведенного в современном естествознании Дарвином. Вступительная статья // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. СПб., 1896. С. I–X.

Юдин Б. Г. Методологический анализ как направление изучения науки. М. : Наука, 1986. 264 с.

Gilbert G. H. The transformation of research findings into scientific knowledge // Social Studies of Science. 1976. Vol. 6. № 3/4. P. 281–306.

“Origin of Species” as an Explanatory Theory

B. G. Yudin

Institute of Philosophy, RAS
Moscow, Russia; byudin@yandex.ru

Scientific explanation is described as a specific structure which includes three functional components and directed to provide possibilities for understanding of some conceptual construction. Darwin’s “Origin of species” is presented as a specific case of developing of such explanations in which the author widely used resources borrowed from the wealth of culture.

Keywords: explanation, understanding, model of action, model of imagination, natural and artificial selection.

ОБ ИНТЕГРИРУЮЩЕЙ РОЛИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

А. С. Мамзин

Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия; alex@AM11751.spb.edu

Интегративные процессы в современной науке осуществляются двумя путями. Во-первых, путем объединения усилий двух или нескольких наук в единую комплексную дисциплину (биохимия, биофизика, молекулярная биология, экологическая цитофизиология и т. п.). Другой путь интеграции — формирование синтетических дисциплин, дающих обобщенное решение проблем различных областей (общая теория систем, кибернетика, синергетика и др.). К их числу относится и СТЭ как общая концепция биологии в целом. Ее возникновение и развитие связано с обобщением данных всех ветвей биологии, созданием эволюционной биологии. Биологическая эволюционная теория является моделью для создания концепции глобального эволюционизма, ее влияние распространяется на неорганическую природу, общество, человека, процесс познания.

Ключевые слова: эволюция, эволюционная биология, синтетическая теория эволюции, глобальный эволюционизм.

Кардинальные изменения в биологии и значительное возрастание ее роли в жизни современного общества являются следствием революции в естествознании, начавшейся в физике еще на рубеже XIX и XX в. и постепенно охватившей почти все науки о природе. Разработка новейших приемов изучения живой природы стала возможной на основе использования достижений математики, физики, химии, технических наук.

Биология, в свою очередь, активно влияет на становление и развитие других отраслей знания, выдвигая новые задачи, требующие для своего решения совместных усилий представителей многих ранее разобщенных наук.

Большинство исследователей связывают образование основных интегративных «узлов» в биологии с теми дисциплинами, которые дают обобщенное истолкование основных атрибутов живых систем — их состава и строения (внешней и внутренней структуры), их функционирования (включая поведение) и их развития (онто- и филогенетического), а также их классификации. Тенденции к интеграции в современной биологии проявляются двояко: во-первых, в образовании так называемых стыковых наук в области взаимодействия двух или нескольких ранее независимых отраслей (биофизика, биофизическая химия, экологическая цитофизиология и т. п.); во-вторых, в формировании новых теоретических методов и дисциплин, дающих обобщенное решение сходных проблем для многих относительно самостоятельных отраслей биологии (математическая биология, кибернетика, синергетика, учение об основных формах и уровнях организации живого и т. п.). Если в первом случае интеграция приводит к дальнейшему увеличению числа биологических дисциплин, к дальнейшей дифференциации биологического знания, то во втором случае осуществляется синтез, и новые обобщающие идеи, возникнув на базе одной или нескольких биологических наук, постепенно начинают проникать во все остальные науки о живом (Кедров, 1973).

Существовавшая до последнего времени разобщенность между структурно-функциональной и эволюционной биологией (Майр, 1970) в настоящее время постепенно преодолевается, наблюдается тенденция к сближению методов и понятийного аппарата этих разделов биологического знания.

Следует подчеркнуть, что главная, в конечном счете, роль в интеграции биологического знания принадлежит дарвинизму в его современной форме, которую значительное число исследователей называют синтетической теорией эволюции (СТЭ), а отдельные авторы предлагают именовать современной теорией эволюции, подчеркивая тем самым, что эволюционное учение выполняет свою интегрирующую и синтетическую функции в отношении биологии в целом перманентно, а не спорадически. Сама природа эволюционной теории такова, что она может развиваться успешно лишь на основе непрерывного синтетического обобщения всех других областей, как самой биологии, так и сопредельных с нею наук (Шмальгаузен, 1969, с. 11). Убедительным свидетельством этого является вся история дарвинизма, начиная с его возникновения и кончая современным состоянием и перспективами развития этой области биологии.

Биология сегодня преодолевает долго господствовавший в ней взгляд на организм (индивид) как основную и единственно реальную форму существования живого, в котором клетка играет роль своеобразного «атома живого».

В учении об основных формах существования живого, об уровнях организации проводится идея о популяциях, видах и биоценозах как о реально существующих первичных и основных формах жизни, возникших и развившихся не на основе отдельного изолированного организма, а одновременно с ним.

В XX в. было показано, что элементарной эволюционирующей единицей является местная популяция (работы С. С. Четверикова, Н. П. Дубинина, Дж. Б. С. Холдейна, Р. Фишера, С. Райта, И. И. Шмальгаузена и др.). Хотя эволюционный процесс и базируется на наследственных изменениях отдельных особей (мутациях), он не сводится к ним, а включает накопление мутаций в популяции, их комбинирование и адаптивную перестройку наследственной структуры популяции в целом, происходящую под контролем естественного отбора. Преобразование популяций в эволюционном процессе нельзя понять вне их связи с более простыми (организменным, клеточным, молекулярным и т. п.) и более сложными (биоценотическим, биосферным) уровнями организации жизни. Элементарный цикл эволюционных преобразований популяции осуществляется в биогеоценозе, одним из существенных компонентов которого она является (Шмальгаузен, 1968).

В понимании филогенетического развития, таким образом, произошел переход от организмоцентрического (типологического) мышления к популяционному, переход, значение и последствия которого, к сожалению, осознают в полной мере далеко не все исследователи.

В связи с этим филогенез начинают рассматривать как качественно особый тип развития, который нельзя свести к сумме онтогенезов.

Сложная структура элементарных образований различных материальных уровней, своеобразие законов их функционирования и развития подводят к уточнению общего понятия об элементе, как таком образовании, простоту которого следует понимать не абсолютно, а в отношении к изучаемой целостной системе.

Другим следствием этой тенденции явилось обнаружение многообразия самих «элементов» (обнаружение универсального характера полиморфизма на всех уровнях организации живого).

Таким образом, глубокое внедрение идей современной эволюционной теории в традиционные области биологии ведет к существенной перестройке их концептуального аппарата, к усилению их взаимодействия, к их закономерной интеграции. Иногда это положение в той или иной форме оспаривается или подвергается сомнению, и в качестве главных интегрирующих отраслей биологии берутся науки, в которых основное внимание обращено на организацию живых систем, а не на их развитие.

Значительная роль эволюционной теории в осуществлении интеграции биологического знания в единую систему убедительно подтверждается и тем, что в свете эволюционной теории получают дальнейшее развитие более частные обобщения, достигнутые как путем формализации и математизации, например различные математические и системные концепции в биологии, так и на основе эмпирических исследований в отдельных ее отраслях. Так, достижения сравнительной морфологии и физиологии получили свое завершение и рациональное объяснение в эволюционной теории. Основные рациональные идеи Ж. Кювье, К. Э. фон Бэра и многих других антидарвинистов объективно работали на дарвинизм. И в более поздние времена концепции преадаптации, построения номогенетиков получали рациональное объяснение с позиций СТЭ. Другой пример: учение И. М. Сеченова и И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, являясь само по себе значительным обобщением, приобретает еще большую степень общности в свете идеи современной эволюционной теории об активности фенотипа в эволюции.

XX столетие в биологии ознаменовано не только развитием исследований молекулярных основ жизни, но и значительным возрастанием интереса к изучению роли всей совокупности живых существ на нашей планете, развитием биогеоценологии, учения о биосфере.

Эволюционная теория подробно исследует взаимодействие различных уровней организации в процессе исторического развития живого. Поэтому ей принадлежит значительная интегративная роль в объединении усилий различных отраслей биологии в познании живого.

Особая роль эволюционной теории в осуществлении интеграции современной биологии определяется тем, что в качестве теории исторического развития живых систем (т. е. теории развития особого класса объектов) она непосредственно и наиболее тесно связана с общей теорией развития — материалистической диалектикой. Связь других биологических дисциплин (морфологии, физиологии, систематики, экологии, генетики и др.) с философией носит более сложный характер. Она является непосредственной и прямой лишь в решении отдельных вопросов. Целостное же понимание диалектики исторического развития живого и отдельных ее проявлений, а также филогенетической обусловленности индивидуального развития, строения и функционирования живых систем достигается в этих биологических науках не непосредственно через философию, а опосредованно через эволюционную теорию. Последняя есть единственная из биологических наук, которая осуществляет не частичный синтез знаний в тех или иных разделах науки о живом, а синтез теоретических и экспериментальных достижений всех биологических наук.

В силу этого эволюционная теория не только опирается на достижения различных разделов морфологии и физиологии, систематики и палеонтологии, генетики и эмбриологии, экологии и биогеографии, но и своими обобщениями

стимулирует дальнейшее развитие и взаимодействие всех этих наук, приращение биологического знания в целом. Под действием эволюционного учения во всех остальных биологических науках, не теряющих своей основной специфики, постепенно происходят изменения в направлении их диалектизации, т. е. происходит известная переориентация в рассмотрении закономерностей строения, функционирования и управления в живых системах под углом зрения исторического подхода к этим закономерностям — оформляются и получают свое развитие эволюционная морфология, эволюционная физиология, эволюционная биохимия, эволюционная экология и, в конечном счете, формируется эволюционная биология.

Одним из существенных проявлений интегративных тенденций развития современного естествознания вообще и биологии в частности является возрастание роли комплексных исследований, когда один и тот же объект одновременно или последовательно исследуется различными методами и под различными углами зрения представителями разных наук, а полученные данные обобщаются и синтезируются в едином знании о нем. Процесс этот сложен и противоречив. Это противоречие можно представить как все большее расхождение между объектом и предметом исследования. Подвергая изучаемый объект все более многостороннему и дробному членению и углубляясь в детали отдельных сторон и свойств биологических объектов, ученые тем самым умножают число предметов исследования. Возникает опасность «умножения сущностей», опасность отрыва и обособления знаний об отдельных сторонах и свойствах того или иного объекта от других не менее важных знаний о нем. В биологии, например, длительное время существовал разрыв между изучением структуры, функций и развития живых систем. Этот разрыв не преодолен до конца и в наши дни.

Преодолению односторонности служит разумное сочетание анализа и синтеза, дифференциации и интеграции знаний, осуществление которых невозможно без повышения теоретического потенциала науки, без углубленной разработки ее методологических основ. На пути осуществления комплексных исследований стоят не только чисто технические, но и прежде всего гносеологические и методологические трудности; различие в строе мышления, концептуальном аппарате, терминологии различных отраслей знания и т. д.

Современная эволюционная теория как наука об общих законах исторического развития живой природы и о принципах организации единиц живого, к которым приурочен этот процесс (Завадский, 1973, с. 28), способствует сближению и объединению исторического и структурно-функционального (организационного, системного) подходов в единый методологический комплекс, который И. Т. Фролов (1973) предложил называть системно-историческим исследованием.

Наблюдающееся сближение исторического и системного подходов является лишь одним, хотя, на наш взгляд, и наиболее важным проявлением тенденции усиления теоретизации современной биологии, возрастания в ней роли абстрактных теоретических построений, математики, кибернетики и других теоретических дисциплин.

Эволюционная теория, опираясь на достижения различных наук, изучающих разные уровни и аспекты организации живой природы, выполняет по отношению к этим наукам интегрирующую роль также в другом отношении. Она дает руководство для правильного понимания взаимоотношения различных форм и уровней

организации живых систем, показывает, что эти взаимоотношения не сводятся к включению низших форм и уровней в высшие в качестве компонентов последних, а имеют значительно более сложный и диалектический характер.

В современной биологии усиливается взаимодействие не только между отдельными ее отраслями, но и между биологией и другими естественными, а также общественными науками.

Возрастание интегративной роли современной биологии и ее эволюционной теории для науки как целого отмечается ныне выдающимися естествоиспытателями и обществоведами.

Приведу лишь два высказывания в подтверждение сказанного. Нобелевский лауреат академик В. Л. Гинзбург, рассматривая вопрос о науках — лидерах современного научного познания, пишет: «Сегодня именно биология, особенно молекулярная биология, заняла место лидирующей науки. Можно не соглашаться с подобной терминологией и маловажным, по существу, распределением „мест“ в науке. Я хочу лишь подчеркнуть факты, не всеми физиками, особенно в России, понимаемые. Для нас физика остается делом жизни, молодой и прекрасной, но для человеческого общества и его развития место физики заняла биология» (Гинзбург, 2003).

А вот мнение представителя социальной ветви знания: «Культурная эволюция, будучи самостоятельным процессом, вместе с тем во многих важных отношениях похожа на генетическую или биологическую, больше, чем на развитие событий, направляемое разумом или умением предвидеть последствия принимаемых решений. Разумеется, сходство между порядком человеческого взаимодействия и структурой взаимодействия биологических организмов замечали часто. Однако, пока мы не умели объяснять образование упорядоченных структур в природе и не располагали теорией эволюционного отбора, от проведения такой аналогии было мало толку. Теперь же эволюционная теория дала нам ключ к пониманию принципов формирования порядка в жизни, в сознании и в межличностных отношениях» (Хайек, 1992, с. 246).

Литература

- Гинзбург В. Л. О науке, о себе и о других. 3-е изд. М. : Изд-во «Физмат литература», 2003. 544 с.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л. : Наука, 1973. 423 с.
- Кедров Б. М. Диалектический путь теоретического синтеза естественнонаучного знания // Синтез современного научного знания. М. : Наука, 1973. С. 9–59.
- Майр Э. Причина и следствие в биологии // На пути к теоретической биологии. М. : Мир, 1970. С. 47–58.
- Фролов И. Т. Методологические принципы теоретической биологии. М. : Знание, 1973. 61 с.
- Хайек Ф. А. Пагубная самонадеянность. Ошибки социализма. М. : Изд-во «Новости», 1992. 302 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л. : Наука, 1969. 493 с.

On an Integrating Role of the Evolutionary Theory in Modern Biology

A. S. Mamzin

St. Petersburg State University
St. Petersburg, Russia; alex@AM11751.spb.edu

Processes of integration in a modern science are carried out by two ways. First, by association of efforts of two or several sciences in uniform complex discipline (biochemistry, biophysics, molecular biology, ecological cytophysiology etc.). Other way of integration — formation of the synthetic disciplines, giving the generalized decision of problems of various areas (the general theory of systems, cybernetic, synergetic and others). To their number concerns and STE as the general concept of biology as a whole. Her occurrence and development is connected to generalization of given all branches of biology, creation of evolutionary biology. The biological evolutionary theory is model for creation of the concept global evolutionism, her influence is distributed to the sciences of inorganic nature, a society, the person, process of knowledge.

Keywords: evolution, evolutionary biology, synthetic theory of evolution, global evolution.

СОВРЕМЕННЫЙ ЭВОЛЮЦИОНИЗМ: ПУТЬ ТРАНСФОРМАЦИИ ОТ БИОЛОГИИ К КУЛЬТУРЕ

И. К. Лисеев

Институт философии РАН
Москва, Россия: liseev@iph.ras.ru

В статье три фундаментальных синтеза в биологии — дарвинизм, СТЭ и современный синтез — рассматриваются с позиций доминирующих в них стилей мышления: исторического, популяционного, коэволюционного. Показывается, что коэволюционное мышление раскрывает широкие возможности для трансформации идей биологического эволюционизма в культуру, что ведет к пониманию сопряженности эволюционных идей в культуре, к осмыслению путей совместной эволюции природы и человека, биосферы и ноосферы, природы, цивилизации и культуры.

Ключевые слова: эволюция, коэволюция, дарвинизм, СТЭ, биосфера, биологическая и социокультурная эволюция.

Великий эволюционист XX в. Эрнст Майр полагал, что коэволюция языка, сознания и головного мозга играла ведущую роль в эволюции человека лишь в последние 150 000 лет. До этого вся эволюция от австралопитека до *Homo sapiens* носила сугубо биологический характер. Отбор способствовал репродуктивному успеху групп, в интеграции которых важную роль играло установление прочных половых связей между особями стада. И только в последние 150 000–200 000 лет началась эволюция культуры (Колчинский, 2006, с. 88). «Именно формирование ментальности определенного уровня развитости становится решающим фактором для „окончательного“ выхода „последнего“ иерарха из-под опеки естественного отбора», — считает Ю. С. Вяткин (2006, с. 186).

За этот ничтожный в рамках геологического времени отрезок человечество работало и присвоило не так уж много фундаментальных идей, коренным образом повлиявших на его дальнейшее развитие. Одной из таких идей является идея эволюции. Зародившись в глубокой древности, эволюционные представления прошли через всю историю человеческой цивилизации. Все значимые персоналии и концепции на этом пути, все аргументы *pro* и *contra* отражены в десятках, если не в сотнях, опубликованных ныне книг. Однако о философских различиях, которые закладывались в основание той или иной концепции эволюции, о значении этих философских идей в экстраполяции эволюционных теорий из области биологии в культуру в целом сказано значительно меньше.

В данной статье ставится задача рассмотреть три великих синтеза в биологии с их прямыми выходами в культуру — дарвинизм, синтетическую теорию эволюции и современный синтез — с точки зрения различных доминирующих на каждом историческом этапе стилей мышления: исторического, популяционного и коэволюционного.

Дарвинизм стоит на плечах своих великих предшественников: К. Линнея, Ж. Б. Ламарка, Ж. Кювье, Э. Жоффруа Сент-Элера, К. Э. фон Бэра и многих других. Принципиальное отличие дарвиновской концепции от всех иных эволюционных и трансформистских взглядов в том, что Дарвин ввел в биологию исторический метод как доминирующий метод научного познания, как ведущую познавательную

ориентацию. На многие годы дарвинизм стал парадигмой эволюционных представлений, ознаменовав собой целую эпоху в биологии, в науке в целом и в культуре. Однако с годами стала ощущаться ограниченность дарвинизма, определяемого только историческим стилем мышления.

Синтез классического дарвинизма и генетики, осуществленный в середине XX в., привел к утверждению нового популяционного стиля мышления в биологии, где оказались совмещенными идеи эволюции и организации, во всяком случае, на ее молекулярно-генетическом уровне. Это явилось важнейшим методологическим достижением в сфере биологического знания середины XX в. СТЭ, возникавшая на основе этого мышления, долгие годы была доминирующей эволюционной концепцией.

Между тем ныне нарастает осознание ограниченности и СТЭ, огромен арсенал фактов и идей, не нашедших в ней отражения. Множатся различные недарвиновские концепции, яростно критикующие СТЭ. Ее представители не менее яростно и аргументировано защищаются. И вот в этой ситуации возникает интересное и важное методологическое следствие, которое можно назвать коэволюцией идей, когда при столкновении двух взаимоисключающих позиций победу одерживает не одна из них, а некий синтез первой и второй. Это можно рассматривать как проявление становления нового стиля мышления в биологии, который можно назвать коэволюционным. Укрепление и расширение подобного типа мышления, как представляется, может способствовать новому взгляду на многие конфликтные точки современного биологического знания. Среди них — проблема соотношения дарвинизма и ламаркизма, преформизма и эпигенеза, тихогенеза и номогенеза, градуализма, нейтрализма и пунктуализма и т. д.

Так, понятое в биологии коэволюционное мышление выходит и в культуру. Оно позволяет преодолеть разрыв между эволюционистским подходом к природе и к человеку, наметить пути синтеза между эволюционизмом в природе и в социокультурной области. Коэволюционное мышление ведет к пониманию сопряженности этнонациональных и социокультурных общностей с природно-географическими условиями среды, к осмыслению путей совместной и сопряженной эволюции природы и человека, биосферы и ноосферы, природы, цивилизации и культуры (Карпинская, 1995).

Каковы же основные онтологические основания для формирования подобного стиля мышления? Что лежит в основе самого процесса коэволюции?

В истории человеческой цивилизации эволюционные представления появились с очень давних времен. Эволюционные идеи во взглядах на мир живого развивались уже философами античности. Достаточно вспомнить оригинальные эволюционные построения в системах Эмпедокла и Анаксагора. Принципы эволюционизма наполнялись конкретным содержанием в учениях Аристотеля, Г. В. Лейбница, Ш. Бонне и других мыслителей. Широкие эволюционные построения характерны для концепций Ф. Бэкона, Ж. Бюффона, Ж. Б. Ламарка, И. Жоффруа Сент-Илера и др. Однако все ранние эволюционисты лишь фиксировали факт наличия в природе эволюционных изменений как изменений постепенных, последовательных, разворачивающихся на основе единого субстрата. Представлениями о механизмах эволюционного развития они еще не обладали. О превращении эволюционных представлений в определенную теорию эволюции можно говорить лишь с появлением работ Ч. Дарвина. Он показал естественно-исторические причины эволюции, открыв один из основных принципов развития живого — принцип естественного отбора.

Понимание естественного отбора как ведущего фактора эволюции составило целую эпоху в развитии представлений о жизни и учения о развитии в целом, конкре-

тизирував основную задачу теории эволюции — выявление механизмов, посредством которых можно объяснить возникновение разнообразия индивидуумов и видов.

Дарвин привлек внимание к реальной изменчивости организмов как к повседневному явлению природы. Эволюция по Дарвину — это превращение изменчивости среди особей в изменчивость систематических групп, то есть переход индивидуальной изменчивости в популяционную и видовую. Популяция понималась как совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, занимающих определенный ареал обитания. Для каждой популяции характерны конкретные пространственно-временные взаимоотношения, возможность свободного скрещивания особей в пределах популяции, при котором все возможные комбинации имеют равную вероятность, и наличие реальных пространственных границ популяции с соседними популяциями того же вида. Таким образом, эволюционные изменения в живой природе рассматривались как линейный тип развития. Это могли быть лишь филетические изменения, протекающие в одной филогенетической линии в процессе последовательной смены поколений. Считалось, что изменения, дифференциация популяций могли происходить лишь тогда, когда эти популяции были надежно изолированы друг от друга. Ибо только в этом случае мутантные гены, возникшие в одной из них и ведущие к появлению нового, могли остаться в ее пределах и положить начало наследственным отклонениям. Эволюция большого числа одновременно развивающихся форм рассматривалась на основе принципа кладогенеза — как независимая эволюция этих форм в условиях пространственного разобщения популяций.

В синтетической теории эволюции, знаменовавшей собой новый этап развития дарвинизма, на основе объединения идей теории эволюции и теории наследственности эти представления были углублены и расширены. Было показано, что наряду с известными факторами эволюции — наследственной изменчивостью (мутациями, комбинациями) и действием отбора — определенную роль в эволюции играют и стохастические процессы, отражающие вероятностные изменения концентрации генов в малых популяциях. Эти процессы, названные генетико-автоматическими, или «дрейфом генов», отражают случайные колебания частот генов, обусловленные ошибками выборки, неизбежными при функционировании генетического механизма. На основе открытия дрейфа генов получила свое разрешение не объясненная Дарвином загадка генетического эффекта изоляции в эволюции, вызывающего дивергенцию популяции по неадаптивным свойствам. На основании этого открытия в представления о биологической эволюции, как жестко однозначном типе линейного развития, был вбит первый клин.

Однако подлинно революционные изменения представлений о биологической эволюции начали происходить позже. В конце 70-х — начале 80-х гг. XX в. благодаря разработке новых методов в молекулярной биологии и генной инженерии появилась возможность свободного манипулирования генетическим материалом и не опосредованная, а прямая расшифровка (секвенирование) последовательностей ДНК, РНК, структуры белков. Был подвергнут сомнению и практически опровергнут центральный постулат генетики, согласно которому гены, бесконечно редулицируясь, поддерживают постоянство генома, лишь изредка нарушаемое случайными изменениями — мутациями. Были открыты многочисленные явления, свидетельствующие о непостоянстве генома. В практическом плане стала рассматриваться проблема немутационной изменчивости генома. Так, был обнаружен горизонтальный обмен генами между неродственными организмами, например между

бактериями и высшими животными. Была показана наследственная изменчивость генома, основанная на перемещениях подвижных генетических элементов¹.

Все эти открытия свидетельствовали о том, что биологическая эволюция ныне уже не может рассматриваться как простой линейный процесс и требует своего рассмотрения как нелинейный тип развития. Эволюцию генов с этих позиций можно уяснить лишь через призму эволюции геноценозов, то есть сопряженной эволюции всего множества генов в геноме. Наряду с естественным отбором и дрейфом генов был открыт и постулирован третий фактор эволюционного изменения — молекулярный драйв (от *англ.* drive — побуждение, стимул). Этот механизм можно назвать молекулярным приводом эволюции, суть действия которого — в изменении семейств последовательностей ДНК за счет распространения в них мутаций без явного влияния отбора на этот процесс. В результате наблюдается согласованная эволюция таких последовательностей в популяциях организма. С точки зрения Г. Доувера и соавторов это достигается не увеличением размножения одних фенотипов за счет других, а путем индукции согласованных фенотипических изменений в популяцию индивидуумов (Эволюция генома, 1986, с. 350).

Все это свидетельствует о том, что на генно-молекулярном уровне действуют не только эволюционные механизмы развития, но и механизмы коэволюционные, предполагающие сопряженную эволюцию и взаимные селективные требования развивающихся объектов. С этих позиций одной из наиболее обещающих концепций, свидетельствующих об универсальности идеи коэволюции, как совершенно справедливо констатировал С. Н. Родин, является концепция молекулярной коэволюции. Согласно этой концепции геном любого организма понимается как иерархически организованный, но достаточно слаженный, интегрированный ансамбль генетических информационных единиц разного ранга, и его цельность, несомненно, является продуктом взаимно адаптивной коэволюции этих единиц. Поэтому системный подход к изучению геномов, особенно актуальный в эпоху тотального секвенирования, означает, по мнению С. Н. Родина, что теперь большую значимость имеет построение теории не столько просто эволюции, сколько коэволюции макромолекул.

При этом мы должны отдавать себе полный отчет в том, что молекулярно-генетический уровень — это лишь исходный уровень коэволюционных процессов, разворачивающихся на всех уровнях организации живого. «По сути дела, любая экосистема также является продуктом коэволюции, в которой участвовали соответствующие виды, т. е. в конечном счете — продуктом взаимно сопряженной селекции видовых геномов» (Родин, 1991, с. 82).

Представление о всеобщности развития, закрепленное в концепции глобального эволюционизма, получило свое естественно-научное воплощение в учении о биосфере, как сложной целостной развивающейся системе. С позиций современной науки биосфера понимается как область существования и функционирования живых организмов, включающая в себя атмосферу, гидросферу, поверхность суши и верхние слои литосферы.

В. И. Вернадский, основоположник учения о биосфере, рассматривал ее как единство трех веществ: живого, биокосного и косного. Живое вещество составляют все ныне живущие организмы планеты. Биокосное вещество — это сочетание живого

¹ По этим проблемам имеется много литературы. Обзор см.: Хесин, 1985; Эволюция генома, 1986.

и неживого, образующее то единство, в создании которого участвуют компоненты того и другого, например почва. Наконец, косное вещество — это любые неорганические, абиогенные составляющие Земли. По Вернадскому, для существования и развития жизни присутствие всех этих трех потоков вещества является необходимым, ибо только их сложное сопряженное взаимодействие и обеспечивает условия для поддержания жизни. Как справедливо отметил В. М. Федоров (1986, с. 65–66), учение о биосфере впервые дает развернутую теоретическую основу натуралистической форме синтеза, которая исторически предшествует отвлеченным физической или механической картинам мира. Исходной предпосылкой натуралистического (в данном случае — биосферного) мировоззрения стало представление о том, что «явления жизни и явления мертвой природы, взятые с геологической, т. е. планетной точки зрения, являются проявлением единого процесса» (В. И. Вернадский). Организм может быть отделен от земной коры «только в нашей абстракции», так как живое есть часть земной коры, неразрывно с ней связанное, «механизм», непрерывно ее изменяющий.

Однако в то же время ни один единичный организм или какой-либо единичный вид живых организмов не в состоянии существовать и эволюировать изолированно, исполняя все геохимические функции жизни. На это также впервые в мире обратил внимание В. И. Вернадский. Рассматривая геохимические функции биосферы, он подчеркнул, что для существования жизни морфологический состав живой природы должен был быть сложным. Поэтому первое появление жизни в биосфере могло произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а только в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни.

Итак, коэволюционные механизмы развития жизни в биосфере предполагают, во-первых, взаимосвязь неорганического (косного) и органического (живого) вещества, во-вторых, сложное взаимодействие живых организмов друг с другом. Но этим не исчерпываются все коэволюционные факторы, определяющие развитие жизни в биосфере. Помимо механизмов саморазвития живого, действующих в неразрывном единстве с земной корой, эволюция биосферы определяется и воздействием внешних условий, идущих из Космоса. Твари Земли, отмечал В. И. Вернадский, являются созданием сложного космического процесса, необходимой и закономерной частью стройного космического механизма. Исходя из этого, и разгадка жизни не может быть получена только путем изучения живого организма.

Вернадский подчеркивал, что жизнь есть результат сложного взаимодействия, сопряженной эволюции целого ряда космических и земных факторов. «На основании всего эмпирического понимания природы, — писал он, — необходимо допустить, что связь космического и земного всегда обоюдная, и что необходимость космических сил для проявления земной жизни связана с ее тесной связью с космическими явлениями, с ее космичностью» (Вернадский, 1980, с. 311). Подобное космо-планетарное понимание жизни, представление о тесной зависимости происходящих в биосфере явлений от космических факторов развивалось и другим современником Вернадского, выдающимся русским ученым А. Л. Чижевским. «Теперь мы можем сказать, — писал он, — что в науках о природе идея о единстве и связанности всех явлений в мире и чувство мира как неделимого целого никогда не достигали той ясности и глубины, какой они мало-помалу достигают в наши дни» (Чижевский, 1976, с. 71).

Наличие подобных представлений на уровне эмпирических наблюдений, фиксация различных факторов такого рода требовали своего теоретического оформления. В работах В. В. Докучаева, В. И. Вернадского, А. Л. Чижевского, В. Н. Сукачева

был выдвинут ряд принципиальных идей в этом направлении. Одной из важнейших среди них стала концепция организованности биосферы и эволюции этой организованности. Согласно этой идее, организованность живого вещества биосферы имеет тенденцию к непрерывному возрастанию от простейших форм жизни вплоть до возникновения человека. Поэтому все теоретические проблемы эволюции видов не могут рассматриваться вне и независимо от их сложной коэволюции в рамках биосферы. Эволюция видов должна быть связана со строением биосферы. Ни жизнь, ни эволюция ее форм не могут быть независимы от биосферы, не могут быть ей противопоставлены как независимо от нее существующие природные сущности. И одновременно с этим подобное сложное коэволюционное взаимодействие внутри биосферы дополняется воздействием космических факторов на процессы, происходящие в биосфере. Прямое и косвенное воздействие космо-планетарных факторов на живое вещество и его эволюцию становится одной из наиболее значимых и фундаментальных проблем в современном естествознании.

Возникает необходимость введения в научный арсенал некоторых новых определений и категорий, отражающих эти интегральные характеристики коэволюционного развития. В. П. Казначеев, развивая идеи В. И. Вернадского и А. Л. Чижевского, предложил особую единицу, отражающую периодические колебания солнечной активности на биосферном уровне, назвав ее солнечно-биосферной единицей (Казначеев, 1985). Она вводится ученым на основе геохимических представлений о миграции элементов в биосфере и связывается с бассейнами стоков крупных рек планеты. По мнению В. П. Казначеева, солнечно-биосферные единицы дают возможность проведения пространственного анализа единых коэволюционирующих комплексов с учетом особенностей климатических зон, типов рельефов и ландшафтов. Солнечно-биосферные единицы, таким образом, выступают как своеобразные «площадки», на которых прослеживается общая картина взаимодействия разнообразных геологических, географических, климатических, биологических, космических и антропогенных факторов. Причем группа последних факторов с учетом нарастающего научно-технического развития человечества имеет тенденцию к постоянному росту.

В. А. Красилов, анализируя взаимодействие человека и природы, высказал мысль о том, что человек является регулирующим фактором биосферы. В сложных системах, отмечает он, как правило, есть механизм исправления ошибок, механизм репарации повреждений. Так дефектные участки генетического кода вырезаются специальными ферментами — рестриктазами. Биосфера до сих пор не имела подобных механизмов, но по логике развития они должны были рано или поздно появиться. Появление мыслящего существа — человека, с точки зрения В. А. Красилова, означает потенциальную возможность сознательной репарации биосферы. «Однако, — делает существенную оговорку В. А. Красилов, — реализация этой возможности зависит от осознания человеком своей эволюционной миссии» (1992, с. 170–171). Продолжая эту мысль, можно заметить, что осознание этой эволюционной миссии человеком, с нашей точки зрения, во многом заключено в четком определении им своего места и своих возможностей в коэволюционном ряду общего развития универсума. Н. Ф. Реймерс полагает, что должен существовать какой-то дополнительный эволюционный механизм, какие-то направляющие ограничения в этом развитии универсума. Выделить и понять его можно, как представляется, только на основе использования идеи коэволюции всех этих сопряженных рядов развития. В своей книге «Начала экологических знаний» ученый предлагает общую структуру коэволюционирующих элементов (1993, с. 231–232).

Если учесть, что биосфера построена по иерархическому принципу и к тому же входит в иерархию систем космоса, то совершенно очевидна каскадность процесса эволюции: меняется место нашей галактики во Вселенной, эволюционирует Солнечная система, изменяется Земля как планета, все уровни и иерархии ее природных систем, включая экологические. Происходит эволюция многих эволюций, каждая из которых обуславливает ряд ограничений. Ритмы Солнца накладывают «вето» на многие варианты развития. Земная гравитация отменяет все варианты, не соответствующие ей и т. д. Каждый вышестоящий уровень иерархии ограничивает и поэтому направляет развитие систем более низких уровней иерархии. Однако существует и процесс обратного воздействия. Особенно наглядно это проявилось в условиях нарастания антропогенных воздействий на природу. Эволюция живых систем на Земле идет нынче по тем же природным законам эволюции, но в рамках мощного антропогенного пресса, что существенно изменяет ситуацию и требует специального анализа коэволюции природы, человека и общества в контексте концепции глобальной экологии.

Достижения эволюционной биологии в XX в., особенно экологии, этологии и популяционной генетики, показали значение процессов коэволюции, например, при формировании коммуникативных систем, где требуется совместная эволюция передающей и воспринимающей систем, при объяснении форм коммуникативного, совместного поведения общественных животных и т. д. Идея коэволюции, еще вчера бывшая периферийной в эволюционизме, возникшая для объяснения симбиотических взаимоотношений, ныне все более и более осознается в своей философской глубине и становится центральной для всего эволюционистского способа мысли. В различных разделах биологии начинают говорить о генно-культурной коэволюции, о совместной эволюции психики человека и социокультурной эволюции, о коэволюции природы и человека. Идея коэволюции в наши дни становится программой целого ряда естественнонаучных дисциплин и требует кардинального изменения наших установок. Если мы не изменим наше мышление, если мы не превратим идею коэволюции в стратегию естественнонаучного и философского подхода к природе, у нас, по-видимому, останется мало надежды продвинуться хоть немного вперед в наших попытках понять взаимосвязи между природой и человеком, между эволюцией психики и поведения животных, с одной стороны, и человека, с другой, между биологической и социокультурной эволюцией.

Идея коэволюции, трактуемая как программная для естествознания конца XX в., положена в основу нового понимания философии природы. При этом важно не просто подчеркнуть значимость идеи коэволюции для современного изучения природы, но и осознать важнейшие характеристики коэволюционной стратегии в естественнонаучном и философском постижении природы.

Коэволюционная стратегия позволяет интерпретировать результаты научных исследований, данные наблюдений и измерений, результаты экспериментальных и полевых исследований, учитывая решающий вектор изменений в природных популяциях и биогеоценозах.

Коэволюционная стратегия позволяет осмыслить и понять те естественнонаучные факты, которые имеют отношение к антропогенному воздействию на природные ландшафты и экосистемы, позволяет построить прогнозы тех отрицательных последствий, которые может иметь воздействие человека на природу с тем, чтобы дать наилучшие рекомендации о том, как избежать этих негативных последствий или свести их к минимуму.

Козволюционная стратегия утверждает новые ориентиры человеческой жизнедеятельности, выдвигая новые экологические регулятивы как природопользования, так и материального производства, формулируя нормы экологической сбалансированности и динамического равновесия человека и природы, правовые регулятивы вторжения человека в природные экосистемы, определяя ценности биосферной экологической этики, направленной на поддержание, защиту и расширение жизни, на увеличение ее разнообразия. Тем самым осознаются глубинные истоки экологического кризиса и намечаются пути выхода из него. Козволюционная стратегия способствует развитию критического взгляда и способностей к самостоятельному мышлению, необходимых в процессе освоения сложностей современного человеческого бытия.

Литература

- Вернадский В. И.* Живое вещество. М. : Мысль, 1978. [4], 358 с.
- Вяткин Ю. С.* Концепции эволюции и проблема антропогенеза. Барнаул : Изд-во АлтГТУ, 2006. 205, [1] с.
- Казначеев В. П.* Учение о биосфере. М. : Знание, 1985. 79 с.
- Карпинская Р. С., Лисеев И. К., Огуцов А. В.* Философия природы: козволюционная стратегия. М. : Интерпракс, 1995. 350 с.
- Колчинский Э. И.* Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 149 с.
- Красилов В. А.* Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М. : Ин-т охраны природы и заповед. дела, 1992. 174 с.
- Реймерс Н. Ф.* Начала экологических знаний. М. : МНЭПУ, 1993. 262 с.
- Родин С. Н.* Идея козволюции. Новосибирск : Наука, 1991. 267, [3] с.
- Федоров В. М.* Учение о биосфере и интеграция наук. М. : МГУ, 1986. 89 с.
- Хесин-Лурье Р. Б.* Непостоянство генома. М. : Мир, 1984. 472 с.
- Чижевский А. Л.* Земное эхо солнечных бурь. М. : Мысль, 1976. С. 71.
- Эволюция генома.* М. : Мир, 1986. 365 с.

Modern Evolutionism: Way of Transformation from Biology to Culture

I. K. Liseev

Institute of Philosophy, RAS
Moscow, Russia: liseev@iph.ras.ru

Philosophy is the way of research of fundamental basis of being. It is always changeable and connected with history. It reflects the borders of its time's culture. In its transformations philosophy uses all cultural aspects. Scientific picture of the world takes very important place in between them. However, today natural sciences of life require rethinking of many philosophical stereotypes. In ontology this is comparative research of ontological schemes. The foundation of new principles of modern philosophy of nature is required. In methodology this is the creation of new methodological constructions, analysis of transformations of methodological consciousness. In axiology this is acknowledgement of cooperation (not only competition) as a factor of evolution and engine of progress.

Keywords: evolution, co-evolution, Darwinism, synthetic theory of evolution, biosphere, biological and social evolution, cultural evolution.

ЗНАЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ Ч. ДАРВИНА ДЛЯ СОВРЕМЕННОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО ОБРАЗОВАНИЯ

А. Г. Юсуфов, М. А. Магомедова

Дагестанский государственный университет
Россия, Махачкала: dekanbio@mail.dgu.ru

В связи с 200-летним юбилеем со дня рождения Ч. Дарвина рассматривается роль его учения в современной биологии и системе биологического образования. Проанализировано, насколько достаточны учение Ч. Дарвина в целом и механизм действия естественного отбора в частности для объяснения процесса эволюции живой природы и соответствуют ли они религиозным представлениям.

Ключевые слова: эволюция, дарвинизм, религия, биологическое образование.

Эволюционное учение Ч. Дарвина за 150 лет признано теоретической основой биологии. Попытки его опровергнуть, спекулируя на еще не решенных вопросах эволюции и взывая к религиозным представлениям, оказались неоправданными. Развитие науки в будущем внесет еще немало изменений в понимание факторов, направлений и результатов эволюции живых существ. Однако фундаментальность учения естественного отбора как механизма эволюции, бесспорна, и на сегодняшний день без него невозможно современное биологическое образование (Тейлор и др., 2004).

В рамках юбилея 200-летия со дня рождения Ч. Дарвина уместно оценить роль его учения как в современной биологии, так и в системе биологического образования. Необходимость такого анализа связана не только с неоднозначным отношением к дарвинизму части современных биологов и философов, но и с участвовавшими в СМИ нападениями на учение Ч. Дарвина и СТЭ, подчеркивающими их якобы несоответствие современному этапу развития науки.

Нет возможности в рамках краткого сообщения проанализировать роль естественного отбора в эволюции. В общих чертах выделим только два направления, в рамках которых попытаемся определить: достаточно ли учение Ч. Дарвина в целом и механизм действия естественного отбора в частности для объяснения эволюции живой природы и в какой степени они соответствуют или противоречат религиозным представлениям.

Вне всякого сомнения, стремление расширить представления о механизмах эволюции с учетом новейших достижений биологии соответствует потребностям развития самой эволюционной теории (Юсуфов, 1996; Колчинский, 2009; Борзенков, 2009; Куприянов, 2009; Маут, Provine, 1980; и др.). В связи с этим неизбежны дискуссии о проблемах единства механизмов микро- и макроэволюции, о специфике закономерностей молекулярной и морфологической эволюции, о причинах направленности, ограниченности и необратимости эволюции, о принципах эволюции биогеоценозов (экосистем) и т. д. Как показывает весь предшествующий опыт, наличие таких дискуссионных вопросов — важный стимул для дальнейшего изучения факторов эволюции (Юсуфов, 1996).

По разным вопросам теории эволюции имеется необозримая информация, которая частично уже подытожена (Воронцов, 1998; 2006; Колчинский, 2002; Татаринов,

2007; Gould, 2004; Barton et al., 2007). В то же время в отечественной литературе немало публикаций, в которых роль естественного отбора в эволюции подвергается сомнению (Почему Дарвин.... 2005) или полностью оспаривается (Кордюм, 1982; Назаров, 2005) доказательствами значения других факторов эволюции. Некоторые историки науки, говоря о «научной несостоятельности классического дарвинизма и СТЭ», пытаются освободить цивилизованный мир от дарвинизма и совершить «подлинную интеллектуальную революцию в парадигме эволюции», избавив биологию от идеи отбора (Назаров, 2005, с. 10, 449).

Не менее сложно обстоит дело с попытками противопоставления учения Ч. Дарвина религиозным взглядам. Вот некоторые примеры. Так, СМИ с восхищением подчеркивали, что одна ученица Санкт-Петербурга подала в суд иск о необходимости защиты ее прав от изучения в школе теории Ч. Дарвина, якобы противоречащей ее религиозным убеждениям. При этом она, а точнее стоявшие за ней группы, требовала полного изъятия из программ школ эволюционного учения. Газета «Поиск» неоднократно печатала статьи ряда зарубежных деятелей, отрицающих эволюцию живой природы на базе многократно уже опровергнутых рассуждений о нереальности возникновения естественным путем сложной молекулы ДНК, а тем более генома человека. Э. Мулдашев (2004) допустил грубые выпады против учения Ч. Дарвина перед отправкой в экспедиции на остров Пасхи (в Город Богов), где якобы был сотворен человек, а перед этим была там создана молекулу ДНК. Не отстают от нападков на Ч. Дарвина и представители некоторых конфессий, демонстрируя различные антинаучные ролики по центральному телевидению. Есть и специальные книги эмоционального характера для широкой публики, направленные против его учения (Бейкер, 1992; Johnson, 1993; Харун Яхья, 2000). К сожалению, такие голословные суждения характерны и для некоторых студентов вузов и даже части преподавателей, «повышающих» свой «научный уровень» на основе информации из СМИ. Как верно заметил А. В. Марков (2009), антидарвинизм стал одним важнейших критериев интеллектуальной деградации общества.

В других публикациях отвергается учение Ч. Дарвина на базе критического отношения к нему некоторых биологов, указывающих на отсутствие экспериментальных доказательств возникновения под действием естественного отбора сложных органов типа глаза, а также переходных форм при становлении человека и других видов. Так, говоря об эволюции человека, автор замечает, что «этого процесса никто не видел», а неандертальцы и древние люди представляют собой итог того, что Бог попросту отбрасывал «бракованные образцы» (Почему Дарвин... 2005, с. 67, 68). Заканчивается публикация фразой «кто он, наш творец — Природа, Бог или пришелец из космоса, нам пока не дано знать...». В этом отношении более резонно звучала другая публикация (Был ли прав Дарвин? 2005), где объективно изложено учение Ч. Дарвина и показана его роль в биологии.

По вопросам эволюции жизни на разных сайтах Интернета часто появляется информация с опровержением учения Ч. Дарвина и возможности возникновения естественным путем жизни и человека. Следует заметить, что с момента своего возникновения теория эволюции эти вопросы затрагивает лишь в самых общих чертах. В письме к А. Уоллесу от 21 декабря 1857 г. Ч. Дарвин писал, что он не намерен обсуждать вопрос о происхождении человека, с которым связано столько предрассудков, хотя и вполне допускает, что это представляет увлекательную проблему для натуралиста. Дарвин лишь подчеркивал биологическую близость

человека к животным и возможность его возникновения как одного из видов в процессе эволюции жизни, что ныне подтверждается многими ископаемыми находками предков человека (Ридли, 2009).

Оценивая антропологию как фальшивую науку, А. Бушков (2007 с. 148, 191) представления Ч. Дарвина о возможности естественного происхождения человека отнес к призракам и умозрительным измышлениям. Автор вообще против идеи естественного возникновения жизни, а также развития живых организмов на основе случайных и ненаправленных мутаций. Проявляя недовольство подменой в учении Ч. Дарвина роли Творца ссылками на Природу, автор заключает, что «верующий не в состоянии доказать существование Бога, как и атеист — отсутствие Господа» (Бушков, 2007, с. 150). Из-за высокой оценки Н. И. Вавиловым вклада Ч. Дарвина в науку автор кощунственно относит его к сомнительным академикам, сочинявшим анонимки на других крупных ученых. За свои же связи с эмигрантами Н. И. Вавилов «угодил на нары, где и помер»! Трудно оставаться равнодушным к таким выражениям. Он далее заявляет, что от теории Дарвина ныне остались лишь «рожки да ножки» (там же, с. 335). Он сейчас вызывает обыкновенную «человеческую жалость», никакой он «не великий ученый» (там же, с. 370). Знакомство с этой книгой свидетельствует о неосведомленности Бушкова в элементарных основах современной биологии. Он пытается изобразить Ч. Дарвина даже как предшественника нацизма (там же, с. 372).

При оценке учения Ч. Дарвина и теории эволюции допускают антинаучные выпады, прежде всего, сторонники креационизма и неокреационизма. На их сайте в Интернете с целью придания подобным рассуждениям наукообразного характера наравне с идеей об эволюции живого рассматриваются столь далекие от биологии вопросы, как причины разлива Нила и формирования горючих ископаемых, значение Бога и Библии для познания жизни и т. п. Причем от дискуссии уже призывают перейти к репрессивным мерам. В газете «Черновик» (Дагестан) некий анонимный автор задает вопрос: «...меня очень интересует вопрос, почему в школах до сих пор преподают теорию эволюции. Ведь она уже давно потерпела крах... как вымысел?» (2008, № 19). Такие заявления свидетельствуют только о невежестве и попытках административным путем решать дискуссионные проблемы. Уже неоднократно предпринимались попытки добиться судебного решения об отмене преподавания эволюционного учения в школе или введения в программу наравне с ним изучения Библии. Так, в 2005 г. церковная школа г. Дувер (штат Пенсильвания) подала иск в суд об этом (Padian et al., 2009). Суд, опираясь на конституцию штата, отклонил иск ввиду необходимости изложения в школе учения Ч. Дарвина как научной доктрины. Федеральный суд подтвердил его решение. Недавно на сайте «Радио Свободы» (2009, RFE/RL, inc) появилось сообщение «Полная версия разоблачения Ч. Дарвина», как результат демонстрации фильма «Обвиняется Ч. Дарвин» в клубе «Санта-Фантом». На демонстрации фильма присутствовали не только религиозные деятели, но и люди, именующие себя учеными и даже работающие в солидных научных учреждениях (А. Белов, В. Воейков, Ю. Чайковский и др.). Когда О. Орлова заявила, что фильм является «не только дурным, но и опасным», ее выдворили из зала выкриками «фашистка-дарвинистка».

Подобные нападки на эволюционное учение последнее время все чаще стали получают отповедь со стороны научного сообщества. Так, газета «Поиск» (2009, № 21) в статье «Апельсин с булавками (какую пищу для неукрепленных умов предлагают

лженаука и церковь?)» опубликовала итоги работы комиссии РАН по борьбе с лженаукой и фальсификацией научных исследований, отстаивая роль учения Ч. Дарвина в развитии науки. Эта комиссия в своей деятельности использовала и решения Ассамблеи Европейского парламента о защите науки от религии (Опасность... 2009). Сессия РАН в мае 2009 г. также присоединилась к этому решению. Заметим, что с каждым годом появляются все новые данные, подтверждающие роль естественного отбора в эволюции жизни (Yokoyma et al., 2008; Finarell et al., 2009). Об этом свидетельствуют материалы о начальных этапах развития жизни (Payne et al., 2009; Sadki et al., 2009), о сложном и системном характере процесса эволюции (Mayr, 2001; Winter, 2008) путем фиксации случайных мутаций (Willis, McElwain, et al., 2002; Blount et al., 2008). Встречаются и объективные публикации, касающиеся оценки учения Ч. Дарвина даже в СМИ (Почему... 2009; Дарвин отказал Богу в отцовстве? 2005; Стрельникова, 2008).

Критики Дарвина игнорируют широкое использование в современной науке идеи эволюции при объяснении явлений от строения микромира до образования звезд и планет. Принцип эволюции вошел в разные области науки и сферы человеческой деятельности. Его нельзя отрицать, оставаясь в рамках науки, которая распространила его на мир в целом, что привело к утверждению идеи о глобальности эволюционного процесса и значимости его для общества и цивилизации. Идея эволюции — составная часть мировоззрения современного общества, которое само воспринимается и изучается как результат реализации общих закономерностей развития Вселенной.

Идея эволюции воспринимается и в современных вариантах креационизма, объясняющего ее по-своему (Хлебосолов, 2004). Однако суть процесса эволюции проявляется только через механизм действия естественного отбора. Даже в тех случаях, когда невозможно отрицать селективное значение адаптациогенеза, некоторые пытаются внести коррективы в его механизм, отрицая возможность переработки случайных и ненаправленных мутаций, воспринимаемых как абсолютно единичные явления, в саморганизованный процесс приспособления живых систем к окружающему миру. Безусловно, в СТЭ не были решены все вопросы процесса эволюции. При этом нерешенные вопросы используются сальтационистскими, неокатастрофическими и неоламаркистскими течениями, опирающимися на достижения молекулярной генетики, биологии развития и палеонтологии. Вместе с тем механизм действия отбора в эволюции остается необходимым при объяснении дивергенции живых существ, каждое из которых имеет универсальную биохимическую организацию (Willis, McElwain et al., 2002).

Заметим, что Ч. Дарвин, высоко оценивая роль естественного отбора в эволюции, не рассматривал его как единственный фактор эволюции. Стремления Э. Геккеля и других ранних защитников учения Ч. Дарвина доказать неизбежность всех его идей всегда вызывали волну антиэволюционизма и антидарвинизма (Воронцов, 1998, с. 19). Отсюда объективная оценка учения Ч. Дарвина возможна только с учетом его роли в развитии биологии и в прошлом, и в будущем. Эволюционная биология давно вышла за рамки дарвинизма и нуждается в философии, создаваемой путем синтеза исторических и функционально-кибернетических концепций (Mayr, Provine, 1980; Mayr, 2001).

Для биологии значима философская фундаментальность дарвинизма, связанная с объяснением явлений целесообразности живых существ путем отбора случайных

наследственных изменений в поколениях (Мауг, 2001). Это положение получило подтверждение на обширном материале, хотя и предстоит еще много уточнений (Мауг, 2001, р. 278). Как отмечал более 30 лет тому назад М. Рьюз, даже критики учения Ч. Дарвина были вынуждены признать его влияние на развитие биологии (Рьюз, 1977, с. 31). Примером может служить К. Поппер, который на склоне лет признал, что механизм отбора действует и в области эпистемологии, где достижение объективного знания обеспечивается устранением ошибок в процессе познания (Поппер, 2002, с. 144). В. И. Вернадский (1960, с. 241), говоря о влиянии учения Ч. Дарвина на развитие биологии, указывал, что «всякое новое явление или новое представление в биологии для того, чтобы войти в научную мысль, должно быть ... определено в своем отношении к эволюции видов».

Показано, что большинство химических реакций, которые выступают сами по себе даже как очень редкие события, статистически вероятны благодаря участию в них множестве молекул, подобно возникновению и развитию жизни «под влиянием естественного отбора» (Крик, 2002). Такие явления играют роль и «в возникновении сложного поведения, характерного для любой физико-химической системы в виде внутренних термодинамических случайностей» (Николас, Пригожин, 1990).

Представляют интерес данные, полученные на *Escherichia coli*. В 1988 г. для эксперимента были отобраны 12 ее линий-популяций, которые для своего размножения использовали только глюкозу как источник энергии. Отобранные линии культивировали в дальнейшем на среде с цитратом, не пригодном для их переработки, в течение 30 тыс. поколений. При этом у одной из популяций произошла мутация, приведшая к способности переработки цитрата как источника энергии для размножения. Отбор особей по использованию цитрата привел к увеличению численности этой линии (Blount et al., 2008).

Современная теория эволюции, опирающаяся на признании роли механизма действия отбора в эволюции, сохраняет свое мировоззренческое значение не только для биологии, но и философии. Учение Ч. Дарвина способствовало возникновению новых разделов биологии и привело к преобразованию мышления исследователей (Мауг, Провайн., 1980; Мауг, 2001). В будущем даже при внесении изменений в оценке роли отбора учение Ч. Дарвина сохранит свое методологическое значение для биологии. Благодаря его учению эволюция перестала быть продуктом спекуляций и стала предметом тысяч специальных исследований. Поэтому развитие биологии даже в условиях прогресса ее физико-химических направлений трудно представить вне этого учения, как и современное биологическое образование без его методологической и мировоззренческой направленности.

Литература

- Бейкер С. Камень преткновения. Верна ли теория эволюции? М. : Market Gid, 1992. 50 с.
- Борзенков В. Г. Дарвинизм на пути к новому синтезу // Человек. 2009. № 6. С. 5–20.
- Бушков А. Планета предассудков. Как создавалась фальшивая реальность. М. : Олма Медиа, Групп, 2007. 575 с.
- Был ли прав Дарвин? // National geographic. Январь. 2005. С. 84.
- Вернадский В. И. Эволюция видов и живое вещество. Избранные труды. М. : Наука, 1960. С. 238–251.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс-Традиция, 1999. 640 с.

- Воронцов Н. Н. Наука, ученые и общество. Избранные труды. М. : Наука, 2006. 436 с.
- Марков А. В. Антидарвинизм как симптом интеллектуальной деградации (размышления, навеянные Дарвиновским юбилеем) : ст. для бюл. «В защиту науки», изд. комиссией РАН по борьбе с лженаукой // <http://www.evolbiol.ru/darwin200.htm>. 2009/
- Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм — вечная дилемма или возможности синтеза? (Историко-критические очерки). СПб. : Наука, 2002. 554 с.
- Колчинский Э. И. Эволюция эволюционных взглядов // Эксперт. Специальный выпуск. 2009. № 29 (667). С. 80–85.
- Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев : Наукова думка, 1982. 260 с.
- Крик Ф. Жизнь как она есть: ее зарождение и сущность. М. : Ин-т комп. исслед., 2002. 159 с.
- Курпьянов А. В. Дарвин: пора прощаться // Информационный вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 440–448.
- Мулдашев Э. Теория Дарвина. Это смешно // Аргументы и факты. 2004. № 25. С. 27.
- Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину. Смена эволюционной модели. М. : УРСС, 2005. 519 с.
- Николаев Г., Пригожин И. Познание сложного явления. М. : Мир, 1990. 344 с.
- Опасность креационизма для образования. Резолюция № 1580 (2007) Парламентской Ассамблеи Совета Европы // Поиск. 2009. № 16. С. 14.
- Поппер К. Р. Объективное знание. Эволюционный подход. М. : УРСС, 2002. 381 с.
- Почему Дарвин отказал Богу в отцовстве? // Новая неделя. 2005. № 16. С. 66–68.
- Пучковский С. В. Эволюция экосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве и времени. Ижевск : Изд-во Удмур. ун-та, 1994. 340 с.
- Ридли М. Геном. Автобиография в 23 гл. М. : ЭСМО, 2009. 427 с.
- Рьюз М. Философия биологии. М. : Прогресс, 1977. 317 с.
- Стрельникова М. Дарвин надеялся скрыть от людей тайну их происхождения // Журнал 7 дней. 2008. С. 100–107.
- Татаринцев Л. П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 3. С. 165–169.
- Тейлор Д., Грин Н. и Стаут У. Биология. М. : Мир, 2004. С. 271–337.
- Харун Яхья. Обман эволюции. Научный крах теории эволюции и ее идеологическая подоплека. М. : Изд-во Окича, 2000. 208 с.
- Хлебосолов Е. И. Лекции по теории эволюции. М. : Перспектива, 2004. 264 с.
- Юсуфов А. Г. О проблемах дарвинизма и теории эволюции // Научная мысль Кавказа. 1996. № 3. С. 89–93.
- Barton N., Briggs D., Eisen J., Goldstein D., Patel N. Evolution. N. Y. : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 833 p.
- Blount Z. D., Borland Ch. Z., Lenski R. E. Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2008. Vol. 105. № 23. P. 7899–7906.
- Gould S. J. The structure of evolutionary theory. Cambridge (Mass.) : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2002. XXII, 1433 p.
- Johnson Ph. E. Darwin on trial. Illinois: Downers Grove, 1993. 220 p.
- Finarell J. A., Flynn J. J. Brain-size and sociality in Carnivora // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2009. Vol. 106. № 23. P. 9345–9349.
- Mayr E. The philosophical Foundations of Darwinism // Proceedings of the American Philosophical Society. 2001. Vol. 145. № 4. P. 488–494.
- Padian K., Matzks M. Darwin. Dover “Intelligent Design” and Textbooks // Biochemical Journal. 2009. Vol. 417. P. 29–42.
- Payne J. L., Bayer A. G. et al. Two-Phase increase in the maximum size of life over 3,5 billion years reflects biological innovation and environmental opportunity // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2009. Vol. 106. № 1. P. 24–27.
- Sadki M. et al. A Designed protein experimental modes of primordial folding // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2009. Vol. 106. № 11. P. 4127–4132.

- The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology* / eds. E. Mayr, W. B. Provine. Harvard Univ. Press, 1980. P. 487.
- Willis K.J., Mc Elwain J. C. The Evolution of Plants. Oxford : Oxford Univ. Press, 2002. 378 p.
- Winter R. G. Systemic Darwinism // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2008. Vol. 105. № 33. P. 11 833–11 838.
- Yokoyama S. et al. Elucidation of phenotypic adaptation: Molekular analyses dim-light vision protein in vertebrates // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2008. Vol. 105. № 36. P. 11 348–11 355.

The Role of Evolutionary Theory of Darwin in Modern Biological Education

A. G. Usufov, M. A. Magomedova

Dagestan State University
Mahachkala, Russia: dekanbio@mail.dgu.ru

In connection with 200-th anniversary of Darwin the role of his theory in modern biology in system of biological education is analyzed. The attention has been paid to explanation of Darwin's theory and mechanism of natural selection in evolution of nature and its relationship to religion.

Keywords: evolution, Darwinism, religion, biological education.

THE PROBLEM OF EVOLUTION: NATURAL-PHYSICAL OR HUMAN-SOCIAL?

G. Sandstrom

St. Petersburg State University
St. Petersburg, Russia; gregorisandstrom@yahoo.com

This article shows that the most important challenge to 'evolutionary theory' is not in the biological sciences, but rather in the human-social sciences. By contrasting 'human selection,' or the category of 'artificial selection' that Darwin used, with 'natural selection' a gap between evolutionary theories is identified. It is wrong to speak of 'evolution' with respect to human-social change. This is because evolution is a type of change, while change is not a type of evolution. Human-social change is not 'evolution' because agency, free will, decision-making, purpose and teleology are involved. The concept of 'extension' is introduced as an example of non-evolutionary human-social change. The suggestion of a new era in communication about development and change is made according to a paradigm of intentional human-social extension.

Keywords: Integral Philosophy of Science, T. Dobzhansky, P. Sorokin, Evolutionism, Scientism, Dehumanization, Human Selection, Extension Method.

Introduction

Darwin's theory was good biology which was perverted by others to support bad sociology.

Dobzhansky T. The Biological Basis of Human Freedom (Dobzhansky, 1956. P. 59)

In 1931, Russian historian of science B. Hessen (1971) attended a conference on the history of science and technology in London where he presented a radically new view of I. Newton's scientific contribution. Hessen's paper contended that the place where one comes from and the perspectives gained from their surrounding environment, including politics, culture and economics, makes a difference in a person's science, in their philosophy and in their theology or the way one practises their religion or worldview. Science is thus not simply an objective, 'out-there' activity where nationality or citizenship doesn't matter. Doing science is something inevitably cultural and it depends at least in part on where one was born and resides.

The topic of 'evolution' is an especially explosive one for discussing perspectives from various parts of the world, as Hessen did. We will discuss mainly Russian perspectives on evolution below.

In terms of where we are headed in the future, the Russian scholars P. Sorokin (1889–1968) and T. Dobzhansky (1900–1975) will be invoked, both of whom moved to 'the West' and contributed significantly in sociology and biology respectively. Dobzhansky is credited with helping to synthesize Darwinian and Mendelian ideas into the 'modern synthesis,' but also contributed to what we are labelling as the current problem of evolution. The main problem is that categories appropriate to the study of biological evolution have been brought into human-social sciences (Cf. Sandstrom, 2008), where they don't apply and instead serve to mislead.

From Biology to Technology

The Canadian culture, technology and communications theorist M. McLuhan (1969. P. 143) wrote that, “The entire evolutionary process shifted, at the moment of Sputnik, from biology to technology.” McLuhan suggested that there is a fundamental break (Teilhard de Chardin’s idea of ‘threshold’) between biology and technology, which is mediated by the ‘purpose’¹ or ‘goal’ of science. Science is something made in society and for society, as Hessen showed, and is not distinct from it.

The IAP Statement on the teaching of evolution (2006), signed by 67 national Academies of Science, says that “Human understanding of value and purpose are outside of natural science’s scope.” This statement made by natural-physical scientists confirms the rightful sovereignty of human-social thought. The concept ‘outside’ is crucial here. It is important to acknowledge that the scientific contribution Darwin made is distinct from his social, cultural, economic, political, religious or philosophical speculations. Darwin could have been wrong about the non-natural aspects of human beings (Allchin, 2009), while being right about natural history, including even human origins; this is the argument that we are now putting forth.

The main claims of this paper focus on two categories: Natural-Physical Sciences (NPS²) and Human-Social Sciences (HSS), and on the particular language used by HSS to study ‘change’ and ‘development’ in human societies and cultures. What we then offer is an alternative to ‘evolution’ in human-social thought.

From History and Philosophy of Sciences (HPS) to Sociology of Sciences (SoS)

The topic “Charles Darwin and Modern Science” is fully within the scope of both HPS and SoS, though we will speak only about SoS. We are interested to speak about more than Darwin, but about ‘science’ too. The idea of ‘evolution’ is the main focus of the paper, which, however, of course must include this particular British scientist whose accomplishments and career we are celebrating today.

However, since evolution is the main topic, this leads us to one of the most discussed themes in SoS — theory change — i.e. how a ‘paradigm shift’ (T. Kuhn) happens and how creative human personalities influence the advance of science. Since ‘evolution’ is sometimes invoked as an example of ‘theory change,’ SoS has reason to speak about ‘evolution.’ Below we express the importance of SoS’s ‘sovereign’ academic voice.

Natural-Physical Sciences (NPS) and Human-Social Sciences (HSS)

NPS and HSS use different languages in their/our respective realms. Russian scholars are particularly good at recognising this since they follow the German tradition that distinguishes *naturwissenschaften* (natural-physical sciences) from *geisteswis-*

¹ “Evolution has no purpose; man must supply this for himself” (Dobzhansky, 1956, p. 134).

² Semantically, NPS refers to ‘natural-physical sciences,’ ‘natural-physical scientists’ (NPSs) and to ‘natural-physical scientific;’ likewise with HSS. In Russian, NPS is *estestvennyye nauki* and HSS is *obshestvennyye-gumanitarnyye nauki*.

senschaften (human-social or spiritual sciences). The Anglo-American tradition, on the other hand, invites a third position of ‘humanities’ and declares social sciences and humanities as ‘unscientific’ in contrast with ‘natural sciences.’ The Russian language term ‘*uchyeoni*’ offers a middle ground representing both ‘scientists’ and ‘scholars’. We prefer the German-Russian approach in this paper.

Russian-French philosopher N. Berdyaev explains the importance of distinguishing the sovereign domains of knowledge by referencing sociologist N. Mikhailovsky. He says, Mikhailovsky “was entirely right when he rebelled against the transference of the methods of natural science to the social sciences and insisted that values are inescapable in sociology” (Berdyaev, 1992 [1947], p. 131). Accepting the distinction between the two sovereign domains of NPS and HSS leads to a recognition of ‘value’ and ‘meaning’ that is foreign among NPSs, but which is both common and necessary among HSSs.

To clarify our position in brief: we are with Darwin when it comes to NPS and against Darwin when it comes to HSS. We are anti-Darwinists and anti-evolutionists in HSS. This, we believe, is consistent with at least some thinkers in the Russian tradition (e. g. N. Ya. Danilevsky), including a rejection of Malthus’s ideas of population and ethics (Todes, 1989). We are critical of Darwin’s “Descent of Man” (1871) rather than his “On the Origins of Species” (1859). This criticism involves a higher level or type of discourse than biology because it includes non-naturalistic areas of the Academy. A ‘natural law’ of population, for example, does not qualify as a ‘sociological law’ of community. There is a danger when people use such language regarding human beings that reduces us, i. e. humanity to merely a zoological category.

Dehumanisation

When we say there is a danger of using naturalistic language in HSS, what we are strategically protecting ourselves against is ‘dehumanisation.’ This term signifies a process by which human beings lose their special status and where socio-biologists claim to be experts about humans. American-Brit sociologist S. Fuller is one of the most vocal critics challenging biology when it compromises the sovereignty of HSS (2006). There are many others who have held this position as well.

J. Rogers wrote (1974, p. 49) that “by incorporating the law of Malthus into his theory of natural selection, Darwin had made possible the application of his theory to human society in a particularly brutal and inhuman fashion”.

Once ‘teleological’ explanations and ideas are granted as necessary in HSS (e. g. Mikhailovsky and Sorokin) then evolution can be removed from HSS as a non-teleological theory of natural history. This move serves to ‘re-humanise’ us, by pushing back for academic sovereignty against socio-biology and ethology.

One of the problems with evolution as a social philosophy is that it obscures the position of whether or not human-social change is teleological. Some scholars say it is, while others say it is not. This general confusion is similar in some ways to the confusion surrounding the idea of ‘natural selection’ as being a type of ‘agency.’ Agency in human-social thought usually implies choices and goals, whereas no such factors appear in the biological mechanism of ‘natural selection.’ We wish to clear up this confusion.

Natural Selection and Human Selection

How does one measure ‘natural selection’ in human-made things? ‘Natural selection’ is problematic to apply in HSS because it confuses the differences and similarities between ‘social selection’ and ‘individual selection.’ Opposite to the term ‘natural selection’ in NPS is the umbrella term ‘human selection’ (Wallace, 1890) in HSS, while Darwin spoke of ‘artificial selection’ regarding the breeding of animals and plants.

When one openly admits that human selection differs from natural selection, HSS academic sovereignty is protected and enhanced. This way, HSS need not bow to pressure from folks (e. g. evolutionary psychologists) who threaten their sovereignty.

In HSS, human beings are predominantly treated as special, unique, and (this is the biggest leap) somehow ‘discontinuous’ with the rest of the visible or ‘natural’ world. Darwin admitted that ‘artificial selection’ differed significantly from ‘natural selection.’ Yet he did not go far enough to clarify the source of ‘agency,’ or the creative making of artefacts by human beings. He loosely transferred agency to the category called ‘nature,’ thus endowing it with a pseudo-creative capacity.

However, if ‘culture’ is seen as an independent category from ‘nature,’ then alternative ways to approach it are needed aside from what is done in NPS. Culture falls within the domain of HSS. T. Dobzhansky, however, was not prepared to recognize this; instead he wanted to theorize about ‘culture’ from a naturalistic perspective. We wish to correct his oversight.

Dobzhansky’s Oversight: Cultural Evolution

One of the major features of Dobzhansky’s work is the addition of culture in his ‘evolutionary synthesis.’ However, there are many problems with this approach. Dobzhansky was an East-West synthesiser by way of his journey from Russia to the United States. He also crossed boundaries from NPS to HSS by applying evolutionary theory in cosmology (inorganic), biology (organic) and culture (super-organic).

Dobzhansky sought a balance between the biological and the cultural realms, saying (1956, p. 110) “it is just as wrong to explain human affairs entirely by biology as it is to suppose that biology has no bearing on human affairs.” He would thus likely have sympathy for those who speak against the application of ‘outside’ ideologies by NPSs in HSS. Why then did he freely transfer a biological concept to the realm of culture?

‘Naturalism,’ ‘reductionism’ and ‘scientism’ — these are three terms that are unpleasant for NPSs to hear. For HSSs, however, it makes sense to defend their/our field against such ideologies, due to the reflexive character of the academic domain. It is important, nonetheless, to actively protect the sovereignty of HSS fields, which is why we raise this topic here.

Sorokin’s Cultural Types and the IT Turn toward Communication

P. Sorokin has been interpreted in many different ways. He is now being studied again more seriously by Russian scholars, witnessed by the first Sorokin conference in St. Petersburg (2009). This is partly due to the availability of translations of Sorokin’s work

from English into Russian. It also shows that Russian sociology is maturing in light of its cloudy past³.

Sorokin's conceptual triads are well-known in sociology. Here we focus on his cultural types: Sensate, Idealistic and Ideational⁴. Sorokin (1941, p. 22) believed that, "We are living and acting at one of the epoch-making turning points of human history, when *one fundamental form of culture and society — sensate — is declining and a different form is emerging*". The period that Sorokin refers to is one that we are still living in; the transition that he speaks of from Sensate to Ideational has not yet been achieved. 'Evolutionism' as a universal ideology is one of the remaining barriers.

In Sorokin's words (1937, p. 67):

"Each [cultural type] has its own mentality; its own system of truth and knowledge; its own philosophy and *Weltanschauung*; its own type of religion and standards of 'holiness'; its own system of right and wrong; its own forms of art and literature; its own mores, laws, codes of conduct; its own predominant forms of social relationships; its own economic and political organization; and finally, its own type of human personality, with a peculiar mentality and conduct".

What we offer as a contribution in this paper is a neo-Sorokinian way to transition from Sensate science to Ideational science. We propose an 'idea' that shifts the conversation away from problems associated with evolutionism as HSS ideology onto new linguistic territory using an alternative general methodology.

Competition & Cooperation, Struggle & Tension, Conflict & Mutual Aid: Altruism

What we see in Darwin's work is an overstatement of the importance of competition and an understatement of the importance of cooperation. This was consistent with the prevailing mindset of 19th century England. Today we must learn how to create and maintain a balance or equilibrium between competition and cooperation that relieves stress on the broader social system, locally, nationally and internationally. A pressing sociological topic in the globalising world is how to find non-evolutionary meanings of 'competition' and 'cooperation' that can be transferred into the proper communicative channels of everyday human life. One way to approach this topic is to consider it in the light of the distinction made above, between NPS and HSS.

Mikhailovsky wrote that, cooperation in nature is "the great fact...completely ignored by the Darwinists" (see in: Todes, 1989, p. 36). Other Russian scientists and scholars who saw this reality were K. Kessler and P. Kropotkin. Kessler was the first to propose the idea of 'mutual aid' (*vzaimopomosh*), while Kropotkin is known in 'the West' for introducing it as an 'anarchist Prince.' This tradition is represented also, however, by the philosopher

³ Sociology in Russia was considered a 'bourgeois science' and was banished from universities for almost 70 years (Sandstrom, 2008).

⁴ "Sorokin's philosophy of history appeared to be a prophecy of doom for the Western world. Contemporary Europe and America were in the declining phase of "sensate" culture, which was marked primarily by hedonism and a materialistic view of reality. Sorokin protested, however, that he was not pessimistic concerning the future of Western civilization. The next phase was to be a newly invigorated "idealistic" culture combining the best of the "sensate" and those of the subsequent "ideational" culture, which would be defined by its view of reality as nonmaterial and eternal, and in which hedonism would be replaced by spirituality." (Skotheim, 1971, p. 1125)

N. Berdyaev, who noted his opposition to naturalism and to materialism in HSS by appealing to 'spirit' and/or 'culture' as alternative definitive grounds. In Berdyaev's words (Berdyaev, 1992, p. 132): "If society is nature, then the violence of the strong upon the weak, the selection of the strong and the fittest, the will to power, the domination of man over man, slavery and inequality, man being a wolf to his fellow man, are justified. If society is spirit then the highest value of man and the rights of man, freedom, equality and brotherhood are asserted."

HSS views of cooperation in Russia differ significantly from the western tradition that orients itself to competition and conflict. We cannot speak only of a western phenomenon here since both competition and cooperation exist around the world. We can only note that Russia's academic tradition has applied an alternative vocabulary to that of western scholarship; a different integral methodology that solves problems through 'mutual aid.' The Russian tradition leads us in this paper to recognise 'tension' instead of 'struggle' as a guiding principle in HSS. A comparison is therefore outlined below in the categories '(neo-)Darwinian' and 'post-Darwinian' or 'non-Darwinian' thought. Tension is given a higher than normal status.

The topic of 'altruism' is notably one that lies at the overlap or cross-roads of the Academy. We may ask: is 'altruism' a zoological idea or a sociological one? Does it belong properly within NPS or HSS? Speaking historically, it was the social philosopher A. Comte who coined both the terms 'sociology' and 'altruism.' Yet today, altruism is applied by NPSs, particularly by evolutionary psychologists and ethologists. We will touch on this again below, only to mention now that the Russian-American sociologist P. Sorokin is perhaps the greatest single researcher in history on the topic of altruism, though his work on altruism is not well-known in Russia.

Things that Don't Evolve and Things that Extend

Our analysis of human-social change leads us to an approach that distinguishes things that 'evolve' from "things that don't evolve." This can be outlined in two basic tenets: 1) Human-made things don't 'evolve' in the same way that natural-physical things change-over-time. Technology is one such example. 2) An alternative way of speaking (i. e. new grammar) is to say that technology and other human-made things 'extend' from human choices and actions.

We symbolise 'evolution' as a local phenomenon that seeks universalism using situational logic (K. Popper) in natural history. 'Extension,' on the other hand, is an example of non-evolutionary human-social change. We apply 'extension' in HSS understanding.

This strategy draws on the mistakes of applying Darwin's idea of 'evolution' in HSS, by moving beyond evolution in HSS. L. Margulis has presented a post-Darwinian biology. What we are offering is a post-Darwinian or post-evolutionary sociology with a method applicable to other HSSs.

There are precedents for doing this, both in the works of McLuhan and Sorokin, and in the attempt of R. Dawkins (1982). Three of Sorokin's types of 'creative altruism' or psychosocial love are the categories: Intensity, Extensity and Duration. McLuhan's discussion of media, culture and technology as 'extensions of man' offers us insights in sociology.

What we see in 'extension' is a supra-sensory, idealistic category. It is a concept that allows for ideational views, including 'mind' and not just 'matter.' Ideas can be

said to extend, given the traditions of ‘innovation diffusion theory’ and ‘extensive’ and ‘intensive’ economic growth. ‘Extension’ is already a familiar concept in economics and education.

In HSS, by embracing both a material and an ideological (cf. ideational) approach to socio-cultural change, we can avoid the dualism imposed by R. Descartes (*res extensa* and *res cogitans*). Breaking ties with Darwin in HSS is needed to reclaim the sovereign territory of human-social thought and to reject contamination from the outside (e.g. socio-biology and evolutionary psychology). The arguments for making this categorical move in HSS outweigh those against it.

Closing Remarks

A series of changes without a known point of origin that continues indefinitely, not having any specific purpose, cannot be considered ‘development’.

V. Solovyev. *The Philosophical Principles of Integral Knowledge* (Solovyov, 2008. P. 21)

One of the questions that sociologists of science regularly ask is what science ‘means’ to people. What is deemed important is not to say that some thing — X — has ‘evolved’ or that some thing — Y — is ‘evolving’ if that thing involves human choices, agency, will, intention, and goal-orientation. There are other, better ways to speak scientifically, systematically, with respect to order, rule, law, function and form, structure, shape, weight, properties, relations, and anomalies, than to use the verb ‘evolve’ and the noun ‘evolution’ in human-social thought.

This is the conclusion we find by studying human-social change from a non-Darwinian perspective — Darwin said: ‘Evolve’ and ‘Evolution.’ We say: ‘Extend’ and ‘Extension.’

The general message of this approach is for a massage of the language. ‘Change’ is a broader term than ‘evolution;’ change is the master category. Indeed, some types of change are ‘non-evolutionary.’ Likewise, ‘selection’ in HSS is a non-evolutionary action. To choose as a human being is to break from the continuity of natural evolution. HSS involves choice, free will, agency, direction, intentionality, purpose and other teleological concepts that distinguish change from evolution and progress⁵. There is no need to pit science against culture or against religion (Cf. Midgley, 1985) in order to accept this and apply it.

In order to promote the idea of ‘extension’ in HSS, the two axioms we offer are as follows: 1) Nothing human-made ‘evolves’ into being (or having become), and 2) all human-made things ‘extend’ from decisions and actions made by individuals and/or groups of people. By investigating the ‘extensions’ of human choices manifest in human-social action we move outside of the evolutionary paradigm and open an alternative space for discourse, research and study.

Dobzhansky called for a desegregation of science and faith or religion, since they are sometimes “segregated in watertight compartments.” “[T]he Creation,” he writes, “is realized

⁵ “[P]rogress is but a special type of evolution. One can hold to a theory of evolution without a theory of progress, but he [sic] cannot have progress without some kind of evolution” (Bidney, 1947, p. 524–527).

in this world by means of evolution” (1973). But Dobzhansky still used the idea of ‘evolution’ to describe changes in culture, in addition to changes in natural history, i. e. cosmology and biology. This was a category mistake on his part, which has helped lead to the current problem of evolution.

Russian thinkers in the 21st century are in a position to contribute a ‘non-western’ re-telling of natural and social history in the light of integral, holistic views. We believe that some of the problems and unsolved issues left behind by Darwin can be concluded by invoking a post-Cartesian, post-Darwinian, German-Russian model in HSS, which we introduce here with the concept of ‘extension.’ Such a position is consistent with a neo-Sorokinian, neo-Dobzhanskian reading of human society where the focus is on ideas such as cooperation and mutual aid instead of on competition and conflict.

References

- Allchin D.* Celebrating Darwin's Errors // *American Biology Teacher*. 2009. Vol. 71(2). P. 116–119.
- Berdyayev N.* The Russian Idea. L. : Lindisfarne Press, 1992 [1947]. 287 p.
- Bidney D.* The Problem of Social and Cultural Evolution: A Reply to A. R. Radcliffe-Brown. *American Anthropologist*. New Series. 1947. Vol. 49. №. 3. (Jul.–Sep.) P. 524–527.
- Dawkins R.* The Extended Phenotype: the gene as a unit of selection. Oxford : Oxford Univ. Press, 1982. 307 p.
- Dobzhansky T.* The Biological Basis of Human Freedom. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1956. 139 p.
- Dobzhansky T.* Anthropology and the Natural Sciences // The Problem of Human Evolution. *Current Anthropology*. 1963. Vol. 4. №. 2. P. 138, 146–148.
- Dobzhansky T.* The Biology of Ultimate Concern. N. Y. : The New American Library, 1967. 152 p.
- Dobzhansky T.* Nothing in Biology Makes Sense, Except in the Light of Evolution // *The American Biology Teacher*. 1973. Vol. 35. P. 125–129.
- Fuller S.* The New Sociological Imagination. L. : Sage Publications, 2006. 231 p.
- Hessen B.* The Economics, Physics and Technology of Newton's Period // *Science at the Cross Roads*. Great Britain: Frank Cass and Company, 1971 [1931]. P. 151–212.
- McLuhan M.* Counterblast. Toronto: Toronto Univ. Press, 1969. 143 p.
- Midgley M.* Evolution as a Religion. L. : Routledge, 1985. 212 p.
- Rogers J. A.* Russian Opposition to Darwinism in the Nineteenth Century // *Isis*. 1974. Vol. 65. №. 4. P. 487–505.
- Sandstrom G.* Pieces of Evolution's Puzzle // *Vestnik Murmansk State Technical University*. 2008. Vol. 11. №. 4. P. 553–562.
- Skotheim R. A.* Review of Values in Human Society: The Contributions of Pitirim A. Sorokin to Sociology by F. R. Cowell // *The American Historical Review*. 1971. Vol. 76. №. 4. P. 1125.
- Solovyev V.* The Philosophical Principles of Integral Knowledge / trans. by V. Z. Nollan. Cambridge : Eerdmans, 2008 [1877]. 179 p.
- Sorokin P. A.* Social and Cultural Dynamics. Vol. 1–4. N. Y. : American Book Co., 1937–1942.
- Sorokin P. A.* The Crisis of our Age. N. Y. : E. P. Dutton, 1941. 338 p.
- Todes D.* Darwin without Malthus: The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought. N. Y. : Oxford Univ. Press, 1989. 221 p.
- Wallace A.R.* Human Selection // *Fortnightly Review*. 1890. Vol. 48. (Sept.) P. 325–337.

**Проблема эволюции:
естествознание или гуманитарная наука?**

Г. Сандстром

Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербургский филиал Института истории
естествознания и техники РАН
Санкт-Петербург, Россия: gregorisandstrom@yahoo.com

Эволюционная теория бросает вызов не биологическим, а скорее общественным наукам. Противопоставляя «человеческий отбор», или категорию «искусственного отбора», которую использовал Дарвин, «естественному отбору», можно установить расхождения между эволюционными теориями. Неправильно говорить об эволюции относительно социальных изменений, поскольку эволюция — это тип изменения, в то время как изменение — это не тип эволюции. Социальные изменения не являются эволюцией, так как включают в себя свободу действий, воли, принятия решений и телеология. Понятие «экстенсивность» введено как пример неэволюционных социальных изменений. Идея новой эры, по мнению автора статьи, основана на развитии и изменениях, происходящих в соответствии с парадигмой преднамеренной социальной экстенции.

Ключевые слова: интегральная философия науки, Ф. Г. Добржанский, П. А. Сорокин, теории эволюции, сайентизм, дегуманизация, человеческий отбор, экстенсивное развитие.

«РАСШИРЕННЫЙ СИНТЕЗ» ПРОТИВ «ГЕНЕРАЛИЗОВАННОГО ДАРВИНИЗМА»: ДВЕ МОДЕЛИ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Г. С. Левит, У. Кучера***

*Университет королевского колледжа
Галифакс, Канада: george.levit@dal.ca;

Университет Фридриха Шиллера
Йена, Германия: georgelevit@gmx.net;

**Институт биологии Кассельского Университета
Кассель, Германия: kut@uni-kassel.de

Основным завоеванием «современного синтеза» (т. е. объединения эволюционных идей в биологии в течение 1930–1950 гг.) было достижение широкого согласия о механизмах эволюции. Эта общая теория, которая возникла из недр неodarвинизма, была главным достижением в науках о жизни. Она продолжает оставаться основанием современного «расширенного синтеза», то есть понимания теории эволюции как совокупного результата исследований в различных отраслях науки, от палеобиологии и геологии, естественной истории до клеточной и молекулярной биологии (Kutschera, Niklas, 2004; 2008).

В то же время недавно предложенное понятие «генерализованный дарвинизм» стало важной темой в теоретической биологии и социальных науках. Это понятие предполагает, что дарвинистские идеи могут быть применены как к неживым, так и к биологическим развивающимся системам (Hodgson, Knudson, 2006). Кроме того, его сторонники утверждают, что «некоторые общие особенности дарвинистского объяснения могут быть общи для всех уровней, где присутствуют изменения, выбор и наследование» (Hodgson, 2002).

В данной статье обсуждаются основные различия между этими двумя способами преобразования современных дарвинистских идей. Утверждается, что «обобщенный дарвинизм» и «расширенный синтез» представляют собой две противоположных стратегии: первый полагается на методологию «сверху вниз», а второй — на подход «снизу вверх». Мы заключаем, что принципы «расширенного синтеза» — более всесторонний способ в продолжающихся попытках преобразовать современную эволюционную биологию, которая является системой теорий и частично противоречит дарвиновскому классическому понятию происхождения посредством модификации естественным отбором (Kutschera, Niklas, 2008).

Ключевые слова: «обобщенный дарвинизм», антидарвинизм, ортогенез, сальтационизм, «расширенный синтез».

Введение

Концепция «генерализованного дарвинизма» — это новейшее течение в современном эволюционизме, нацеленное на анализ социально-экономических систем. Его непосредственной предтечей является понятие «универсального дарвинизма» предложенное известным английским ультрадарвинистом Ричардом Докинсом (Dawkins, 1983) и впоследствии переосмысленное для нужд так называемой «эволюционной экономики» группой ученых-экономистов (см. напр.: Hodgson, Knudson, 2004; Hodgson, 2007). Сторонники «генерализованного дарвинизма» исходят из предположения, что принципы биологической эволюции, сформулированные

Дарвином, могут быть использованы и при объяснении эволюции социально-экономических систем. По их мнению, «некоторые общие черты дарвинистской объяснительной модели могут быть применены ко всем уровням, где присутствуют такие элементы, как изменчивость, отбор и наследование» (Hodgson, 2002). Под «уровнями» понимаются уровни системной организации от биологического до социального. Дарвинизм в этой интерпретации оказывается крайне объемной теоретической конструкцией. «Дарвинизм включает в себя общую теорию эволюции всех открытых, сложных систем. Более того, дарвинизм включает в себя фундаментальную философскую установку на детальные, кумулятивные, каузальные объяснения. В обоих случаях, дарвинизм полностью приложим к социально-экономическим системам» (Hodgson, 2002). При этом принимается, что дарвинизм может быть сведен к нескольким общим принципам, описывающим изменчивость, наследование и отбор, и что «социальная эволюция является как дарвинистской, так и ламаркистской. Ламаркизм и дарвинизм не являются ни противоположными, ни взаимоисключающими теориями» (Hodgson, 2002). В подтверждение такой позиции сторонники «генерализованного дарвинизма» приводят широко известный факт допущения наследования приобретенных признаков самим Дарвином (Aldrich et al., 2008). Позиционируя себя как теорию, объясняющую эволюцию сложных систем популяций, «генерализованный дарвинизм», тем не менее, утверждает, что социальная эволюция не просто аналогична биологической, но является дарвинистской по сути (Hodgson & Knudsen, 2006). Иными словами, существует фундаментальная гомология между биологической и социальной эволюцией, описываемая термином «онтологическая общность» (ontological communality) и позволяющая превращать чисто биологические концепции в универсальные, к примеру, заменяя понятия генотипа-фенотипа обобщенной концепцией репликатора-интерактора (Hodgson, 2002).

Мы утверждаем, что концепция «генерализованный дарвинизм» является бессмысленной с историко-научной точки зрения и бесперспективной с точки зрения методологической. Мы покажем, что с точки зрения методологии следует различать синкретические и синтетические эволюционные учения, а с точки зрения истории науки продемонстрируем, что дарвинизм имеет границы самоидентичности, за пределами которых он перестает быть дарвинизмом.

Что такое дарвинизм?

Дарвинизм — это сложная теоретическая система, состоящая из нескольких необходимых и взаимосвязанных постулатов и ряда дополнительных гипотез. Сложность с определением постулатов, составляющих ядро дарвинизма как исследовательской программы, связана с тем, что развертывание этой программы в историческом контексте не совпадает по времени с биографией самого Дарвина. Дарвин является основателем, но не автором дарвинизма, представляющего собой беспрецедентно сложную теоретическую систему. Если провести аналогию с физическими науками, можно попытаться представить, что Эйнштейн не создал бы теорию относительности в законченном виде, но оставил бы обширное и отчасти противоречивое описание методологии, на основе которой такая теория могла бы быть создана.

Большинство современных историков биологии согласны с тем, что формирование дарвинизма проходило в три этапа (см., напр.: Reif, 2000).

Первый этап может быть назван этапом «классического дарвинизма». В этот период утвердился сам принцип эволюционизма и монофилетическая объяснительная схема. Кроме того, был сформулирован в самом общем виде принцип естественного отбора и гипотеза наследственности, включавшие некоторые ламаркистские элементы. Концепция градуализма дополнила «классическое» представление о механизме эволюции. Помимо этого, у Дарвина можно найти и рудименты идеи эволюционных «ограничителей» (constraints), которая в своем крайнем проявлении легла в основу концепции ортогенеза (Levit & Olsson, 2006). Таким образом, «дарвинизм» собственно Дарвина утвердил идею эволюции и предложил ряд гипотетических механизмов эволюции, но стройной гипотезы взглядов на механизм эволюции не дал.

В 1895 г. уроженец Канады, британский психолог Джордж Романес, предложил термин «неодарвинизм» для описания «чистой теории естественного отбора, исключаящей любые дополнительные теории» (Romanes, 1895, p. 12). Таким образом, он обозначил вторую фазу в эволюции дарвинизма, которая, однако же, не означала окончание первой фазы. Скорее, произошел раскол дарвинизма на «стародарвинизм» (old-Darwinism) и неодарвинизм. Самые известные неодарвинисты — Август Вейсман и соавтор принципа естественного отбора Альфред Уоллес. Неодарвинизм пошел по пути создания новой теории наследственности, которая была призвана заменить дарвиновскую теорию пангенеза. Стародарвинисты (Эрнст Геккель, Людвиг Платэ) также впоследствии отказались от пангенеза, но не отказались от самой идеи наследования приобретенных признаков и ортогенеза. Ни тем ни другим не удалось создать непротиворечивой теоретической системы, и многие ведущие эволюционисты в начале XX в. придерживались «плюралистической» модели эволюции, то есть допускали одновременную работу нескольких эволюционных механизмов. Именно поэтому этот период был назван Питером Боулером «затмением дарвинизма» (Bowler, 1983, 1992).

Выходом из тени дарвинизм обязан «второй дарвиновской революции» (Мауг, 1991), в процессе которой была создана синтетическая теория эволюции (СТЭ). Мы совершенно не согласны с Георгиевским, что термином СТЭ «характеризуют весь объем знаний об истории органического мира, накопленных совместно в самой теории эволюции и в сопряженных с ней науках, начиная с 1920-х гг. по настоящее время» (Георгиевский, 2009, с. 52). Согласно Майру, синтез, стартовавший в начале 1930-х гг., завершился к 1947 г. (в англоязычном мире). События после 1947 г. Майр обозначил как постсинтез (Мауг, 1999). СТЭ предложила логически взаимосвязанную модель эволюции, в то же время открытую для классических и новых биологических дисциплин, таких как классическая, популяционная и молекулярная генетика, систематика, эволюционная морфология, биология развития, палеонтология и т. д. Кроме того, СТЭ оказалась в состоянии предложить убедительную теорию макроэволюции. Таким образом, к 1947 г. полностью сформировалась исследовательская программа, выросшая из принципов классического дарвинизма, но не сводимая к ним. Дж. Г. Симпсон писал о синтезе: «Будучи до конца развитой (full-blown), эта теория вполне отличалась от дарвиновской и опиралась на материал различных источников, отчасти не дарвинистских, отчасти антидарвинистских. Даже естественный отбор в этой теории получил смысл, существенно отличающийся от дарвиновской концепции естественного отбора, хотя и происходил из нее» (Simpson, 1949, p. 277–278). Помимо унаследованного от неодарвинизма отрицания ламаркизма и ортогенеза, СТЭ усилила роль стохастических неселекционистских факторов в эволюции, таких как

изоляция, дрейф. Отбор оказался важным, но не единственным фактором эволюции (Reif, 2000). Классический дарвинизм послужил СТЭ исходной моделью, он заложил основы развивающейся парадигмы, но не совпадал с ней. Поскольку СТЭ создала логически завершенную модель эволюционных процессов, только «архитекторы» СТЭ сумели провести границу между дарвинизмом и альтернативными моделями. Современный методологически оформленный «дарвинизм» — это результат ретроспективной реконструкции истории эволюционной биологии.

Именно поэтому утверждение, что «Дарвин принимал наследование приобретенных признаков» не является аргументом в пользу допустимости этого элемента в дарвинизме. Поскольку основы методологии дарвинизма были разработаны только в период СТЭ, Дарвин не осознал в полной мере, что неоламаркистский принцип наследования разрушителен для популяционной селекционистской модели. Еще раз уточним, что противоречия между суждениями Дарвина и современным дарвинизмом не могут быть объяснены закономерным в истории мысли ветвлением интерпретаций (марксисты/неомарксисты, гегельянцы/младогегельянцы и т. д.), порождающим новые «-измы». Дарвинизм как логически стройная теория был создан лишь спустя более полувека после смерти Дарвина. Именно поэтому современная история науки (часто по умолчанию) исходит из принципа приоритета ретроспективного метода классификации эволюционных теорий, опирающегося на понимание дарвинизма как логически стройной теоретической системы.

«Расширение синтеза» и «генерализация дарвинизма»

СТЭ не только обогатила эволюционную теорию альянсом с генетикой и созданием объединительной программы для подавляющего большинства биологических дисциплин, но и выступила в качестве ограничивающей парадигмы, отбирающей ретроспективно и потенциально приемлемые объяснения. Например, наследование приобретенных признаков, скальтационизм, мутационизм и ортогенез были объявлены несовместимыми с дарвинизмом. СТЭ не решила всех проблем эволюционной биологии, а скорее создала теоретический плацдарм, на котором ее методология была необходима и достаточна.

Одной из «вытесненных» проблем было, например, существование своеобразных «филогенетических взрывов» — резких ускорений филогенетического развития, описанного еще немецкими палеонтологами К. Бойрленом и О. Шиндевольфом (Beurlen, 1930; Schindewolf, 1964). Бойрлен и Шиндевольф были заклеены как типологи-антиэволюционисты, но описанный ими феномен был вскоре заново открыт Н. Эддриджем и С. Гулдом в знаменитой работе «Прерывистое равновесие: Альтернатива филетического градуализма» (Eldredge, Gould, 1972). Гулд поначалу (так же как ранее Шиндевольф) считал, что описанное им явление подрывает основы СТЭ, поскольку противоречит принципу градуализма. Впоследствии выяснилось, что периоды ускоренного развития в филогенезе и концепция градуализма могут быть объединены в рамках одной теории, поскольку на микроэволюционном уровне эволюция остается градуальной (Bokma, 2002; Gould, 2002). С этой точки зрения, «конфликта между градуалистской и пунктуалистской интерпретациями данных палеонтологии более не существует» (Kutschera, Niklas, 2004). Нерешенным остается вопрос о роли видового и группового отбора как с эмпирической, так и с теоретической точек зрения (Reif, 2000).

Другим примером экспансии эволюционной теории может служить комплекс наук, образовавшийся в последнее время вокруг биологии развития. Хотя биология развития — это наука с долгой историей, по словам Скотта, потребовались десятки лет после завершения формирования СТЭ для того, чтобы осознать, что «эволюция — это больше чем изменение частоты аллелей в пределах вида» (Gilbert, Epel, 2009, p. 318). Новейшее направление эволюционной биологии — экологическая биология развития — включает целый ряд доменов, вытесненных СТЭ с теоретического плацдарма (Gilbert, Bolker, 2003; Gilbert, Epel, 2009). Например, утверждается, что вариация аллелей в структурных генах не является единственным источником изменчивости, поскольку существуют два других источника изменчивости, попадающие под действие естественного отбора, а именно аллельная изменчивость регуляторных регионов генов и «пластическая изменчивость процессов развития» (developmentally plastic variation) (Gilbert, Epel, 2009, p. 318f). Последние два типа изменчивости крайне важны для макроэволюционных процессов, поскольку «продуцируют вариации, которые мы ассоциируем с филой и классом».

Эти примеры показывают, что в зависимости от наших представлений о природе изменчивости меняется и наше понимание эволюционного процесса. Не существует абстрактного «принципа изменчивости», как утверждают сторонники «генерализованного дарвинизма». В зависимости от нашего понимания природы изменчивости будут меняться и результаты комбинации принципов изменчивости и отбора. Другими словами, не достаточно простой декларации «принципов изменчивости и отбора» для того, чтобы объявить эволюцию дарвиновской или недарвиновской: дьявол прячется в деталях, и кажущиеся чисто техническими поправки к общему принципу, исходящие из понимания структуры гена, меняют картину эволюции настолько, что само существование абстрактных «принципов» теряет смысл.

«Расширяясь», синтез оккупирует территории бывших противников. Так, идея неадаптивных эволюционных трендов, некогда узурпированная ортогенезом, была переосмыслена в концепции эволюционных ограничений (constraints) (e.g., Wimsatt, Schank, 1988; McShea, 2005). Неоламаркизм также испытывает второе рождение. Дебаты, последовавшие за открытием адаптивных мутаций (Cairns et al., 1988), так же как и осмысление эпигенетических феноменов, лишили ряд идей неоламаркизма ореола антинаучности (Jablonka, Lamb, 2005). К примеру, метиляция отдельных регионов генома, индуцированная окружающей средой, может преодолевать «вейсмановский барьер». В то же время, необходимо заметить, что существует принципиальная разница между неоламаркистской «мягкой наследственностью» и эпигенетикой. «В то время как генетический компонент эволюции по преимуществу менделевский, существует и эпигенетический компонент, допускающий наследование приобретенных признаков» (Gilbert, 2009, p. 449). При этом концепция наследования приобретенных признаков для специалиста по биологии развития и та же концепция для неоламаркиста — это две разные вещи. Эпигенетическая компонента эволюционной теории не подрывает саму идею естественного отбора, поскольку «в долгосрочной перспективе метиляция ДНК только меняет материнский и отцовский паттерны, не вызывая стойких эволюционных изменений» (Haig, 2007).

Возможно, самой существенной переоценке подверглась сальтационно-мутационная теория Рихарда Гольдшмидта. Концепция «перспективных монстров» (hopeful monsters) привлекла внимание современных генетиков. Так, Гюнтер Тайссен, основываясь на исследованиях гомеотических мутаций, утверждает, что

«открытия в области генетики развития многоклеточных организмов, так же как и палеонтологическая летопись, указывают на то, что эволюция путем скалтий возможна наравне с эволюцией градуальной» (Theissen, 2006). По мнению Тайссена, существует целый ряд эмпирических данных, показывающих, что «перспективные монстры играли существенную роль в происхождении ключевых инноваций и новых планов строения» (Theissen, 2006, 2009). Д. Рубинов и И. Ле Ру определили современный скалтианизм как концепцию, утверждающую, что «отдельные филогенетические линии подвергаются относительно быстрой, значительной и не имеющей параллелей эволюции, если сравнивать ее с эволюцией ближайших родственников» (Rubinoff, Le Roux, 2008). Последнее может происходить как путем гомеотических мутаций и полиплоидии, так и посредством симбиогенеза. Кучера и Никлас (Kutschera, Niklas, 2008) утверждают, что «любой организм, переживающий эндосимбиотическое событие, может быть квалифицирован как подлинный „перспективный монстр“, даже если процесс обретения им подлинного статуса вида отмеряется по шкале геологического времени».

Нашей целью здесь не является реконструкция всех направлений расширения синтеза (см. рис. 1). Наши примеры, скорее, призваны проиллюстрировать, каким образом «расширяется» синтез. Причина этого — экспансия в области, запрещенные

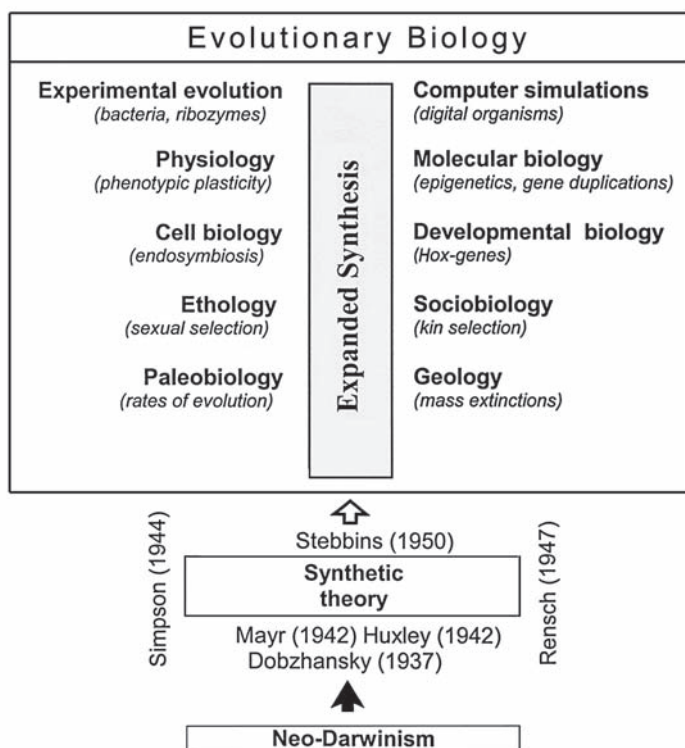


Рис. 1. Схема иллюстрирует расширение эволюционного синтеза и интеграцию новых научных дисциплин. Список дисциплин не является полным и носит характер примеров

классической СТЭ по причине их «антидарвиновской» природы. Происходит это потому, что детальное описание эволюционных процессов позволяет точно определить место каждого механизма в общей картине. При этом бывшие «антидарвиновские» концепции оказываются совместимы с селекционизмом именно благодаря ограничениям, вводимым для их приложения. Сальтации, описанные как редкие эволюционные события, не противоречат общей картине эволюции, направляемой отбором, и не разрушают общую логику селекционизма. Сальтационизм, как абстрактная логическая конструкция, противоречит селекционизму, но только, опять же, как абстрактному принципу. Поэтому градуальное расширение синтеза в области, прежде занятые антидарвинистской методологией, не означает, что «все позволено». Общий селекционистский характер «расширенного синтеза» гарантируется дополнительными гипотезами, регулирующими взаимоотношения между различными теориями в этой грандиозной теоретической системе.

Таким образом, возникающий «расширенный синтез» («expanded Synthesis», *sensu* Kutschera, Niklas, 2004) постепенно занимает пространство логических возможностей, ранее разрабатываемое ортогенезом, сальтационизмом, неоламаркизмом, и конвертирует новые гипотезы в единую теорию эволюции. «Расширение синтеза» идет на уровне детальных описаний эволюционных событий, что и наделяет «расширенный синтез» небывалой объяснительной силой.

Методология «генерализованного дарвинизма» предполагает совершенно другой подход. «Генерализованный дарвинизм» определяет себя как «рамочная метатеория» (metatheoretical framework) (Hodgson, 2009), опирающаяся на онтологическую коммуналность высокого уровня абстрактности. Под онтологической коммуналностью (ontological communality) подразумевается фундаментальная общность подлежащих закономерностей, позволяющая описывать социальные и биологические системы в терминах, единых для социально-экономических и естественных наук. На этом пути сторонники «генерализованного дарвинизма» считают возможным описывать общие онтологические черты, присущие всем сложным популяционным системам, как естественным, так и социальным, игнорируя при этом огромную разницу «в деталях» между социальными и биологическими системами. Дистанция огромного размера преодолевается «дополнительными гипотезами» (auxiliary explanations), являющимися необходимым элементом объяснительной схемы (Hodgson, Knudsen, 2006; Aldrich et al., 2008).

Иными словами, разница между «расширенным синтезом» и «генерализованным дарвинизмом» может быть описана в терминах «снизу вверх» (bottom-up) и «сверху вниз» (top-down) методологий (Buenstorf, 2006). В первом случае экспансия следует за точным описанием новых эволюционных механизмов, основанном на интерпретации эмпирических данных, полученных в специальных биологических дисциплинах. Обобщение следует за описанием технических деталей. Во втором случае (генерализованный дарвинизм) объяснение предшествует детальному изучению социальных и биологических систем. Соответственно, переосмысление неоламаркизма в «расширенном синтезе» и «генерализованном дарвинизме» носит принципиально различный характер. «Расширенный синтез» вводит отдельные элементы неоламаркизма (например, утверждая, что метилизация генов может преодолевать вейсмановский барьер) в теоретический ландшафт, точно указывая границы и условия применения нового механизма. «Генерализованный дарвинизм» довольствуется абстрактной декларацией того, что неоламаркизм должен быть возвращен, поскольку

социально-экономические системы без него не описать, а сам Дарвин допускал наследование приобретенных признаков. Поскольку, как было показано уже в СТЭ, на уровне абстрактных принципов неоламаркизм несовместим с дарвинизмом, словосочетание «генерализованный дарвинизм» не имеет смысла.

Заключение

Целью «генерализованного дарвинизма» (ГД) является приспособление дарвинизма для объяснения эволюции любых систем, подпадающих под определение «сложных систем популяций», прежде всего — эволюции экономики. Пытаясь приспособить дарвинизм для этих нужд, сторонники ГД определили дарвинизм как «каузальную теорию эволюции сложных популяционных систем, вовлекающих наследование генеративных инструкций отдельными элементами в процесс отбора варьирующих популяций таких сущностей» (Hodgson, Knudsen, 2006). В этом определении нет ничего специфически дарвиновского. Все научные антидарвиновские теории исходили из возможности каузальной реконструкции эволюционного процесса. Расплывчатость термина «сложные популяционные системы», в отличие от биологического термина «популяция», позволяет применять этот термин в любых контекстах. Сам по себе термин «отбор» не превращает теорию в селекционистскую, так как в зрелом селекционизме природа изменчивости и наследственности играет решающую роль.

Концепция «онтологической коммунальности» (Aldrich et al., 2008; Hodgson, 2009) является непродуктивной и рестриктивной одновременно. Она рестриктивна, потому что в существующем виде исключает все антидарвиновские механизмы (ортогенез, сальтации) эволюции, кроме наследования приобретенных признаков, хотя в объяснении социальных явлений они могут быть даже более уместны, чем строгий селекционизм. «Расширенный синтез», как мы показали, идет в этом вопросе другим путем и коопирует элементы этих теорий в новую эволюционную систему.

Ортогенез и сальтационизм обладают не меньшим уровнем онтологической общности, чем дарвиновские метафоры, и, так же как «борьба за существование» и «отбор», были импортированы из неэволюционной реальности. Технологические прорывы, войны, эволюция машин могут быть описаны как катастрофы, сальтации и направленное развитие. Но ни одно из этих событий не является универсальным. Пространство логических возможностей, заполненное дарвиновскими и недарвиновскими принципами (в их чистом логическом виде), как раз и описывает «онтологию» окружающего мира. Нет никакого смысла втискивать небиологическую реальность в прокрустово ложе специфической биологической теории, каковым и был (есть) дарвинизм во всех своих исторических формах. «Принципы дарвинизма» теряют содержательность в отрыве от конкретных механизмов биологической эволюции, для описания которой они и были разработаны. Свою объяснительную силу они обретают как раз благодаря тем «деталям» (таким как молекулярная генетика), абстрагировавшись от которых предлагает «генерализованный дарвинизм». Именно поэтому мы считаем «генерализованный дарвинизм» непродуктивной стратегией и противопоставляем его «расширенному синтезу».

Исследование поддержано фондом Deutsche Forschungsgemeinschaft (грант № No 2143/9-1).

Литература

- Георгиевский А. Б. Эволюционная антропология. СПб. : Нестор-История, 2009. 256 с.
- Aldrich H. E., Hodgson G. M., Hull D. L., Knudsen Th., Mokyry J., Vanberg V. J. In defence of generalized Darwinism // Journal of Evolutionary Economics. 2008. Vol. 18. P. 577–596.
- Beurlen K. Vergleichende Stammesgeschichte. Berlin : Borntraeger, 1930. VIII, S. 318–586.
- Bokma F. Detection of punctuated equilibrium from molecular phylogenies. J Evol Biol. 2002. Vol. 15. P. 1048–1055
- Bowler P. J. The eclipse of Darwinism. Baltimore & London : The John Hopkins Univ. Press, 1983. XI, 291p.
- Bowler P. J. The non-Darwinian revolution. Baltimore & London : The Johns Hopkins Univ. Press, 1992. X, 238 p.
- Buenstorf G. How useful is generalized Darwinism as a framework to study competition and industrial evolution? Journal of Evolutionary Economics. 2006. Vol. 16. P. 511–527.
- Cairns J., Overbaugh J., Miller S. The origin of Mutants. 1988. Nature. Vol. 335. P. 142–145.
- Eldredge N., Gould St. J. Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism // Models in Paleobiology / ed. by Th. Schopf. San Francisco : Freeman, Cooper, 1972. P. 82–115.
- Gilbert S. F., Epel D. Ecological Developmental Biology. Sunderland : Sinauer Associates, 2009. XV, 480 p.
- Gilbert S. F., Bolker J. A. Ecological developmental biology: preface to the symposium // Evolution & Development. 2003. Vol. 5. № 1. P. 3–8.
- Gould S. J. The structure of evolutionary theory. Cambridge (Mass) : Harvard University Press, 2002.
- Haig D. Weismann Rules! OK? Epigenetics and the Lamarckian temptation // Biology and Philosophy. 2007. Vol. 22. P. 415–428.
- Hodgson G. M. Darwinism in economics: from analogy to ontology // Journal of Evolutionary Economics. 2002. Vol. 12. P. 259–281.
- Hodgson G. M. Agency, Institutions, and Darwinism in Evolutionary Economic Geography // Economic Geography. 2009. Vol. 85. № 2. P. 167–173.
- Hodgson G. M., Knudsen Th. The firm as an interactor: firms as vehicles for habits and routines // Journal of Evolutionary Economics. 2004. Vol. 14. P. 281–307.
- Hodgson G. M., Knudsen Th. Why we need a generalized Darwinism, and why generalized Darwinism is not enough // Journal of Economic Behavior & Organization. 2006. Vol. 61. P. 1–19.
- Jablonka E., Lamb M. Evolution in Four Dimensions. Cambridge (Mass.) : MIT Press, 2005. X, 462 p.
- Kutschera U., Niklas K. J. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis // Naturwissenschaften. 2004. Bd. 91. P. 255–276.
- Kutschera U., Niklas K. J. Macroevolution via secondary endosymbiosis: a Neo-Goldschmidtian view of unicellular hopeful monsters and Darwin's primordial intermediate form // Theory in Biosciences. 2008. Vol. 127. P. 277–289.
- Levit G. S., Olsson L. Evolution on Rails: Mechanisms and Levels of Orthogenesis // Annals of the History and Philosophy of Biology. 2006. Vol. 11. P. 97–136.
- Mayr E. One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1991. XIV, 195 p.
- Mayr E. Thoughts on the evolutionary synthesis in Germany // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland / eds. T. Junker & E.-M. Engels. Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung 1999. P. 19–30.
- McShea D. The evolution of complexity without natural selection, a possible large-scale trend of the fourth kind. Paleobiology. 2005. Vol. 31(2). P. 146–156.
- Reif W. E. Darwinism, gradualism and uniformitarianism // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. 2000. Vol. 11. P. 669–680.
- Romanes G. J. Darwin and after Darwin. Vol. 2. Chicago : Open Court, 1895.

- Rubinoff D., Le Roux J. J. Evidence of Repeated and Independent Saltational Evolution in a Peculiar Genus of Sphinx Moths (Proserpinus: Sphingidae). 2008. PLoS ONE. Vol. 3. № 12. P. 1–9.
- Schindewolf O. H. Erdgeschichte und Weltgeschichte // Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse 2. 1964. S. 53–104.
- Theissen G. The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology // Theory in Biosciences. 2006. Vol. 3–4. P. 349–369.
- Theissen G. Saltational evolution: hopeful monsters are here to stay // Theory in Biosciences. 2009. Vol. 128. P. 43–51.
- Wimsatt W. C., Schank J. C. Two constraints on the evolution of complex adaptations and the means for their avoidance // Progress in Evolution / ed. by M. Nitecki. Chicago : The Univ. of Chicago Press, 1988. P. 213–273.

“Expanded Synthesis” and “Generalized Darwinism”: Two Models of Developing Evolutionary Theory

G. S. Levit*, U. Kutschera**

*University of King's College, Halifax, Canada;
Friedrich-Schiller-Universität Jena,
Jena, Germany: george.levit@dal.ca;
**Institut für Biologie
Friedrich-Schiller-Universität Jena,
Kassel, Germany: kut@uni-kassel. de

The major achievements of the Modern Synthesis (i. e., the unification of biology during the years 1930–1950) was the attainment of a broad consensus about the mechanisms that bring about evolutionary change. This general theory, which emerged from a neo-Darwinian perspective, was a major advance in the life sciences. And it continues to cast a bright light on what may be called an «expanded Synthesis», one that continues to elaborate our understanding of evolution as the result of the exploration of virtually every branch of science, from paleobiology/geology, natural history to cell/molecular biology. In parallel, a recently proposed concept called “Generalized Darwinism” became an important topic in theoretical biology and the social sciences. This concept assumes that generalized Darwinian ideas can be applied to non-living, as well as biological systems that evolve (Hodgson, Knudson, 2006). In addition, these proponents claim that “some general features of a Darwinian explanation can be common to all levels, wherever the features of variation, selection and inheritance are present”.

In our contribution we discuss the principal differences between these two ways to reform contemporary Darwinian ideas and argue that “generalized Darwinism” and the “Expanded Synthesis” represent two opposite strategies: the former relies on a “top-down” methodology, while the latter on the “bottom-up” approach. We conclude that the principles of the “Expanded Synthesis” are a much more comprehensive mode in ongoing attempts to reform contemporary evolutionary biology, which is a system of theories that in part contradicts Darwins classical concept of descent with modification by natural selection.

Keywords: generalised Darwinism, anti-Darwinism, orthogenesis, saltationism, expanded Synthesis.

СОВРЕМЕННЫЙ ДАРВИНИЗМ: НА ПУТИ К НОВОМУ СИНТЕЗУ

В. Г. Борзенков

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Москва, Россия: v.g.borzenkov@gmail.com

В статье показывается, что вопреки высказываемым иногда мнениям о «кризисе», «застое» и пр., которые, якобы, переживает в настоящее время дарвиновская теория естественного отбора, она, напротив, к концу XX в. не только укрепила свои позиции в биологии и в философии науки, но и служит основанием для создания новых междисциплинарных областей исследования и новых синтетических концепций: обобщенных концепций самоорганизации, социобиологии, эволюционной психологии, эволюционной этики и др.

Ключевые слова: Дарвин, дарвинизм, синтетическая теория эволюции, самоорганизация, эволюционная психология, Поппер, фальсифицируемость.

В преддверии дарвиновских юбилеев 2009 г. (200-летия со дня рождения и 150-летия «Происхождения видов») возрос интерес к принципиальным вопросам эволюционной теории в биологии, в том числе и к оценке ее научного статуса, ее сегодняшнего состояния и будущего. Нечто подобное происходило и в связи с 50- и 100-летними юбилеями Дарвина. Эти два предшествовавших юбилея происходили, как хорошо известно специалистам, в прямо противоположных эмоциональных и интеллектуальных тональностях. В 1909 г. событие отмечалось если и не полностью в минорных, то, во всяком случае, в весьма приглушенных тонах (в связи с провозглашением многими специалистами тогда преждевременной «кончины» теории естественного отбора). В 1959 г. ученые всего мира (в том числе и подлинные ученые в Советском Союзе) отмечали юбилейные даты в обстановке всеобщей приподнятости и удовлетворения от сознания рождения новой версии теории естественного отбора — синтетической теории эволюции (СТЭ) в качестве подлинно научной фундаментальной естественно-научной теории, имеющей важное (может быть даже важнейшее) мировоззренческое значение. В наши дни, если судить по литературе, ситуация, скорее, амбивалентна. Появилось немало публикаций, в которых ситуация с современным состоянием СТЭ квалифицируется как «кризис». Кто-то говорит о «застое»; кто-то сравнивает сегодняшнюю ситуацию в эволюционной биологии с той, которую переживала птолемеевская астрономия накануне коперниковского переворота; кто-то — с ситуацией в классической физике накануне создания теории относительности и квантовой механики и пр. Все это к тому же сопровождается упорными непрерывными (в течение вот уже более чем 30 лет) попытками открытия «недарвиновской эволюции», «недарвиновских механизмов», «недарвиновских областей» и прочее в эволюции жизни на Земле.

С моей точки зрения, ни о каком «кризисе», а тем более «крахе», синтетической теории эволюции (не говоря уж о дарвинизме в целом) не может быть и речи. Синтетическая теория первой половины XX в., объединившая идею естественного отбора с идеей менделевской (дискретной) наследственности (а вокруг этого ядра и целый ряд других областей описательной биологии), положившая начало созданию генетики популяций и всего блока понятий и методик исследования микроэволюции,

была подлинно научной, но, разумеется, весьма несовершенной и предварительной формулировкой теории. Критиковать ее с позиций сегодняшнего знания живого, это все равно, что критиковать модель идеального газа в молекулярно-кинетической и статистической физике XIX в. с позиций сегодняшней атомной теории и теории элементарных частиц. Это с самого начала прекрасно понимали и классики-генетики (С. С. Четвериков, С. Райт, Р. Фишер и др.), а тем более биологи-эволюционисты такого широкого профиля и масштаба, как И. И. Шмальгаузен, К. Уоддингтон, Б. Ренш и др. Прошедшие с тех пор несколько десятилетий — это годы напряженной работы огромных коллективов исследователей во всех областях биологии по расшифровке деталей тех структур и процессов на всех уровнях организации живой природы (от клеточно-молекулярного до биосферы в целом), благодаря которым в настоящее время поддерживается устойчивость функционирования биосферы на нашей Земле, но одновременно закладываются предпосылки ее текущих и главное будущих эволюционных трансформаций. При этом для абсолютного большинства ученых путеводной нитью и стимулом при создании частных теорий исследуемых ими процессов в своих собственных областях служила и служит теория естественного отбора Дарвина.

Нельзя, однако, отрицать, что эта позитивная работа по созданию нового и, наверное, далекого от завершения «третьего», как назвал его известный отечественный биолог-эволюционист Н. Н. Воронцов (Воронцов, 1999, с. 606–609), синтеза в эволюционной биологии сопровождается и периодически возникающими сомнениями в дальнейшей жизнеспособности концепции естественного отбора и выдвижением альтернативных дарвинизму концепций эволюции. Вкупе с неожиданно воскресшим в 1970-е гг. креационизмом эти концепции, подаваемые к тому же часто в широкой печати как неоспоримые «научные» свидетельства «краха» дарвинизма, нередко, помимо воли самих авторов этих концепций, создают в общественном сознании весьма неадекватную картину происходящего ныне в эволюционной биологии и поэтому нуждаются в специальном анализе. Однако, как прекрасно показал академик Л. П. Татаринов в своих недавних обзорных статьях (Татаринов, 2005, 2007), теория эволюции непрерывно расширяется и видоизменяется. «Эта область знания по своим масштабам настолько расширилась, — подчеркивает он, — что, по существу, стала беспредельной» (Татаринов, 2005, с. 38). При этом, соглашаясь с банальностью, что «теория эволюции уже давно вышла за рамки „Происхождения видов“ Ч. Дарвина», он, тем не менее, считает нужным подчеркнуть: «Успехи молекулярной генетики уже привели к пересмотру воззрений на механизм наследственных изменений и на механизмы морфогенеза, тем не менее можно с уверенностью заявить, что в теории эволюции важнейшее место по-прежнему занимает идея Ч. Дарвина о естественном отборе» (Татаринов, 2005, с. 37, 38). Более того, все выглядит таким образом, что при минимальной модификации и традиционная концепция неodarвинизма (синтетическая теория эволюции) и претендующие на конкуренцию с нею новейшие концепции найдут свое место в рамках расширенных представлений об эволюции, в рамках «третьего» (по Н. Н. Воронцову) синтеза.

Эта идеология «расширенного синтеза», основу которого составила бы дарвиновская идея естественного отбора, в последней трети XX в. вышла далеко за пределы самой биологии. При этом она активно обсуждалась (и на сегодняшний день широко принята) на материале наук, лежащих по обе стороны от науки о жизни (понимаемой в чисто биологическом смысле), то есть на материале физики и химии,

с одной стороны, и всего комплекса наук о человеке (социально-гуманитарных наук), с другой.

Как известно, на рубеже 70-х и 80-х гг. XX в. довольно стремительно сформировалась целая новая область исследования сложных нелинейных динамических систем, именуемая по-разному: нелинейная динамика, теория самоорганизации, синергетика, — имеющая самые разные источники своего формирования и использующая самый новомодный математический аппарат нелинейных дифференциальных уравнений, теории катастроф, фрактальной геометрии и др. Широкий интерес к изучению свойств нелинейных систем был обусловлен тем, что, по существу, весь реальный мир, вся окружающая нас природа, общество, — все это и есть мир нелинейных систем, которые, как выяснилось, эволюционируют по весьма специфическим и необычным с точки зрения классической науки законам. И, конечно, сразу же было обращено внимание на то, что дарвиновская теория на качественном уровне во многом предвосхитила идеи современных глубоко математизированных теорий самоорганизации и синергетики. Но тогда сразу же возникает вопрос: а как соотносятся собственно дарвиновские представления о механизмах эволюции, в которых ключевая роль отводится естественному отбору, с механизмами эволюции как спонтанной самоорганизации динамических систем, разрабатываемых в синергетике? Причем, анализ этой проблемы имеет ключевое значение как для определения точного статуса концепции естественного отбора в самой эволюционной биологии, так и для определения путей построения общих теорий самоорганизации и эволюции природных, социальных и духовных систем. Любопытны итоги дискуссий по этим вопросам, содержащиеся в статье американских ученых Брюса Х. Уебера и Дэвида Дж. Депью «Естественный отбор и самоорганизация. Динамические модели как ключи к новому эволюционному синтезу» (Weber, Depew, 1996). О масштабах этих дискуссий говорит хотя бы то, что авторы выделяют аж семь (!) точек зрения по вопросу о соотношении естественного отбора и самоорганизации в эволюции, логически возможных и реально выдвигавшихся и обсуждавшихся в англо-американской литературе 80-х и 90-х гг. XX в. Вот список предлагавшихся концепций:

1. Движущей силой эволюции является естественный отбор, а не самоорганизация.
2. Самоорганизация является фактором, ограничивающим естественный отбор.
3. Самоорганизация является исходным состоянием («нулевой гипотезой» по терминологии авторов), на фоне которого разворачиваются эволюционные события (в том числе и контролируемые естественным отбором).
4. Самоорганизация является вспомогательным механизмом естественного отбора, движущим эволюцию.
5. Самоорганизация является движущей силой эволюции, однако ее сдерживает (ограничивает) естественный отбор.
6. Естественный отбор является самостоятельной формой самоорганизации.
7. Естественный отбор и самоорганизация являются двумя аспектами единого эволюционного процесса (Weber, Depew, 1996, p. 44–45).

Подвергнув затем тщательному и глубокому обсуждению каждую из семи позиций, они приходят к выводу, что наиболее обоснованной является последняя (седьмая) точка зрения. «Естественный отбор, — пишут Уебер и Депью, — действительно можно считать очевидным свойством определенных видов селекции в автокаталитических, рассеивающих энергию, открытых системах. Это означает, что естественный

отбор — это не просто теория, которая позволяет объяснить некоторые явления, а явление само по себе, очевидный процесс, имеющий место в сложных рассеивающих системах, получивших возможность изменяться и сохранять информацию». И далее: «...на языке новой динамики и термодинамики естественный отбор еще более четко (по сравнению с более ранними формами дарвинизма) показывает, почему естественный отбор является не просто теорией или моделью, или метафорой с корнями, уходящими в практику, а естественным феноменом, возникшим в результате основных динамических и термодинамических процессов. Соответственно, сложная динамика систем ни в коей мере не угрожает естественному отбору. В опасности находятся всего лишь некоторые понятия естественного отбора, согласно которым естественный отбор конкурирует со случаем и самоорганизацией, что противоречит *естественной* природе естественного отбора. Иначе эту точку зрения можно высказать так: любая беззащитная перед лицом риторики креационизма теория естественного отбора не может считаться адекватной» (Weber, Depew, 1996, p. 53, 57).

Не менее энергичные и масштабные движения по синтезу различных наук вокруг идеи естественного отбора происходят в последние два-три десятилетия и в области социальных и гуманитарных наук. К концу XX в. сложился целый пучок перспективных научных исследовательских направлений, в названии которых присутствуют приставки «эволюцио-» и «био-»: эволюционная экономика, эволюционная психология, эволюционная эпистемология, эволюционная этика и др.; или биополитика, биоэтика, биоэстетика, биолингвистика, биогерменевтика.

Начало этому движению было положено выходом в свет книги известного американского энтомолога Э. Уилсона «Социобиология. Новый синтез» (Wilson, 1975), породившей, с одной стороны, «социобиологическое движение», а с другой — вызвавшей целую бурю протестов и различных критических отзывов. В чем только ни обвиняли Э. Уилсона и других социобиологов: в реставрации «социалдарвинизма», в «генетическом детерминизме», «биологическом редукционизме», попытке заменить биологической наукой философскую этику и пр. Между тем, как выяснилось, социобиология вовсе не собирается покушаться ни на один из результатов философии, этики, культурной антропологии и любой другой гуманитарной дисциплины, претендуя лишь на раскрытие биологических (эволюционно-генетических) оснований формирования социального поведения в мире живых организмов (в том числе и в человеческом мире). В 1990-е гг., однако, отчасти и по тактическим соображениям, но больше исходя из существа дела, многие исследователи (теперь их, наверное, подавляющее большинство), работающие в дарвинистической парадигме на материале социально-гуманитарных наук, стали дистанцироваться от термина «социобиология», предпочитая именовать эту новую область исследования «эволюционной психологией». По словам Леды Космидес и Джона Туби, руководителей Центра эволюционной психологии университета Санта-Барбара (Калифорния), эволюционная психология отличается от социобиологии тем, что объединяет эволюционную биологию с когнитивной наукой. Эволюционная психология концентрирует свое внимание не на прямо генетически обусловленных формах социального поведения (хотя наличие таковых вовсе не запрещается), а на психике человека, которую рассматривает прежде всего как набор обрабатывающих информацию механизмов, «встроенных» в головной мозг человека и возникших в процессе эволюции человека эпохи плейстоцена как адаптации под действием естественного отбора. По справедливому замечанию Джека

и Линды Палмеров, авторов превосходной сводки по эволюционной психологии, «современная эволюционная теория обладает способностью связывать социальные науки друг с другом и с естественными науками... Одной из причин того, почему эволюционная психология стала в последние годы столь „горячей темой“, является ее возможность дать объяснение и прогнозы для широкого круга дисциплин, включая антропологию, экономику, психологию, социологию и другие социальные науки. Эволюционная теория вполне может стать каркасом, внутри которого социальные науки смогут вырабатывать согласованные, комплиментарные парадигмы поведения, подобно тому, как различные дисциплины естественных наук опираются на законы, которые отличаются комплиментарностью, согласованностью и неконфликтностью» (Палмер Дж., Палмер Л., 2003, с. 11–12).

Наконец, немаловажным обстоятельством является и то, что дарвинизм в XX в. выдержал самую суровую проверку на научность в ходе профессиональных философских дискуссий по этой проблеме с опорой на самые изощренные методологические концепции и «критерии научности», на которые была столь богата философия науки XX в. Особенно поучительна (и драматична) история взаимоотношения дарвинизма как научной исследовательской программы и теории естественного отбора как именно научной теории с, возможно, наиболее широко известной и популярной философско-методологической концепцией XX в. — фальсификационистской концепцией К. Поппера. Как известно, Попперу пришлось дважды публично отречься от своих уничижительных высказываний в адрес дарвинизма, сыгравших, к слову сказать, достаточно определенно негативную роль (по отношению к науке) в стартовавшем в 1960-е гг. новейшем витке борьбы креационистов с эволюционистами.

Но, во всяком случае, уже в своей дарвиновской лекции, прочитанной Поппером в Крайстс-колледже (где учился Дарвин) Кембриджского университета 8 ноября 1977 г., он, начав с того, что многие авторитетные ученые считают концепцию естественного отбора тавтологической, продолжил: «Я упоминаю об этой проблеме потому, что и сам грешен. Под впечатлением высказываний этих авторитетов мне случалось называть эту теорию „почти тавтологической“ и я пытался объяснить, как теория естественного отбора может быть непроверяемой (как тавтология) и в то же время представлять огромный интерес для науки. Мое решение этой проблемы состояло в том, что доктрина естественного отбора представляет собой весьма успешную метафизическую исследовательскую программу. Она ставит детализированные проблемы во многих областях и подсказывает нам, что следует ожидать от адекватного решения этих проблем. Я и сейчас считаю, что естественный отбор работает в этом смысле как исследовательская программа. Вместе с тем я теперь придерживаюсь иного мнения о проверяемости и логическом статусе теории естественного отбора. И я рад возможности заявить о своем отречении от прежних взглядов. Надеюсь, мое отречение внесет какой-то вклад в понимании статуса естественного отбора». Изложив далее свое новое понимание логики «работы» дарвиновских механизмов эволюции и пояснив все это на нескольких примерах, Поппер завершил эту свою лекцию словами: «Если в этой интерпретации что-то есть, то открытый Дарвином процесс изменчивости с последующим отбором не просто позволяет объяснить биологическую эволюцию в механических терминах или в терминах, которые пренебрежительно и ошибочно назывались механическими, но и на самом деле проливает свет на понятие нисходящей причинности, на создание произведений искусства и науки и на развитие свободы их создания. Таким образом, весь спектр

явлений, связанных с эволюцией жизни и духа, а также произведений человеческого разума, оказывается, возможно осветить благодаря великой и вдохновляющей идее, которой мы обязаны Дарвину» (Поппер, 2000, с. 80).

Таким образом, как видим, все разговоры о «застое», «тупике», «кризисе», а тем более «крахе», синтетической теории эволюции в биологии на сегодня вновь, как и ровно 100 лет назад, в начале XX в., больше похожи на выдавание желаемого за действительное, чем на результат серьезного анализа и осмысления сложившейся ситуации.

Литература

- Борзенков В. Г. Биофилософия сегодня. М. : Динтер, 2006. 255 с.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс-Традиция, 1999. 640 с.
- Палмер Дж., Палмер Л. Эволюционная психология. Секреты поведения *Homo Sapiens*. СПб. : Прайм-Еврознак, 2003. 382 с.
- Поппер К. Дарвинизм как метафизическая исследовательская программа // Вопросы философии. 1995. № 12. С. 39–49.
- Поппер К. Р. Естественный отбор и возникновение разума // Эволюционная эпистемология и логика социальных наук. Карл Поппер и его критики. М. : УРСС, 2000. 461, [1] с.
- Татаринов Л. П. Контуры современной теории биологической эволюции // Вестник РАН. 2005. Т. 75. № 1. С. 36–40.
- Татаринов Л. П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 3. С. 165–169.
- Weber B. H., Depew D. J. Natural Selection and Self-Organization. Dynamical Models as Clues a New Evolutionary Synthesis // Biology and Philosophy. 1996. Vol. 11. № 1. P. 33–65.
- Wilson E. Sociobiology. The New Synthesis. Cambridge, MA : Harvard Univ. Press, 1975. IX, 697 p.

Modern Darwinism: on the Road to New Synthesis

V. G. Borzenkov

M. V. Lomonosov Moscow State University
Moscow, Russia: v.g.borzenkov@gmail.com

In this issue represents that Darwin's theory is not available now, but to the end of XX century it establishes position in biology and philosophy of science, but also it can be base of new specific various spheres of researches and new synthetic conception. Which consist of generalized self-organization concepts, sociobiology, evolutionary psychology, and evolutionary ethics and others.

Keywords: Darwin, Darwinism, synthetic theory of evolution, self-organization, evolutionary psychology, Popper, falsifiability.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ Ч. ДАРВИНА И ЭВОЛЮЦИОННАЯ РЕВОЛЮЦИЯ

М. Б. Конашев

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники
им. С. И. Вавилова РАН

Санкт-Петербург, Россия: mbkonashev@mail.ru

Эволюционная теория Ч. Дарвина является одной из исторических и логических частей общей теории эволюции (ОТЭ), и в качестве таковой она есть частная теория эволюции (ЧТЭ), а именно теория биологической эволюции (ТБЭ). Благодаря ТБЭ и другим ЧТЭ началась великая трансформация теории и практики, представлений человека о самом себе и мире, которая может быть названа *эволюционной революцией* и которая составляет целую эпоху в эволюции человека. В ходе своей эволюции человек становился человеком человеческим. Теория возникновения и противоречивого развития этой человечности есть теория гуманистической эволюции (ТГЭ).

Ключевые слова: теория эволюции, биологическая эволюция, гуманистическая эволюция.

Эволюционная теория Ч. Дарвина как историческая форма частной теории эволюции

Согласно названию той книги, в которой Ч. Дарвин изложил свою теорию эволюции, эта теория была теорией происхождения видов (Darwin, 1859; Дарвин, 1864). Но первым фактом, который признали как сторонники, так и противники этой теории, был факт биологической эволюции или развития органического мира. Спорили и спорят до сих пор о механизмах этого развития, в том числе о механизмах видообразования, но то, что органический мир, живая природа развивается, эволюционирует, никем из биологов не оспаривается. Как никем из ученых не оспаривается факт геологической эволюции Земли, эволюции Солнечной системы, вселенной в целом. Уже в начале XX в. представление о всеобщности эволюции получает свое признание и отражение не только в трудах, предназначенных для самих ученых, но и в научно-популярных и даже энциклопедических изданиях (Радлов, 1904). Тем самым теория происхождения видов Ч. Дарвина фактически стала первой научной теорией эволюции (ТЭ) — теорией эволюции живой природы, органического мира, то есть теорией определенной, частной, а именно биологической эволюции. Поэтому ТЭ, в особенности «синтетическую теорию эволюции» («СТЭ»), ставшую преемницей ТЭ Ч. Дарвина, и современную теорию эволюции (СТЭ), являющуюся преемницей «СТЭ», точнее и правильнее было бы назвать *теорией биологической эволюции* (ТБЭ).

В ходе своей эволюции ТБЭ, первоначально являясь лишь учением, давно и окончательно стала полноценной, нормальной, хотя и особой научной теорией. Во-первых, ТБЭ есть принципиально новый вид или тип научной теории, а именно теория перманентно изменяющегося, точнее, развивающегося, становящегося, *эволюционирующего* предмета (Конашев, 2009а). Главная особенность такой теории состоит в том, что она должна отражать, объяснять в системе присущих ей понятий соответствующий предмет — процесс эволюции. Во-вторых, она является лишь одной из нескольких эволюционных теорий, а именно теорией эволюции особой, частной,

биологической формы материи, и в этом смысле частной теорией эволюции (ЧТЭ), одной из таких теорий (Конашев, 2009б).

Исторически ЧТЭ возникли как отдельные эволюционные учения и имели соответствующие названия, но по мере развития, сбрасывая свои исторические формы, они превращались в полноценные ЧТЭ. Скажем, теория общественно-экономических формаций К. Маркса преобразовалась в современную теорию социальной эволюции (ТСЭ) так же, как ТЭ Ч. Дарвина — в современную ТБЭ (Конашев, 2005).

Степень и качество этого преобразования для каждой ЧТЭ различны. Если ТБЭ является более разработанной, вокруг нее меньше споров среди биологов, особенно среди эволюционистов, и конкурирующие концепции выдвигаются либо «маргиналами» и «эпатажистами», причем в основном не биологами, а физиками, философами, историками науки, либо людьми и вовсе не имеющими к науке отношения: беллетристами, религиозными деятелями и просто любителями прославиться любым способом, то ТСЭ менее разработана и признана (по сути, нет единой общепринятой ТСЭ). Причина этого не только в большей вовлеченности и, так сказать, встроенности идеологии в ТСЭ, но и в гораздо большей сложности, на порядок, точнее на целый «эволюционный шаг», эволюционный скачок социальной эволюции по сравнению с биологической.

Тем не менее эволюция, которую проделали имеющиеся в науке ЧТЭ, показывает, что они становятся все более полноценными, все более сложными и развитыми теориями, подготавливая создание того, что может быть названо общей теорией эволюции (ОТЭ), и одновременно развивая, совершенствуя эволюционную картину мира. В XX в. появляется ряд общеэволюционных концепций, из которых наиболее известной, наверное, является концепция глобального эволюционизма (Глобальный эволюционизм, 1994; Моисеев, 1991, 1993; Черникова, 1987) и теории универсальной эволюции (Jantsch, 1980; Розенталь, 1984). В результате то, что называют научной картиной мира, уже не могло быть никаким другим полотном, кроме как грандиозной и величественной фреской развивающегося мира, универсума, находящегося в состоянии *перманентной эволюции*. Тем самым, благодаря ТБЭ и другим ЧТЭ началась великая трансформация теории и практики, представления человека о самом себе и мире, которая может быть названа *эволюционной революцией* и которая составляет целую эпоху в эволюции человека.

Всеобщая и частные эволюции

Теория всеобщего предмета возможна, если существует сам этот всеобщий предмет. В случае ОТЭ таким всеобщим предметом является эволюция мира, универсума в целом. Если мир един, независимо от того, почему он един (потому ли, что он материален, или потому, что в основе своей идеален), и если *доказано*, что какая-либо часть этого мира развивается, находится в процессе постоянной эволюции (будь то эволюция звезд, эволюция биологических видов или социальных классов), то логично предположить, что и весь мир, универсум в целом тоже развивается, представляет собой единый и всеобщий процесс эволюции. В идеалистической философии и теологии основанием всеобщности и единства мира являются всеобщность и единство его идеального начала и сущности, будь то Господь, абсолютный дух, или иное сущее. Мир един, поскольку сотворен Богом или есть результат

воплощения и развертывания, развития абсолютного духа. В материалистической философии и в науке всеобщность и единство мира обусловлены его материальностью и развитием. Универсум в целом — это материя, эволюция универсума — это эволюция материи. Тот мир, который стал известен и понятен человеку благодаря науке, предстает в современной научной картине мира именно как изменяющийся, развивающийся мир, как мир перманентной эволюции. Все части этого мира *всеобщей эволюции*, как в данный момент, так и в своем эволюционном развитии, взаимосвязаны и взаимообусловлены.

Между частными эволюциями есть нечто общее, происходящее из развития этих взаимосвязей и взаимообусловленностей, из связи и преемственности между стадиями всеобщей эволюции, из порождения одной стадии эволюции другой. Это — сам механизм эволюции, представляющий собой противоречивое и эволюционирующее взаимодействие. Точнее, *взаимодействия* — совокупность взаимодействий одних частей и элементов материи с другими. Конкретность и уникальность этих частей, этих стадии общей эволюции создает конкретность и уникальность их взаимодействия. Общая, генеральная тенденция эволюции мира, материи — от простого, стихийного, пассивного взаимодействия к сложному, активному и, в конечном итоге, на данный «момент», к сознательному взаимодействию.

Материя в целом и ее отдельные формы представляют собой *самовоспроизводства*, а эволюция в целом и отдельные ее стадии и формы есть переход между самовоспроизводящимися и саморазвивающимися материальными системами, и в то же время преобразование этих систем, происхождение одних таких систем из других, последующих из предшествующих, *перманентно развивающееся* самовоспроизводство. Каждая стадия такой эволюции есть появление, развитие и «снятие» частного воспроизводства частной, особой формы материи, то есть такое «снятие», в процессе и в результате которого появляется новая форма материи и новая форма воспроизводства ею самой себя. Эволюция материи в целом есть эволюция ее расширяющегося, развивающегося самовоспроизводства, производства по созиданию ею самой себя, ее самосотворения, ее самовосходящего саморазвития.

В органическом мире существуют такие биологические «способы воспроизводства», как воспроизводство видами, экосистемами, биосферы, биологической формы материи в целом самих себя. Иначе говоря, биологическая форма материи состоит из разных самовоспроизводящихся биологических систем (СБС), из которых основными являются виды, а эволюция видов и эволюция всего органического мира, по сути, есть эволюция СБС.

Даже традиционные определения вида, так же как и определения экосистемы и биосферы, отражают все необходимые и достаточные элементы, составляющие СБС, определенного, особого самовоспроизводства. В ходе этого самовоспроизводства появляются особи, обладающие некими адаптивными преимуществами. Определенное количество этих особей, достигнув стадии новой формы, в ходе конкурентной борьбы вытесняют старую форму, образуя полноценный новый вид, а тем самым и новый способ воспроизводства. Это может быть новый микроспособ производства, например когда один из видов оказывается способен жить за счет нового источника питания в новой географической местности с иными температурными и прочими параметрами, освоив тем самым новую экологическую нишу и став в ходе этого освоения новым видом. Так, в Техасе в результате такой дивергенции самовоспроизводств один вид дуба (*Quercus mohriana*) растет (воспроизводится)

на известняковой почве, другой (*Q. havardi*) — на песчаной, а третий (*Q. grisea*) — на выходах магматических пород (Грант, 1980. С. 184.). Это может быть и новый макроспособ воспроизводства, когда появляется некий принципиально новый тип какой-либо составляющей старого способа воспроизводства или новый тип воспроизводства в целом. Например, бактерии для своего воспроизводства «научились» использовать кислород и другие химические элементы и соединения и, став не только другими новыми видами, но и принципиально новыми типами бактерий, новыми СБС, заселили самые разнообразные среды.

Изменение видов и изменение способов воспроизводства некоторое время проходит в пределах одной более общей целостности, представляющей собой относительно устойчивый баланс видов или даже экосистем и, тем самым, тоже являющейся самовоспроизводством. В свою очередь такие взаимосвязанные и сбалансированные между собой экосистемы в совокупности составляют определенную, конкретно-историческую (конкретно-эволюционную) биосферу (КЭБ). В процессе воспроизводства видов и экосистем, составляющих целостность того или иного уровня или даже КЭБ, они, воспроизводя себя, в то же время изменяются, становясь другими видами, экосистемами и, в конечном счете, в целом другой КЭБ. Накопление противоречий в биологических воспроизводствах, то есть внутри видов и экосистем и между ними, приводит в итоге к определенному неразрешимому в рамках данной экосистемы или КЭБ в целом противоречию и к ее «краху», завершающемуся либо полной или частичной гибелью экосистемы, либо заменой ее другой экосистемой и формированию другой КЭБ. Результаты этих смен предстают перед исследователем как «следы былых катастроф» (Будыко, 1984; Лапо, 1987).

В ходе этих смен малых и больших СБС каждый предыдущий способ воспроизводства, сменяясь последующим, тем самым превосходит, «снимает» самого себя, порождает то, чего еще не было. В частности, в рамках одной из таких систем примерно от 6 до 2 млн лет назад появился такой биологический способ воспроизводства, который породил не просто качественно отличающийся от него и превосходящий его, а принципиально новый, социальный способ воспроизводства. В процессе социальной эволюции человек, воспроизводя себя, тоже меняется, в том числе и биологически, но ведущим изменением уже является социальное, культурное и т. д., то есть надбиологическое. Социальное же изменение человека в процессе воспроизводства им самого себя приводит в конечном итоге к изменению социального способа воспроизводства и, соответственно, к изменению данной социальной системы.

Конечно, понятие того или иного биологического, как и других, предшествующих по уровню их организации «способов производства», относящихся к добиологическим стадиям эволюции материи, есть абстракции. Каждая из этих абстракций лишь в самом общем виде и относительно отражает специфический способ существования и развития частной формы материи, такое особое взаимодействие частей и элементов этой частной формы материи, которое, тем не менее, может быть определено как ее самовоспроизводство. Это позволяет, в принципе, рассмотреть и проследить эволюцию взаимодействия, порождения одних типов взаимодействия другими, конкретно-эволюционные особенности этих типов, а также определить общие, присущие всем им черты, своего рода атрибуты.

Одно из основных отличий всех добиологических и тем более досоциальных, или дочеловеческих, воспроизводств в том, что объект воспроизводства тождествен

субъекту воспроизводства, и наоборот. Иначе говоря, воспроизводство имело еще начальный, простейший вид *взаимодействия об ектов*, составлявших это воспроизводство. В биологических воспроизводствах появляется *суб ект* производства. Правда, этот субъект одновременно еще остается и объектом. В человеческом, социальном воспроизводстве субъект воспроизводства уже перестает быть объектом. Конечно, бывают исключения, когда одна часть этого субъекта использует другую часть этого же субъекта (другую расу, народ, социальную группу) как объект, но это своего рода «болезнь роста», деформация воспроизводства человеком самого себя как человека. Это использование старых, биологических, то есть *дочеловеческих*, способов воспроизводства в становящемся новом, собственно человеческом способе воспроизводства.

От теории социальной эволюции к теории постсоциальной эволюции

В отличие от животных, использующих себя самих, свои зубы, лапы и другие свои «рабочие органы» в качестве «рабочих инструментов» для выживания и оставления потомства, то есть для самовоспроизводства себя самих как биологических видов, человек выживал, производя и используя уже особые, свои искусственные «рабочие органы», все более дополнявшие и заменявшие ему его собственные, естественные. Сначала это был каменный топор, потом лук и стрелы, потом лодка, парус, колесо, ветряная и водяная мельницы, затем паровая машина, арифмометр, самолет, ракета, персональный компьютер. Наряду с этими техническими устройствами сначала им были созданы советы старейшин, ритуалы, затем церковь, государство, партии и прочие, самые разнообразные социальные, политические и иные многочисленные инструменты и машины, все новые и новые его искусственные «рабочие органы».

Более того, человек давно уже способен создавать и создает не только новые искусственные вещества, но и искусственные *процессы*, в том числе искусственные миниэволюции. Еще «отцы-основатели» СТЭ, в особенности Дж. Хаксли и Ф. Г. Добжанский, отмечали, что человек, причем независимо от его субъективных желаний и намерений, уже стал главным фактором эволюции, его ведущей движущей силой, от которой зависит само его существование и дальнейший ход его собственной эволюции и эволюции всего живого на Земле (Галл, Конашев, 2000).

Вся биосфера фактически стала частью воспроизводства человеком самого себя. В этом воспроизводстве воспроизводство всего остального органического мира, всей биологической эволюции все более становится вторичной, подчиненной частью человеческого воспроизводства, человеческой эволюции. Что, разумеется, вовсе не отменяет зависимости человека и его эволюции от всего остального органического мира и эволюции этого мира, не отменяет их коэволюции (Моисеев, 1982; 1998). Как не означает и того, что человек может произвольно, лишь субъективно управлять своей собственной эволюцией и биологической эволюцией, создавать эти эволюции. Ведь, создавая, осознанно или нет, нечто новое, некую новую часть материи, он создает, опять же осознанно или нет, и законы ее существования и развития, в первую очередь законы своей собственной эволюции. Поэтому, перефразируя, жить в эволюции и быть свободным от эволюции нельзя. Но можно стать свободным вместе с эволюцией, зная ее законы, включая законы той новой эволюции, которая сознательно, и лучше, если по мерке самого человека, им создается.

Без ЧТЭ и ОТЭ, без эволюционной картины мира, без соответствующей новой *эволюционной* деятельности, эволюционной практики, заключающейся в человеческом созидании нового, человеческого эволюционирующего мира, стать свободным, то есть собственно человеком, невозможно.

Когда Дж. Хаксли писал об управляемой эволюции, а В. И. Вернадский об эволюции ноосферы, то уже тогда перед человеком (человечеством) встал жесткий, вполне в духе теории эволюции Ч. Дарвина, выбор: либо начинать становится действительным *суб ектом*, созидателем, творцом своей собственной эволюции и эволюции всего доступного человеку мира, либо оставаться лишь *об ектом* этих процессов, платя огромную, часто непомерную, с трагическими последствиями, дань своим собственным предрассудкам, своему невежеству и своему эволюционному прошлому. В худшем случае человека ожидает судьба многих других уже вымерших или вымирающих видов.

Парадокс данной стадии эволюции человека состоит как раз в том, что справиться с этой вставшей перед ним эволюционной задачей человек не сможет, не решив главную проблему своей собственной эволюции — проблему завершения перехода от дочеловеческих способов воспроизводства человека человеком, когда человек оставался лишь объектом и средством воспроизводства, к человеческому способу, когда он становится его субъектом и целью. Поскольку воспроизводство всего остального мира, в том числе всего биологического мира, является подчиненной частью человеческого воспроизводства, воспроизводством всего мира человека, то оно естественно и неизбежно тоже становится целью, а не одним лишь средством, человеческого воспроизводства. Такая постсоциальная эволюция становится уже действительно человеческой, гуманистической эволюцией человека. Теория этой эволюции и перехода к ней, перехода от небезызвестной предыстории человека к собственно человеческой истории, не может быть названа иначе как теорией гуманистической эволюции (ТГЭ). Целью такой действительно человеческой эволюции, действительно человеческого воспроизводства в полной мере становится и красота этого мира, включая красоту человека. Тогда и только тогда сбывается другое небезызвестное «пророчество» — загадочное высказывание Ф. М. Достоевского о том, что красота спасет мир.

Исследование поддержано Российским гуманитарным научным фондом (проект № 09-03-00166а).

Литература

- Будыко М. И. Эволюция биосферы. Л. : Гидрометеиздат, 1984. 488 с.
- Галл Я. М., Конашев М. Б. Джулиан Хаксли и Феодосий Добржанский: две версии эволюционного гуманизма // Наука и общество. СПб., 2000. С. 191–200.
- Глобальный эволюционизм: (Филос. анализ). М. : ИФ РАН, 1994. 194, [1] с.
- Грант В. Эволюция организмов. М. : Мир, 1980. 407 с.
- Дарвин Ч. О происхождении видов в царствах животном и растительном путем естественного подбора родичей, или О сохранении усовершенствованных пород в борьбе за жизнь / пер. С. А. Рачинского СПб. : А. И. Глазунов, 1864. XIV, 399 с.
- Конашев М. Б. Дарвинизм, марксизм, гуманизм // Философия и будущее цивилизации. Тезисы докладов и выступлений IV Российского философского конгресса (Москва, 24–28 мая 2005 г.) : в 5 т. Т. 5. М. : Современные тетради, 2005. С. 160–161.

- Конашев М. Б. Становление современной эволюционной теории как принципиально нового типа научной теории // Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова. Годичная научная конференция, 2008. М. : ИДЭЛ, 2009а. С. 553–555.
- Конашев М. Б. Теория эволюции Ч. Дарвина как частная теория эволюции // Чарльз Дарвин и современная наука : : сб. тез. междунар. науч. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург) и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма (23–25 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009б. С. 353–355.
- Лапо А. В. Следы былых биосфер. М. : Знание, 1987. 205, [2] с.
- Моисеев Н. Н. Коэволюция человека и биосферы в век компьютеров // Вестник АН СССР. 1982. № 3. С. 90–97.
- Моисеев Н. Н. Универсальный эволюционизм (Позиция и следствия) // Вопросы философии. 1991. № 3. С. 3–28.
- Моисеев Н. Н. Восхождение к разуму: Лекции по универсальному эволюционизму и его приложениям. М. : ИздАТ, 1993. 174, [1] с.
- Моисеев Н. Н. Еще раз о проблеме коэволюции // Экология и жизнь. 1998. № 2. С. 24–28.
- Радлов Э. Эволюция // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона. Т. XL. СПб., 1904. С. 135–138.
- Розенталь И. Л. Теория эволюции Вселенной как следствие космологических постулатов. М. : ИКИ, 1984. 12 с.
- Черникова И. В. Глобальный эволюционизм : (Филос.-методол. анализ). Томск : Изд-во Том. ун-та, 1987. 182 с.
- Darwin Ch. On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the Preservation of favoured races in the struggle for life. L. : John Murray, 1859. IX, 502 p.
- Jantsch E. The self-organizing Universe: Scientific and man implications of the emerging paradigm of evolution. Oxford ; N. Y. : Pergamon Press, 1980. XVII, 343 p.

Ch. Darwin's evolutionary theory and evolutionary revolution

М. В. Konashev

St. Petersburg Branch, Institute of the History for Science and Technology RAS
St. Petersburg, Russia: mbkonashev@mail.ru

Ch. Darwin's evolutionary theory is one of historical and logic parts of the general theory of evolution (GTE) and as such it is a particular theory of evolution (PTE), namely the theory of biological evolution (TBE). Owing to TBE and another PTEs a great transformation of the theory and practice, of the notion of man about himself and the world is began. This transformation can be named *evolutionary revolution* and it makes the whole epoch in human evolution. During this evolution the man became the human being. The theory of origin and development of this humanity is the theory of humanistic evolution (TBE).

Keywords: theory of evolution, biological evolution, humanistic evolution.

ЧАРЛЬЗ ДАРВИН И СОВРЕМЕННАЯ ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПАРАДИГМА

Д. Е. Любомиров

Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия

им. С. М. Кирова

Санкт-Петербург, Россия: LubomirovDE@mail.ru

Возникновение учения Ч. Дарвина рассматривается в контексте движения теоретической мысли в сторону эволюционного взгляда на мир. Его этапами были: натурфилософские идеи античных философов, первые попытки систематизации эмпирического материала становящейся науки XVII в. (трансформизм видов Ж. Бюффона), проникновение эволюционных взглядов в космологию, геологию, палеонтологию, философию, наконец, первая концепция эволюции Ж. Б. Ламарка. Показав механизм трансформации случайных изменений организмов в закономерные преобразования популяций, Дарвин дал не только естественное объяснение адаптационезу, но и новое направление биологическим исследованиям, что привело к изучению сложных иерархически устроенных био-абиотических комплексов разного ранга (экосистема–биосфера). Новый эволюционный синтез в биологии XX в., распространение эволюционных идей в астрофизику, космологию (теория Большого взрыва), и их объединение с ОТС, синергетикой, идеей коэволюции и антропным принципом привели к созданию концепции глобального эволюционизма, рассматривающего Вселенную как сложную самоорганизующуюся и саморазвивающуюся систему.

Ключевые слова: эволюционная парадигма, синергетика, самоорганизация, коэволюция, саморазвитие, антропный принцип, глобальный эволюционизм.

Развитие современной науки подтверждает отмеченную К. Поппером в принципе фальсификационизма направленность научного познания не столько на выявление и обоснование окончательных и абсолютных истин, сколько на его неуклонное непрерывное (и потому, фактически, бесконечное) самообновление и совершенствование. При этом процесс преобразования охватывает как отдельные факты, гипотезы, теории, так и получившие название парадигм (Кун, 1977) более крупные формы метатеоретического знания, представляющие собой признанные ученым сообществом достижения, задающие на некотором этапе развития науки образец постановки и решения ее проблем.

Для постнеклассической науки последней трети XX — начала XXI вв. двумя фундаментальными принципами видения, описания и объяснения мира выступают принцип системности и принцип развития, объединенные в концепции глобального эволюционизма. Эта концепция, рассматривая мир как сложную иерархически устроенную саморазвивающуюся систему, все процессы на различных уровнях которой взаимосвязаны (Моисеев, 1991), по своему мировоззренческому и методологическому значению выходит далеко за пределы чисто научного знания, претендуя на статус общекультурной парадигмы.

Формирование концепции глобального эволюционизма — процесс, в котором задействованы многие науки. Вместе с тем можно выделить ряд отраслей знания, которые уже сыграли ведущую роль в становлении и продолжают эффективно участвовать в ее современной разработке. Среди них особое место принадлежит науке

о живом, и, в частности, ее наиболее теоретически обобщенной и имеющей непосредственное отношение к проблеме закономерностей и механизмов развития составляющей — эволюционной теории. Двойной юбилей — 200-летие со дня рождения основателя эволюционной теории Чарльза Роберта Дарвина (1809–1882) и 150-летие опубликования его фундаментального труда «Происхождение видов» (1859) — дает повод вновь обратиться к анализу их значения для утверждения сначала в биологии, а затем и в других отраслях науки эволюционной идеи. Актуальность этой задачи подтвердил прошедший в сентябре 2009 г. в Санкт-Петербурге посвященный юбилею знаменательных событий крупный международный научный форум, который продемонстрировал неоднозначность оценки со стороны современных ученых и философов эволюционизма вообще и теории Дарвина в частности (Чарльз Дарвин и современная наука, 2009).

Попытки проследить предысторию современного эволюционного взгляда на Вселенную приводят нас к первым натурфилософам античности, в воззрениях которых идея целостности мира (единства макрокосмоса — природы и микрокосмоса — человека) сочеталась с гениальными догадками о его преобразованиях. Так, представитель самой ранней из известных древнегреческих философских школ — Милетской — Анаксимандр в VI в. до н. э. утверждал, что все живые существа зародились в покрывавшем некогда Землю влажном иле под влиянием солнечных лучей, а наземные животные, включая людей, произошли из рыб. В трудах другого греческого мыслителя, сочетавшего в себе таланты философа, поэта, естествоиспытателя, врача и политика, — Эмпедокла (ок. 490–430 гг. до н. э.) — мы находим первое описание механизма происхождения животных в результате борьбы антагонистических сил — любви и ненависти. Действие первой ведет к случайным сочетаниям органов и членов в разнообразных существах, а второй — к отбору (выживанию) удачных комбинаций. И хотя философам и ученым Древних Греции и Рима было свойственно циклическое понимание преобразований (все возвращается в конечном итоге к первоначалу) и их умозрительные идеи, фактически, не имели эмпирической базы, это не помешало им на тысячелетия, пусть и в наивной форме, предвосхитить будущие научные открытия.

Средневековым теологам современная культура обязана внедрением в сознание западного человека идеи необратимого направленного развития (естественно, в виде финализма и супранатурализма) и единства происходящих в мире процессов как следствия единственности Творца.

В период становления науки Нового времени (XVII в.) открытие новых видов организмов в ходе активного освоения заморских территорий и проникновение естествоиспытателей с помощью изобретенного микроскопа в ранее недоступный для них микромир (Н. Грю, М. Мальпиги, Я. Сваммердам) дают массу опытных данных. Потребность в их систематизации и интерпретации приводит к первым научным обобщениям, в частности к попыткам объяснить механизм индивидуального развития живого естественными причинами и к зарождению в формирующейся биологии идеи трансформизма видов.

Важную роль в становлении эволюционных воззрений в этот период сыграла эмбриология, для развития которой в XVII–XVIII вв. характерно противостояние концепций преформизма и эпигенеза. Если преформисты Д. Ароматари, А. Левенгук, А. Галлер, Ш. Бонне трактовали онтогенез как преимущественно количественный рост уже имеющейся в зародыше уменьшенной копии взрослого организма, то их

оппоненты В. Гарвей, Ж. Бюффон, К.Ф. Вольф рассматривали зародышевое развитие как процесс последовательных новообразований, акцентируя внимание на их качественном характере.

Попытки инвентаризации накопленного к началу XVIII столетия огромного эмпирического материала с позиций общих теоретических принципов привели к созданию классификаций растений и животных Д. Рея (1693) и К. Линнея (1735). Лежавшая в основе последней типологическая концепция вида, построенная на идеях креационизма, вызвала резко негативную реакцию со стороны Ж. Бюффона (1766), выступившего с революционной для своего времени теорией трансформизма, то есть превращения одного вида в другие под влиянием климатических и трофических факторов.

Конец XVIII — начало XIX столетий отмечены проникновением эволюционных воззрений в космологию (теория И. Канта — П. Лапласа о происхождении Вселенной на основе законов гравитации), в формирующиеся геологию (Дж. Геттон, Ч. Лайель) и палеонтологию (Ж. Кювье). Во вновь образуемых естественных науках разрабатываются альтернативные взгляды на характер исторических преобразований поверхности Земли и населявших ее организмов — униформизм и катастрофизм. И хотя сами основатели этих концепций были далеки от эволюционизма, их идеи имели исключительное значение для последующего развития представлений о механизмах и закономерностях эволюции.

Характеризуя духовную атмосферу Европы этого периода, нельзя не обратить внимания на влияние на нее получивших широкое распространение в ученых и образованных слоях общества натурфилософских теорий, в первую очередь немецких мыслителей. Помимо отмеченного ранее И. Канта, надо упомянуть Ф. Шеллинга, в спекулятивной форме объяснявшего видовое многообразие постепенным развитием «мировой души», и Л. Окена, распространившего взгляды своего учителя на космические и геологические процессы. В наиболее обобщенном и абстрактном виде эти идеи нашли выражение в диалектической философии Г. Гегеля, не только обосновавшего всеобщность самого процесса развития в сфере духа, неорганической и органической природы, человеческого общества, но и попытавшегося сформулировать его универсальные законы.

Если дополнить этот список учением Т. Мальтуса (1798) о взаимосвязи социально-исторических и демографических (природных, по мнению английского ученого) процессов, разработкой Ж. Б. Ламарком (1809) первой эволюционной концепции живого, наконец, политико-экономическими теориями общественного развития (марксизм), то можно заключить, что выход в свет дарвиновского «Происхождения видов» в 1859 г. (Darwin, 1859) явился логичным результатом движения мировой теоретической мысли в сторону принятия идей эволюционизма. Показав механизм трансформации случайных изменений организмов в закономерные адаптивные преобразования популяций, Дарвин не только способствовал отказу от жесткого детерминизма в пользу его вероятностной формы, но, фактически, дал мощный импульс переходу от организмического к популяционно-видовому взгляду на живое.

Продолжением этого нового для биологии системного направления исследований стала разработка понятий «биоценоз» К. Мебиусом, «экосистема» А. Тенсли, «биогеоценоз» В. Н. Сукачевым, «биосфера» В. И. Вернадским. Результаты изучения сложных иерархически устроенных надорганизменных биотических и био-абиотических

природных комплексов вошли в состав эмпирико-теоретической базы общей теории систем (ОТС) Л. фон Берталанфи (Bertalanffy, 1951).

Развитие эволюционных представлений в науке XX столетия шло по двум основным направлениям. Во-первых, движение в сторону объединения идей дарвинизма с достижениями генетики популяций, палеонтологии, экологии и систематики в фактически новой эволюционной концепции под названием «синтетическая теория эволюции» (СТЭ). Знаковым событием на этом пути стало проведение в 1959 г. в Чикаго конференции, посвященной столетию публикации «Происхождения видов» Ч. Дарвина.

Второе направление связано с утверждением идей эволюционизма в других науках о природе, в частности астрофизике и космологии. Приложение А. Эйнштейном уравнений общей теории относительности к описанию Вселенной привело к парадоксальным выводам о нестационарности последней, отринутым как ошибочные самим автором, но блестяще подтвержденным сначала математически А. А. Фридманом, а затем и эмпирически Э. Хабблом («эффект разбегающихся галактик»). К середине 1950-х гг. Г. А. Гамовым разрабатывается модель однородной, изотропной, горячей, расширяющейся Вселенной (модель Большого взрыва), которая после обнаружения в 1965 г. реликтового излучения, предсказанного на ее основе, принимается современной наукой.

Существенная роль в развитии во второй половине прошлого века эволюционных представлений о мире принадлежит философии науки. Крах неопозитивистского исследовательского проекта, не только не сумевшего «очистить науку от метафизики», но, наоборот, доказавшего их глубинную многостороннюю связь, привлек внимание постпозитивистов к изучению науки как социокультурного феномена. Полемика сторонников экстернализма и интернализма, кумулятивизма и антикумулятивизма стимулировала исследования проблем закономерностей, механизмов и факторов развития научного знания, получившие в дальнейшем более широкую мировоззренческую и методологическую интерпретацию.

Построение моделей добиологической эволюции в рамках изучения проблемы происхождения жизни (Эйген, 1973), постановка вопроса об исторических преобразованиях причин самой эволюции (Завадский, Колчинский, 1977), создание теории самоорганизации, описывающей универсальный механизм и условия возникновения сложного из простого (Хакен, 1980; Пригожин, Стенгерс, 1986), наконец, разработка концепции коэволюции общества и природы (Родин, 1991; Карпинская и др., 1995) способствовали формированию современной системно-эволюционной парадигмы, более известной под названием «концепция глобального (универсального) эволюционизма».

Первоначально появившись как имеющее неопределенный научный статус «представление о всеобщности развития, возникающее при обобщении данных космогонии, химии, биологии, геологии» на стыке философского и естественнонаучного знания (Карпинская, 1980, с. 188), глобальный эволюционизм доказал свою эвристическую ценность. Рассматривая Вселенную как суперсистему, общей тенденцией преобразований которой выступает усложнение структур и увеличение их разнообразия, эта концепция утверждает, что появление каждого нового уровня организации влияет на характер развития системы в целом. С таких позиций возникновение человека трактуется как приобретение суперсистемой «Вселенная» принципиально нового качества — способности не только познавать себя, но и разумно

направлять свое развитие (Моисеев, 1991, с. 11). Это вполне согласуется как с антропным принципом, так и с современным пониманием необходимости перехода к иным взаимоотношениям общества и природы (Jantch, 1980).

Таким образом, концепция глобального эволюционизма, не только обобщающая данные многих наук путем установление глубинной связи между процессами космо-, гео-, био- и антропосоциогенеза, но и выступающая в качестве регулятивного принципа, ориентирующего ученых на поиск конкретных проявлений универсальных законов саморазвивающейся Вселенной, основывается на двух фундаментальных идеях биологии — развития и системной организации, у истоков которых стоял Чарльз Роберт Дарвин.

Литература

- Завадский К. М., Колчинский Э. И.* Эволюция эволюции (историко-критические очерки проблемы). Л. : Наука, 1977. 236 с.
- Карпинская Р. С.* Биология и мировоззрение. М. : Мысль, 1980. 207 с.
- Карпинская Р. С., Лисеев И. К., Огурцов А. П.* Философия биологии: коэволюционная стратегия. М. : Интерпракс, 1995. 482 с.
- Кун Т.* Структура научных революций. М. : Прогресс, 1977. 301 с.
- Моисеев Н. Н.* Универсальный эволюционизм (Позиция и следствия) // Вопросы философии. 1991. № 3. С. 3–28.
- Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. М. : Прогресс, 1986. 432 с.
- Родин С. Н.* Идея коэволюции. Новосибирск : Наука, 1991. 271 с.
- Хакен Г.* Синергетика. М. : Мир, 1980. 406 с.
- Чарльз Дарвин и современная наука : сб. тез. междунар. науч. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург) и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма (23–25 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб : СПб НЦ РАН ; СПбФ ИИЕТ РАН, 2009. 418 с.
- Эйзен М.* Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М. : Мир, 1973. 216 с.
- Bertalanffy L.* General system theory — A new approach to unity of science (Symposium) // Human Biology. 1951. Vol. 23. P. 303–361.
- Darwin Ch.* On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the Preservation of favoured races in the struggle for life. L. : John Murray, 1959. IX, 502 p.
- Jantch E.* The Self-Organizing Universe. Scientific and Human Implications of the Emerging Paradigm of Evolution. N. Y., Oxford : Pergamon Press, 1980. 343 p.

Ch. Darwin and Modern Evolutionary Paradigm

D. E. Lubomirov

S. M. Kirov Saint-Petersburg State Forest Academy
St. Petersburg, Russia: LubomirovDE@mail.ru

Appearance of Charles Darwin's doctrine is considered in a context of movement of theoretical idea towards an evolutionary point of view on the world. Its stages were: nature-philosophical ideas of antique philosophers, the first attempts to organize

empirical material of becoming sciences in XVII century (Buffon's transformation of species), penetration of evolutionary point of view into cosmology, geology, paleontology, philosophy, at last, the first concept of evolution by J.-B. Lamarck. By showing the mechanism of transformation of casual changes of organisms in regular transformations of populations, Darwin gave not only a natural explanation of adaptatiogenesis, but also a new direction to the biological researches which have resulted in studying hierarchically arranged bio-abiotic complexes of a different rank (ecosystem — biosphere). New evolutionary synthesis in biology of XX century, spreading of evolutionary ideas to astrophysics, cosmology (the theory of the Big explosion), and their association with GST, synergetics, ideas of co-evolution and the anthropic principle have resulted in creation of the concept of global evolutionism, which regards Universe as complex self-organizing and self-developing system.

Keywords: evolutionary paradigm, synergetics, self-organization, coevolution, self-development, anthropic principle, global evolutionism.

ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ ДАРВИНИЗМ ОСНОВАНИЕМ МАТЕРИАЛИСТИЧЕСКОГО МИРОВОЗЗРЕНИЯ?

Ю. В. Хен

Институт философии РАН
Москва, Россия: hen@iph.ras.ru

Очень немногие теории науки становились объектом столь заинтересованного внимания общественности, как теория естественного отбора. Дарвинизм был воспринят как долгожданный ответ на загадку жизни, затрагивающую всех и каждого. В статье предпринимается попытка выяснения причин столь необычного влияния *специальной* научной теории на общественную жизнь. Значимость проблемы усугубляется тем, что и по сей день в сознании людей дарвинизм несет ярко выраженную «идеологическую» нагрузку и рассматривается как одно из оснований материалистического мировоззрения.

Ключевые слова: научная теория, теория естественного отбора, дарвинизм, мировоззрение.

150-летний юбилей выхода дарвиновского «Происхождения видов...» (1859) вызывает естественное желание понять причины невероятной популярности эволюционной идеи, ставшей обязательным элементом не только естественно-научных теорий, но и культуры в целом. Ни одна из теорий науки не становилась объектом столь заинтересованного внимания общественности. Даже теория относительности, хотя и взбудоражила умы, но обсуждалась совершенно отвлеченно, оставаясь достоянием *другого* континуума, не имеющего непосредственного отношения к человечеству, живущему с «ньютоновской» скоростью. Дарвинизм же был воспринят как долгожданный ответ на загадку жизни, касающуюся всех и каждого. Выяснение причин столь необычного влияния *специальной* теории на все многообразие общественной жизни и является предметом данной статьи. Значимость такой постановки вопроса усугубляется тем, что по сей день в сознании людей дарвинизм несет «идеологическую» нагрузку и рассматривается как одно из оснований материалистического мировоззрения.

Процесс вхождения дарвинизма в менталитет можно было бы рассматривать как идеальную модель влияния естественно-научного знания на культуру, тем более что в результате человеческий мир действительно изменился. Сегодня теория естественного отбора является настолько устоявшимся элементом картины мира, что даже детям известно: жизнь на Земле претерпела эволюцию, раньше здесь жили динозавры, а потом они вымерли, и на смену им пришли другие виды. Эволюция сделалась элементом обыденной картины мира, настолько привычным, что за пределами узкого круга специалистов породила стойкое убеждение в том, что теория Ч. Дарвина имеет солидную фактуальную базу, исчерпывающим образом описывает механизм эволюционных изменений и если и оставляет некоторые лакуны в естественной истории Земли, то восполнение этих пробелов — дело времени.

Между тем проблемам дарвинизма несть числа, и претензии к формальному несовершенству теории далеко не самые серьезные среди них. Дарвинизм подвергался критике с момента выхода «Происхождения видов...» (фактически даже раньше, если вспомнить знаменитый спор Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера, в ходе которого

Кювье, опираясь на данные палеонтологии, биогеографии, морфологии и эмбриологии доказал *отсутствие* эволюции в живой природе). А уже через 20 лет после выхода книги можно было говорить о кризисе дарвинизма, причиной которого не в последнюю очередь стали усилия популяризаторов. Однако все эти «частности» каким-то образом ускользнули от внимания публики. Имя Дарвина прочно срослось с представлением об эволюции, и это тем более удивительно, что и до него и одновременно с ним и после огромное число исследователей работало в этой области. Как пишет Ю. В. Чайковский, историк и философ науки, до Дарвина более 200 авторов писали об эволюции, некоторые охватывали проблему гораздо шире, чем он, но услышан и признан был именно он. Почему? «Прежние уверения, что Дарвин доказал свои идеи фактами, всякий может проверить сам, прочитав его книгу. Фактов там много, но касаются *они изменчивости, а не отбора*. Есть параграф „Примеры действия естественного отбора“, где даны два „воображаемых примера“: волки разной быстроты и цветы разной сладости. Более реальных примеров отбора в трудах Дарвина нет, в том числе и в Длинной рукописи (содержащей, как считалось до ее опубликования в 1974 году, все недостающие аргументы). Успех дарвинизма был явно вызван чем-то другим. Все основные идеи Дарвина высказаны до него, более того, предлагались более широкие, чем у него, обобщающие картины эволюции. Дарвин оказался в ряду основателей лишь в чисто социальном аспекте (не сказав ничего по существу нового, первым сумел быть услышанным всеми)» (Чайковский, 2003, с. 80, 84).

Итак, теория, претендовавшая на описание механизма эволюции и давшая лишь художественный набросок работы этого механизма (но никак не фундированное научное описание), быстро завладела умами современников. Причем влияние дарвинизма оказалось необычайно сильным. Немецкий биолог Р. Гольдшмидт называл теорию эволюции «путеводной звездой» для всей биологии. Вторая половина XIX в. — это век дарвинизма для всех разделов биологии, — пишет он. «Систематика и сравнительная анатомия, биология развития, зоогеография и общая биология, антропология и отчасти даже физиология — в ключевых моментах своих исследовательских направлений ориентируются на это учение» (Goldschmidt, 1911, S. 1). Работа ведется необыкновенно успешно, но фиксация на одной теории имеет и свои «темные стороны», ибо, «как всякая великая и плодотворная идея, учение о происхождении видов своим существованием во многом обязано творческой фантазии... В нашей науке наступило время Sturm und Drang, пробужденная фантазия переходит всякие границы, теории обретают статус фактов, описания рассматриваются как научные объяснения» (Goldschmidt, 1911, S. 1).

Влияние эволюционизма испытало не только научное сообщество, что было вполне понятно, но и широкие слои общественности, для которых дарвинизм выступил в роли некоего объединительного принципа, мировоззренческого каркаса, позволившего иначе взглянуть на живую природу и уложить разрозненные факты в простую объяснительную схему. Образно говоря, человечество в очередной раз отказалось от эпициклов и увидело, что движение космоса (в том числе и социального) описывается *простыми* законами. Отныне вся природа — и живая, и неживая — виделась в непрерывном движении, эволюционном развитии. Картина жизни на Земле в свете теории Дарвина оказалась настолько ясной, разумной и понятной, что последующее ее проникновение «в массы» можно без преувеличения назвать триумфальным шествием.

Эта история могла бы служить классической иллюстрацией включения научных идей в мировоззрение эпохи, а также доказательством того, что наука (в данном случае биология) способна оказывать прямое и неоспоримое воздействие на культуру в целом, в том числе и на те ее сферы, которые непосредственно с наукой не связаны. Но эта кажущаяся очевидность скрывает за собой гораздо более сложные связи, и на то, что такие связи и зависимости существуют, указывают некоторые обстоятельства.

Первое обстоятельство заключается в том, что идея эволюции возникла вовсе не в биологии и была известна научному сообществу задолго до Ч. Дарвина. В частности, эволюционной была космогоническая теория И. Канта.

Во-вторых, популяризация дарвинизма практически сразу обернулась его вульгаризацией. Таким образом, реально включенными в менталитет оказались собственно не идеи Дарвина, а некие «мифологизированные» представления о естественном отборе, борьбе за существование и проч., и именно они оказали влияние на сознание современников. Эти же представления о закономерностях биологического развития легли в основу последующего теоретизирования в духе евгеники и, что еще неприятнее, социал-дарвинизма.

И, наконец, вызывает подозрения сама «триумфальность шествия» дарвинизма, ибо подобное вхождение в культуру не характерно для научных теорий. Немецкие исследователи П. Вайнгарт, Ю. Кролл и К. Байертц утверждают, что действительное значение теории Дарвина заключалось в том, что она позволила совершенно по-новому взглянуть на целый ряд *социальных* проблем, придав социальным закономерностям статус естественного, биологического закона. «Значение теории Дарвина заключается в выполнении ею двух функций, которые возводят ее в ранг научных теорий мировоззренческого характера: она позволяет по-новому взглянуть на ряд удручающих социальных проблем, и она тем самым открывает неизвестные доселе сферы деятельности. Другими словами, теория Дарвина принципиально меняет восприятие действительности, а именно переводит ее в категории научного, биологического, естественного закона. Тем самым она вступает в конкуренцию с альтернативным и тоже революционным мировоззрением, а именно с социальной теорией Маркса» (Weingart, Kroll, Bajertz, 1988, S. 31).

Ю. В. Чайковский (2003, с. 81) отмечает, насколько незначительным был интерес к самым трудам Дарвина, которые в действительности мало кто читал, хотя все охотно ссылались на них, обсуждая проблемы ослабления отбора в культурной среде: «Отбор вообще мало интересовал большинство читателей. Он был неким символом, как бы формулой, которой пользуются, не интересуясь, верна ли она. Просто для победы эволюции настало время, и обществу оказалось достаточно того, что известный натуралист объявил, что знает механизм этого явления. Обществу, в котором тогда быстро нарастали движения за социальное переустройство, нужна была сама эволюция, сама идея борьбы, а не факты и подробности из биологии».

Распространение эволюционных идей среди ученых и в околонуучных кругах было стремительным и напоминало чудесное прозрение. Определенную роль здесь сыграла своевременность появления дарвинизма на идейной арене. Европа на рубеже веков переживала один из наиболее бурных периодов своей истории. С одной стороны, это было время оптимистических надежд на будущее, питавшихся как идеями прогрессивных социальных преобразований, так и заметными успехами естественных наук, обещавших скорое овладение силами природы. Но, с другой

стороны, это было время постепенного углубления социально-политического кризиса, разрешившегося в конечном счете Первой мировой войной. Война оказалась разрушительной не только для европейской экономики, но и для европейской цивилизации в целом. Наиболее развитые в культурном отношении страны оказались в тисках невиданных доселе нужды и бедствий. Ощущение глубочайшего кризиса культуры, выразившегося в крахе политических режимов, напряжении военного противостояния, росте безработицы, распространении «социальных» болезней (туберкулез и сифилис главным образом¹), падении нравственности и проч., — все это порождало ощущение конца истории. Напряженные поиски разумного объяснения происходящего вылились в убеждение, что виной всех несчастий является вырождение человечества. В свете этих обстоятельств теория Дарвина, которая не только объясняла причины общекультурной катастрофы, но и указывала пути выхода из кризиса (по меньшей мере по мнению социальных дарвинистов) была встречена с таким энтузиазмом.

Чрезмерное размножение людей, ведущее к голоду, болезням и многим другим бедам, с которыми в додарвиновский период безуспешно пытались бороться средствами просвещения и агитации, в свете новейшей научной теории предстало как следствие ослабленного давления естественного отбора. Этим же объяснялся тот, загадочный в рамках другой парадигмы, факт, что кризис наиболее тяжело поразил развитые в культурном и экономическом отношении страны.

Приложение дарвинизма к анализу социальной жизни (т. е. фактически использование его *не по назначению*) показало, что идейное господство неомальтузианства в додарвиновский период, развитие программ социальной поддержки неимущих, все более востребованное в «культурных странах», а также развитие медицины — все эти благие по сути начинания явились непосредственной причиной кризиса в Европе. Стоит ли удивляться тому, что в этом угаре кажущегося овладения тайнами природы большинство адептов эволюционизма не захотело ограничиться сферой флоры и фауны и обратилось к проблеме происхождения человека?

Многочисленные поклонники и последователи Дарвина азартно взялись за живописание картин антропогенеза. Справедливости ради следует заметить, что первоначальный импульс к экстраполяции эволюционного учения на род человеческий был дан самим Дарвином, перу которого принадлежит одна из первых попыток рассмотреть историю человечества сквозь призму естественных законов. В работе «Происхождение человека и половой подбор» он прямо заявляет о своих намерениях: «Соображаясь со взглядами, усвоенными теперь большинством натуралистов, которые, как всегда бывает, в конце концов будут приняты и публикой, я решил собрать свои заметки, чтобы увидеть, насколько общие заключения, к которым я пришел в моих прежних сочинениях, применимы к человеку. Это казалось тем более желательным, что я намеренно никогда не применял еще этих взглядов ни к одному виду, взятому в отдельности» (Дарвин, 1896, с. 3). И в заключительной части второго раздела указанного сочинения Дарвин говорит, что «Читатель, давший себе труд прочитать несколько глав, посвященных половому подбору, будет спо-

¹ По данным статистики, в означенный период в Германии 15 % мужчин умирают от сифилиса; в Гамбурге, по данным 1913 г., среди мужчин, достигших 50 лет, не менее 40 % больны сифилисом, а в Берлине — 60 %.

собен судить, в какой мере выводы, мною достигнутые, подкрепляются достаточно убедительными фактами. Если он примет эти выводы, то, я думаю, смело может распространить их на человека» (Дарвин, 1896, с. 564).

Примечательно, однако, что сам Дарвин далеко идущих выводов относительно будущего человечества не делал и каждое свое суждение, выходящее за рамки собственно биологии, сопровождал многочисленными оговорками типа «мне кажется», «вероятно» и т. д. Этот момент представляется существенным для понимания того, насколько необоснованными были претензии евгеники, выросшей на дарвинизме и рассматривавшей его как собственную фактическую базу, на связь с позитивной наукой. По крайней мере, Дарвин, на которого они так любят ссылаться, прямо говорит, что евгенические мероприятия, при всей их полезности и своевременности, останутся *утопией* до тех пор, пока законы наследственности не будут изучены в полной мере.

Ссылаясь на теорию Дарвина, евгенисты не проводили различий между представленным в ней биологическим материалом, которым, собственно, и определялся естественно-научный статус эволюционной теории, и социальными выводами, сделанными самим Дарвином и не имевшими непосредственного отношения к той области знания, в которой специализировался этот выдающийся ученый. Таким образом, была произведена довольно распространенная в истории науки подстановка, когда авторитет, заработанный ученым в одной области (ботаника и зоология) был использован для придания весомости его теоретическим выкладкам в другой (антропо- и социогенез). При этом сам Дарвин, по-видимому, понимал, что обоснованность его суждений в новой области — несколько иного свойства, чем в трудах, посвященных живой природе. Отсюда и многочисленные оговорки, которыми он сопровождает свои выводы.

Но вопреки этим оговоркам, Дарвин дал весьма высокую оценку работе своего родственника Ф. Гальтона, основателя *научной евгеники*. Более того, основополагающий труд Гальтона «Наследственный гений» был написан под сильнейшим влиянием «Происхождения видов», и основу его составляет идея об ослаблении естественного отбора в культурной среде (в 10 раз) как причине физического и духовного (падение нравственности) вырождения. Такова исходная позиция евгенических теорий. Но этим, по сути, и ограничивается связь евгеники с дарвинизмом. Не случайно, евгенисты так любят ссылаться на Дарвина и при этом практически никогда его не цитируют, ограничиваясь по большей части ссылкой на его рассуждение о пользе изучения родословной не только у лошадей и собак, но и у людей: «Человек исследует с щепетильной тщательностью признаки и родословную своих лошадей, рогатого скота и собак, прежде чем соединяет пары; но когда речь идет о собственном браке, он редко или никогда не заботится о чем-либо подобном. Им управляют почти те же мотивы, что и низшими животными, когда они предоставлены собственному свободному выбору, хотя человек настолько превосходит их, что высоко ценит душевные прелести. С другой стороны, человек сильно привлекается одним богатством и положением². Однако он мог бы путем подбора сделать кое-что не только для телосложения и внешних форм, но и для их умственных и нравственных качеств» (Дарвин, 1896, с. 558–559). Кстати, это высказывание

² О необходимости противодействовать вредному влиянию богатства и обманчивой знатности рода на выбор брачного партнера писал еще Т. Кампанелла.

Дарвина не отличается оригинальностью и звучит как перифраз Т. Мора, также цитировавшего кого-то из более древних разработчиков евгенической идеи.

Притягательность теории Дарвина заключалась также в том, что подсознательно она воспринималась как научное обоснование не только биологического, но и морального прогресса (традиция рассматривать физическое и нравственное вырождение как единое явление идет еще от античности). Соблазнительность естественного объяснения столь эфемерного феномена, как мораль, была настолько велика, что ее не избежал и сам Дарвин. Многие современники Дарвина разделяли его оптимизм относительно нравственной эволюции человечества. Они полагали, что моральный прогресс — это *естественный* процесс: привычка становится обычаем, обычай — законом, закон становится регулятором социальной организации, пробуждает чувство долга, становится основой морали. У «более цивилизованных» рас, по мнению Дарвина, убеждение в существовании всевидящего Божества оказывает могущественное влияние на повышение нравственности.

Здесь следует заметить, что эволюционная теория Дарвина очень многими воспринимается как некий материалистический противовес религиозным представлениям. Более того, активная пропаганда дарвинизма в советской России во многом осуществлялось из соображений атеистического воспитания подрастающего поколения. А между тем сам Дарвин (1896, с. 560) особо подчеркивал абсолютную безвредность своей теории для идеи божественного творения: «Я знаю, что выводы, достигнутые в этом сочинении, многими будут названы крайне нерелигиозными; но тот, кто пытается очернить их, обязан показать, почему более нерелигиозно выводить происхождение человека, как особого вида, от некоторой низшей формы, путем законов изменчивости и естественного подбора, нежели объяснять рождение особи законами обычного воспроизведения. Рождение как вида, так и особи, одинаково составляют часть той великой последовательности событий, в которой наша мысль отказывается видеть результат слепого случая. Рассудок возмущается таким заключением, независимо от того, допускаем ли мы или нет, что каждое малое изменение строения, брачный союз каждой пары, посев каждого семени и все подобные события были предопределены для некоторой специальной цели».

Идея естественной трактовки движущих сил нравственного прогресса благополучно дожила до наших дней, вопреки очевидному и ежедневно наблюдаемому факту, что эволюционный успех ничего не говорит о добре и зле. Например, выдающийся ученый-генетик В. П. Эфроимсон отстаивал идею об эволюционном происхождении этики и эстетики. Вульгарный дарвинизм, по мнению В. П. Эфроимсона (1995), слишком упрощенно трактовал влияние генетических факторов на развитие личности, но это не повод для того, чтобы полностью отрицать наличие этого влияния.

Влияние идеи эволюции на культуру невозможно переоценить. Настоящая работа представляет лишь краткий перечень ключевых моментов, в которых это влияние проявилось. Отдельно хочется отметить, что дискуссии, развернувшиеся вокруг дарвинизма, отнюдь не стали достоянием истории: нынешний наш интерес к проблеме вызван огромным количеством недоразумений, порожденных незнанием реального содержания трудов Дарвина и его действительного вклада в науку. В частности, хочется напомнить, что непосредственно перед своим знаменитым путешествием на «Бигле» Ч. Дарвин в течение трех лет изучал богословие в Кембриджском университете. Несовершенство теории эволюции будет не столь очевидным, если предположить, что изначально она создавалась как система

естественного богословия (есть такая теологическая дисциплина). Если добавить в механизм естественного отбора Бога (в качестве селекционера), то вся система заработает гораздо эффективнее.

В заключение же хочется сказать, что к теории Дарвина можно предъявить множество претензий, но одно остается неизменным: именно Дарвин сделал идею эволюции всеобщим достоянием. Один из основателей синтетической теории эволюции, нобелевский лауреат Дж. Б. С. Холдейн, выразил эту мысль следующим образом: «Учение об эволюции для того времени не было, конечно, новым, но ни Ламарк, ни другие выдающиеся биологи не сумели убедить ученый мир в том, что эволюция действительно происходит» (Холдейн, 1935, с. 1).

Литература

Дарвин Ч. Происхождение человека и подбор по отношению к полу. СПб. : В. И. Губинский, 1896. XVI, 586 с.

Холдейн Дж. Б. С. Факторы эволюции. М.; Л. : Биомедгиз, 1935. XXVI, [2], 122 с.

Чайковский Ю. В. Эволюция. М. : ИИЕТ РАН, 2003. 472 с.

Goldschmidt R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig : Engelmann, 1911. IX, 502 S.

Weingart P., Kroll J., Bayertz K. Rasse, Blut und Gene. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 1988. 746 S.

Is Darwinism the Base of materialistic Worldview?

J. Khen

Institute of Philosophy RAS
Moscow, Russia: hen@iph.ras.ru

Only some theories of science became the object of the public close attention. Such was Darwin's theory of natural selection and it was apprehended as the long-expected answer to the mystery of everybody's life. In this article the attempt is made to find out the causes of such unusual influence of special scientific theory on social life. The importance of this problem is intensified by the fact that until today Darwinism in people's consciousness is an «ideological» meaning and is considered as of the bases of the materialistic World Outlook.

Keywords: scientific theory, theory of natural selection, Darwinism, World Outlook.

ФРАКТАЛЬНО-ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ЖИВОГО И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Б. А. Богатых

Институт атомной энергетики
национального исследовательского ядерного университета «МИФИ»
Обнинск, Россия: bogboris@yandex.ru

Делается попытка формулирования фрактально-эпигенетического подхода (интерпретации) для объяснения ряда феноменов эволюционного процесса. Данная фрактально-эпигенетическая интерпретация (ФЭИ) осуществляется на основе анализа гештальтподобного конструкта, включающего природу образования странных (фрактальных) аттракторов и репеллеров. По мнению автора, природа образования репеллеров отвечает за формирование тех или иных морфозов, возникающих в ответ на конкретные изменения среды развития и влияющих на онтогенез. Странные же аттракторы ответственны за формирование (сохранение) целостных системных образований, преимущественно генетических и негенетических комплексов наследственных задатков, признаков различной степени адаптивности. ФЭИ, по-видимому, непротиворечиво соответствует новому синтезу, созданию менее противоречивой картины мира живого, ее эволюции.

Ключевые слова: эволюционный процесс, фрактально-эпигенетическая интерпретация, аттракторы и репеллеры.

Никто не отыщет удачно
природу вещи в самой вещи —
изыскание должно быть
расширено до более общего.

Ф. Бэкон

Характеризуя, в общем, эволюционный процесс А. А. Любищев (Любищев, 1966) выявляет в нем наличие, по крайней мере, четырех независимых компонентов: 1) тихогенетический (селектогенез) — эволюция на основе случайных непредвидимых мутаций; 2) номогенетический — наличие специфических законов развития или ограниченности формообразования; 3) эктогенетический — роль внешних факторов в эволюции; 4) телогенетический — роль активной адаптации. Обладая известной степенью независимости, эти антитезы все же отнюдь не независимы и, следовательно, при наличии разного понимания, например того же селектогенеза и номогенеза, получается большое количество возможных комплексных эволюционных теорий.

Тихогенетическому (селектогенез) компоненту и отчасти эктогенетическому и телогенетическому компонентам соответствует, прежде всего, синтетическая теория эволюции (СТЭ), развивающая по преимуществу воззрения дарвинизма (селекционизм), где основными факторами выступают мутации в генах (ошибки репликации ДНК), рекомбинации при кроссинговере и перемешивании наборов хромосом (время полового размножения) и естественный отбор. Данные воззрения при тех или иных модификациях отстаивает ряд авторов (Meyen, 1973; Шишкин, 1984, 2006; Gould, 1982; Amundson, 2002).

Номогенетическому компоненту соответствует номогенез Л. С. Берга (Берг, 1977) и близкие к нему теории: гибридогенез Лотси (Lotsy, 1916), теория автоэволюционизма Лима-де-Фариа (Лима-де-Фариа, 1991). В данных работах, как и в ряде других (Кордюм, 1982; Чайковский, 2006; Хайтун, 2005), авторы, развивая каждый свой концептуальный подход в интерпретации биологической эволюции, схожи между собой, прежде всего, в полном отрицании естественного отбора, сформулированного Ч. Дарвином и развитым в концепции СТЭ.

И тем не менее, несмотря на многолетние обсуждения природы биологической эволюции дарвинизмом (селекционизмом) или номогенезом, как и другими концепциями — катастрофизмом, гибридогенезом, симбиогенезом, неоламаркизмом, СТЭ и т.д., — научное сообщество не покидает чувство неудовлетворенности всеми этими объяснениями. На проверку востребован более содержательный методологический подход и инструментарий, способные разрешить кажущуюся на первый взгляд многообразную антиномичность, противоречивость природы живого. Этому, на наш взгляд, будет отвечать современный этап, осуществляемый в рамках междисциплинарного подхода, посредством синергетической интерпретации включающего более тонкие средства моделирования.

Решению проблем биологической эволюции в рамках синергетической интерпретации будет, во-первых, способствовать привлечение фрактального подхода, использующего модель (инструментарий) фрактальной геометрии, где процессом познания природы живого, ее эволюции явился путь совместного альтернативного рассмотрения антитез. В частности, здесь, с одной стороны, выступает дарвинизм (тихогенез), и его дальнейшее развитие в рамках СТЭ, а с другой — номогенез Л. С. Берга (Богатых, 2006). Во-вторых, необходимо привлечь эпигенетическую теорию эволюции (ЭТЭ). Идеи ЭТЭ заложены в работах К. Уоддингтона и И. И. Шмальгаузена (Waddington, 1961; Уоддингтон, 1970; Шмальгаузен, 1982) и развиты М. А. Шишкиным в 80-х гг. XX в. (Шишкин, 1984, 1988). В отличие от СТЭ, для ЭТЭ влияние состояния как самого генотипа, так и в первую очередь внешней среды приобретает первостепенное значение. Фенотипические вариации, то есть наследование приобретенных свойств, здесь не случайны: значительные по количеству те или иные морфозы возникают в ответ на конкретные изменения среды развития. Эволюция, таким образом, начинаясь с изменения в окружающей среде, заканчивается в геноме. Важно, что возможность наследования приобретенных свойств осуществляется в значительно измененном виде, то есть морфоз не наследуется автоматически. Следовательно, целью данной работы является исследование наблюдаемого сходства ряда позиций ЭТЭ и фрактального подхода, которое, по-видимому, сможет способствовать новому синтезу, созданию менее противоречивой картины мира живого, ее эволюции.

Эпигенетическая теория эволюции

Формулируя современное понятие ЭТЭ, М. А. Шишкин (Шишкин, 1984, 1988) ввел ключевое понятие — эпигенетическая система, то есть совокупность взаимодействий генетических и иных (средовых) факторов, влияющих на онтогенез. ЭТЭ обозначила две возможные формы наследования признаков — генетическое (менделевское), анализирующее в потомствах наследование структурно-дискретных единиц генома, и эпигенетическое — анализирующее реализацию информационно-дискретных сигналов в системе «ген–признак». В соответствии с этой теорией

помимо генов потомки наследуют от родителей и общую организацию эпигенетической системы. Здесь уже отдельные наследственные задатки влияют только на систему управления онтогенезом, не являясь при этом непосредственной причиной тех или иных особенностей фенотипа, — как следствие, отбором будут отбираться, и воспроизводиться в потомстве не отдельные аллели или признаки, а целостные фенотипы. Относительно больший вклад в формирование следующего поколения, соответственно, вносят именно те родители, у которых развитие адаптивного признака осуществляется более широким спектром факторов — генетических и негенетических наследственных задатков, внешних воздействий и т. д. Дополнением к этому является интересная особенность, в точности повторяющая ламарковское представление об эволюции — адаптивность морфозов, примеры которых содержатся в ряде работ (Шмальгаузен, 1982; Шварц, 1980; Гаузе, 1984).

Развитию эпигенетической теории способствовал, во-первых, факт открытия сложной структурной и функциональной организации гена и генома в целом. Так гены эукариот при наличии интронов имеют дробную интеркалированную, а также мобильную природу, вертикальная и горизонтальная мобильность которых реализуется через различные каналы генетической коммуникации — процессы конъюгации, трансдукции, трансформации, процессы переноса генов в составе векторов — плазмид, вирусов, мобильных элементов (Хесин, 1985; Льюин, 1987). Во-вторых, текст ДНК остается без изменения, однако происходят изменения в нуклеопротеиновом комплексе хромосом, коррелируя со степенью метилирования специфических остатков цитозина внутри регуляторных областей генов и внутри них (Сингер, 1998), ведя к изменениям в состоянии генов (экспрессия их или не экспрессия).

Фрактальный подход

Наряду с этим в настоящее время, как отмечено выше, в теоретической биологии развивается и так называемый фрактальный подход, использующий модель (инструментарий) фрактальной геометрии (Николис, Пригожин, 1990; Берже и др., 1991; Мандельброт, 2002). Как следствие, в теоретической биологии уже широко отстаивается точка зрения о том, что фрактальная организация лежит в основе устройства живых организмов, — в частности бронхиальные разветвления, а также разветвления кровеносной и лимфатической систем, желчных протоков в печени, сеть специальных мышечных волокон и т. д. К этим примерам из фауны существуют многочисленные аналоги феноменов из флоры. Возможно, несложные преобразования, формирующие фигуры Серпинского, Пеано, Коха и других, заложены в генетическом коде живого ДНК, чему отчасти отвечает сложность структурной и функциональной организации гена, его дробность, интеркалированность, мобильность (Хесин, 1985; Льюин, 1987). Данная особенность в состоянии программировать процессы деления и разветвления (дифференцирования) клеток. Наряду с этим фрактальное масштабирование, по-видимому, является универсальным принципом деятельности морфогенеза.

Кратко характеризуя фрактальную геометрию, можно отметить, что она содержит в себе в рамках диалектического принципа эффекты синергии, то есть «кооперативные», синтетические взаимоотношения динамичности и статистичности. Динамичность системы — это фундаментальное качество развития системы как целого, так как именно оно связано с однозначной предсказуемостью, детерминиро-

ванностью развития тех или иных систем и процессов между точками выбора путей эволюции (точки бифуркации). Статистичность (стохастичность, случайность, т. е. сами точки бифуркации) — фундаментальное качество системы, относится к уровню ее элементного строения, на котором будут возникать различного рода мутации.

Иными словами системы, включающие синтетические взаимоотношения динамичности и статистичности, находятся на грани порядка и хаоса, а именно такие системы способны к эволюции. Процессы в данных системах осуществляются при наличии соответствующих нелинейностей, неустойчивостей системы, формируя, в свою очередь, постоянно создающую активность системы. Всем этим фрактальная геометрия отражает причинную (каузальную) роль в эволюции сложности органического мира, его самоорганизации и саморазвития, с появлением принципиально нового, эмерджентного.

Рассмотренные выше эффекты синергии, то есть «кооперативные» взаимоотношения положительных элементов статичности и динамичности, присутствующие в природе фрактала, имеют, на наш взгляд, важную особенность. А именно — в этом новом, уже двумерном, представлении фрактальная геометрия своеобразно устраняет прежнее противоречие детерминистических и вероятностных аспектов картин мира (непрерывного (континуального) и дискретного), четко выявляемых в концепциях селекционизма (дарвинизм, СТЭ), где превалируют вероятностные аспекты, и номогенеза — с превалированием в нем детерминистических аспектов. Иными словами, здесь проявляет себя принцип дополнительности. Это позволило нам выдвинуть непрерывно-дискретную (дискретно-континуальную) интерпретацию эволюции органического мира (Богатых, 2006).

Фрактально-эпигенетический подход

Фрактальный подход, рассмотренный выше, позволил, на наш взгляд, осуществить синтез двух независимых альтернативных компонентов — тихогенетического (дарвинизм и его развитие в рамках СТЭ) и номогенетического (номогенеза Л. С. Берга). Непротиворечивое примирение процесса познания природы живого ее эволюции здесь осуществлялось в рамках природы странного (фрактального) аттрактора (Богатых, 2006), имеющего весьма интересную природу.

Следует отметить, что Грегуар Николис и Илья Пригожин показали, что разупорядоченность странного аттрактора в определенном диапазоне великолепно совмещается с упорядоченностью в другом диапазоне, что, между прочим, следует из самого факта существования аттрактора (Николис, Пригожин, 1990). Более того, случайность, проявляющаяся в природе странного аттрактора, не является следствием несовершенства, например, эксперимента или сложности внешней среды, а лежит в самой основе динамики идеально детерминистических систем с несколькими переменными.

Классические примеры странных аттракторов — аттрактор Лоренца, либо Энона, отчасти повторяющие идею «подковы Смейла», явились результатом исследовательской программы специализации методов топологической динамики в области дифференциальной топологии. Динамическое и структурное изучение предельных инвариантных множеств типа «подковы», получили название базисных, где как раз и был найден частичный порядок. Экстремальные по отношению к этому порядку множества либо притягивают к себе траектории точек достаточно малых своих

окрестностей, формируя странные аттракторы, либо выталкивают за пределы достаточно малых окрестностей все точки, не принадлежащие этому множеству — формирование репеллеров (Смейл, 1970; Ruelle, Takens, 1971; Плыкин, 1974).

Природа образования репеллеров будет, на наш взгляд, как раз отвечать за формирование тех или иных морфозов, возникающих в ответ на конкретные изменения среды развития. Благодаря именно наличию системы обратных связей морфозы оказываются открытыми для влияний со стороны окружающей среды. Следовательно, морфозы представляют собой необычные фенотипы, образующиеся за счет новых внешних факторов, воздействующих на онтогенез особей популяции, попадающей в непривычные условия существования.

Иными словами, влияние состояния самого генотипа, как и внешней среды, на природу мира живого его эволюции, по-видимому, можно представить как постоянно разворачивающийся динамический процесс структурных преобразований предельных инвариантных множеств типа «подковы», то есть в рамках анализа формирующихся странных аттракторов и репеллеров. Причем динамика структурных преобразований, формирующих странные аттракторы, несет на себе печать ответственности за формирование (сохранение) целостных системных образований преимущественно генетических и негенетических комплексов наследственных задатков, признаков различной степени адаптивности. Динамика же структурных преобразований, формирующих репеллеры, предполагает, что потомки помимо генов и генных комплексов наследуют от родителей и общую эпигенетическую организацию — эпигенетическую систему по М. А. Шишкину (1988, 2006), ответственную за образование морфозов и представляющую собой совокупность взаимодействия генетических и иных (средовых) факторов, влияющих на онтогенез.

Сам же процесс генетической ассимиляции морфоза, то есть процесс наследственного закрепления новых признаков, происходит благодаря изменению многих генов генотипа, так как генетические различия между исходной и ассимилированной линиями возникают в целой группе локусов, затрагивая, по сути, все хромосомы, то есть весь геном. В конечном итоге каждый признак определяется всем генотипом. Данный процесс наследственного закрепления новых морфологических и поведенческих признаков, то есть процесс генетической ассимиляции, полученный для ряда организмов (Waddington, 1961; Waddington, 1975; Scharloo, 1991; Lage, Rocha, 1994), указывает, что под действием отбора наследуется реакция онтогенеза на нестандартные условия развития. Важно при этом учитывать, что морфоз индуцируется средой, однако для его ассимиляции необходим естественный отбор.

Таким образом, процесс генетической ассимиляции, заключающийся в подборе всевозможных аллелей и геносочетаний и способствующий этим фактической реализации морфозов, будет отчасти отражать природу формирования общей эпигенетической организации (эпигенетической системы). Вся эта процессуальность генетической ассимиляции морфоза поддается объяснению в рамках природы образования репеллеров.

Привлечение в совокупности этих составляющих — странных аттракторов и репеллеров — будет представлять собой своеобразный синтетический гештальтподобный конструкт (целое), позволяющий отобразить (осмыслить) как многоаспектную природу живого (ее многообразие), так и ее сетевой характер прогрессивного и адаптационного этапов эволюции. В рамках относительного функционирования «фигуры и фона» этого гештальтподобного конструкта (природы странных аттрак-

торов и репеллеров) будет осуществляться как формирование (сохранение) целостных системных образований преимущественно генетических и негенетических комплексов наследственных задатков, признаков различной степени адаптивности, так и эпигенетическая система (общая эпигенетическая организация), ответственная за образование морфозов. Здесь оба системных конструкта — странные аттракторы и репеллеры, — находясь в постоянной динамике, будут, на наш взгляд, обмениваясь своими системными составляющими, отражать своеобразный гистерезис «фигуры и фона». Причем данную коррекцию состояния будет осуществлять не в последнюю очередь естественный (стабилизирующий) отбор.

С позиции репеллерно-аттракторной интерпретации (гештальтподобного конструкта) поддается объяснению ряд феноменов биологической эволюции. В качестве примера можно привести феномен формообразования в эволюции, названный Мейеном *транзитивным полиморфизмом* (Мейен, 1978), когда новый таксон рождается преимущественно с тем же набором составляющих его таксономических единиц или форм, существовавших у предкового таксона, повторяя при этом соответствующие признаки (рефрен). С точки зрения репеллерно-аттракторной интерпретации транзитивный полиморфизм (*транпол*) передается на уровне целостного гештальтподобного конструкта. Можно сказать, что многообразие (разнообразие) порождает многообразие на любом уровне, взятом целиком.

Наряду с этим поддается объяснению наличие одинаковых тенденций в преобразовании морфологических особенностей в разных семействах цветковых. А именно — образование новых семейств цветковых можно уподобить образованию репеллеров, внутренняя природа которых все же остается подобной первоначальному целому, то есть природы странных (фрактальных) аттракторов, отчасти повторяющих идею «подковы Смейла». Наличие этой общей тенденции, одного правила преобразования позволяет предсказывать и целенаправленно выявлять недостающие члены параллельных рядов.

Заключение

В заключение следует отметить, что в эволюционной биологии, как и в других областях знания (экология, психология, социальные науки), математический аппарат, описывающий процессы эволюции с условием влияния хаоса, только начинает прокладывать себе дорогу. В настоящее время влияние хаоса в данных науках находится не столько на уровне количественной науки, сколько на уровне научной философии. Однако, по меткому выражению Давида Рюэля, прогресс возможен и здесь: «...не забывайте, что размышления Пуанкаре о предсказуемости в метеорологии тоже когда-то были лишь научной философией, а теперь эта область превратилась в количественную науку» (Рюэль, 2001).

Автор считает своим приятным долгом поблагодарить Евгения Анатольевича Сатаева за ценные замечания при написании статьи.

Литература

- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л. : Наука, 1977. 387 с.
Берже П., Помо И., Видаль К. Порядок в хаосе. О детерминистическом подходе к турбулентности. М. : Мир, 1991. 367 с.

- Богатых Б. А. Фрактальные структуры живого и эволюционный процесс // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 4. С. 243–255.
- Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л. : Наука, 1984. С. 5–106.
- Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев : Наукова думка, 1982. 261 с.
- Лима-де-Фариа. А. Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. М. : Мир, 1991. 456 с.
- Льюин Б. Гены. М. : Мир, 1987. 544 с.
- Любичев А. А. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск : УФ АН СССР, 1965. С. 45–57.
- Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М. : Ин-т комп. исслед., 2002. 656 с.
- Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 5. С. 495–508.
- Николис Г., Пригожин И. Познание сложного. Введение. М. : Мир, 1990. 342 с.
- Плыкин Р. В. Источники и стоки А-диффеоморфизмов поверхностей // Матем. сб. 1974. Т. 94. Вып. 2. С. 243–264.
- Рюэль Д. Случайность и хаос. Ижевск : НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 192 с.
- Сингер М., Берг П. Метилирование ДНК // Гены и геномы. Т. 2. М. : Мир, 1998. С. 140–148.
- Смейл. С. Дифференцируемые динамические системы // Успехи математических наук. 1970. Т. 25. № 1. С. 113–185.
- Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М. : Мир, 1970. С. 11–38.
- Хайтун С. Д. Феномен человека на фоне универсальной эволюции. М. : УРСС, 2005. 536 с.
- Хесин. Р. Б. Непостоянство генома. М. : Наука, 1985. 472 с.
- Чайковский Ю. В. Наука о развитии жизни. Опыт теоретической эволюции. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 712 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М. : Наука, 1980. 278 с.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984. Т. 15. № 2. С. 115–136.
- Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология / под ред. В. В. Меннера, В. П. Макридина. М. : Недра, 1988. С. 142–169.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. : Наука, 1982. 228 с.
- Amundson R. Phylogenetic reconstruction then and now // Biology and Philosophy. 2002. Vol. 17. № 5. P. 679–694.
- Gould S. J. Darwinism and the expansion of evolutionary theory // Science. 1982. Vol. 216. P. 380–387.
- Lage C. X. S., Rocha H. Mild heat-treatment as an agent of genetic assimilation in *Drosophila* II Arquivos de Biologia e Tecnologia. 1994. Vol. 37. № 1. P. 65–76.
- Lotsy J. P. Evolution by means of hybridization. The Hague : Martinus Nijhoff, 1916. 250 p.
- Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Botanical Review. 1973. Vol. 39. P. 205–260.
- Ruelle D., Takens F. On the nature of turbulence // Communication Mathematics Physics. 1971. Vol. 20. P. 167–192; Vol. 23. P. 343–344.
- Scharloo W. Canalization: genetic and developmental aspects // Annual Review of Ecology and Systematics. 1991. Vol. 22. P. 65–93.
- Waddington C. M. Genetic assimilation // Advances Genetics. 1961. Vol. 10. P. 257–293.
- Waddington C. M. The Evolution of an Evolutionist. Edinburgh : Edinburgh Univ. Press, 1975. 328 p.

The Fractal-Epigenetic Nature of Life and the Evolutionary Process

B. A. Bogatykh

Institute of Atomic Engineering of National Research Nuclear University (MEPHI)
Obninsk, Russia: bogboris@yandex.ru

This paper is an attempt to define the fractal-epigenetic approach (interpretation) to explaining a number of phenomena within the evolutionary process. The present fractal-epigenetic interpretation (FEI) is based on an analysis of the gestalt-similar construct in the nature of chaotic (fractal) attractors and repellents. In the author's opinion, the repellents' nature is responsible for the formation of several of the morphoses arising in answer to the concrete modification of the environment and influences on the ontogeny. Chaotic (fractal) attractors are responsible for building (preserving) integral system formations, chiefly genetic and non-genetic sets of hereditary deposits. FEI, apparently, does not contradict the new synthesis for the creation of a less contradictory picture of life and its evolution.

Keywords: evolutionary process, fractal-epigenetic interpretation, attractors and repellents.

АДАПТАЦИЯ КАК ОДИН ИЗ ФАКТОРОВ ЭВОЛЮЦИИ

Е. В. Петрова

Институт философии РАН
Москва, Россия: philosophyx@rambler.ru

Адаптация — это форма освоения системами воздействий внешней и внутренней среды, заключающаяся в тенденции к установлению с ними динамического равновесия. Одним из важнейших аспектов проблемы адаптации живых организмов в окружающей среде является эволюционный аспект. Человек — адаптивно-адаптирующее существо, соответственно адаптация человека — процесс двусторонний; человек не только сам приспосабливается к новым условиям, но и приспосабливает условия к своим нуждам и потребностям, создает систему жизнеобеспечения, к которой относятся: инфраструктура, жилища, одежда, транспорт, питание. Специфика современных эволюционных тенденций состоит в том, что биологическая эволюция человека не ведет теперь к образованию новых видов *Homo sapiens*, поскольку благодаря применению технических средств человек создает искусственную среду своего обитания и тем самым преодолевает изолированность экологических ниш как важного фактора видоизменения в органическом мире.

Ключевые слова: проблема адаптации человека, биологическая адаптация, социальная адаптация, окружающая среда, эволюция.

Адаптацией принято называть форму освоения системами воздействий внешней и внутренней среды, заключающуюся в тенденции к установлению с ними динамического равновесия. В процессе адаптации человека можно выделить два аспекта — биологический и социальный. Биологическая адаптация человека — это эволюционно возникшее приспособление организма человека к условиям среды, выражающееся в изменении внешних и внутренних особенностей органа, функции или всего организма под влиянием изменившихся условий среды. Социальная адаптация — процесс становления личности, обучения индивида и усвоения им ценностей, норм, установок, образцов поведения, присущих данному обществу, социальной общности, группе.

Для каждого вида организмов существует своя определенная амплитуда приспособительных возможностей, выход за пределы которой губителен для их существования. Адаптивные границы могут быть расширены направленным воздействием на организмы, но все же в сравнительно узких пределах, задаваемых наследственными свойствами, присущими тому или иному виду.

Значение проблемы адаптации в современных условиях определяется, прежде всего, тем, что природа человека и его физиологические свойства, формировавшиеся в течение многих веков, не могут изменяться с такой же быстротой и такими темпами, как новые реалии, новые экологические и социальные обстоятельства.

Человек — адаптивно-адаптирующее существо, соответственно, адаптация человека — процесс двусторонний; человек не только сам приспосабливается к новым условиям, но и приспосабливает условия к своим нуждам и потребностям, создает систему жизнеобеспечения, к которой относятся инфраструктура, жилища, одежда, транспорт, питание и т. п.

Адаптация — это динамический процесс, с помощью которого системы живых организмов, несмотря на изменяющиеся условия, поддерживают устойчивость, необходимую для существования, развития и продолжения рода. Современный взгляд на адаптацию отражен в статье американского зоолога Ричарда К. Левонтина и заключается в том, что «внешний мир ставит перед организмом некоторые проблемы, которые он должен разрешить, а эволюция с помощью естественного отбора является механизмом создания этих решений. Адаптация является процессом эволюционного изменения, с помощью которого организм создает все лучшее и лучшее решение проблемы, а конечным результатом является адаптивное состояние» (Lewontin, 1978, p. 215). Процесс адаптации реализуется всякий раз, когда в системе «организм—среда» возникают значимые изменения, и обеспечивает формирование нового гомеостатического состояния, которое позволяет достигать максимальной эффективности физиологических функций и поведенческих реакций.

Одним из важнейших аспектов проблемы адаптации живых организмов в окружающей среде является эволюционный аспект. Он имеет многовековую историю, начинающуюся с констатации фактов приспособления организмов к среде обитания. Но предметом научных исследований эволюционная проблема становится только с появлением теории Дарвина. Необходимо раскрыть значение приспособительных, адаптационных механизмов в эволюции человека и тех составляющих процесса адаптации, которые способствовали выделению человека из животного мира.

Для решения этой задачи нужно проанализировать вопрос об эволюции адаптаций (адаптациогенезе) — появлении и развитии новых и совершенствовании уже приобретенных адаптаций в человеческих популяциях. В процессе адаптациогенеза исторически изменяется норма реакции как отдельного генотипа, так и целого вида в соответствии с изменениями среды. Эволюционное значение адаптациогенезу придает механизм наследования. Как бы ни было полезно изменение, оно не будет эволюционно значимым, если не передается потомству.

Эволюция адаптаций не может быть безграничной в силу возникающих объективных ограничений, обусловленных как природой самих адаптаций, так и внешними условиями, в которых осуществляется эволюция адаптивных признаков. Специфика адаптациогенеза состоит в усовершенствовании уже приобретенных адаптаций человеком как биологическим видом. Рассмотрим теперь роль адаптационных механизмов в становлении и эволюции человека.

Основой биологической адаптации человека является деятельность центральной нервной системы. Адаптация к постоянным факторам среды реализуется наличием кода ДНК — наследственного и генетического механизма. Адаптация к изменяющимся факторам среды осуществляется через нервную и эндокринную системы организма, которые у человека получили максимальное развитие.

Общебиологическое у животных и человека заключается в том, что человек, как и представители других биологических видов, состоит из тканей, органов и систем, которые подчиняются общим законам биологической организации. Несмотря на глубокую социальность своей природы, человек остается во власти биологической жизни, подчиняется всем законам биологической организации.

Эволюционная история человека — это история адаптивных изменений морфологии и поведения. Первое зафиксировано в геологической и палеонтологической летописи, второе — в остатках материальной культуры. То, что можно назвать человеческой уникальностью, есть результат не какой-то одной адаптации, а комбинации целого ряда

адаптаций. К числу главных относятся характеристики, унаследованные гоминидами в результате предшествующего эволюционного процесса (размеры тела, признаки млекопитающих и приматов). Это филогенетическое наследие в значительной мере определило ход последующей эволюции, являясь субстратом, на который воздействовал естественный отбор. Если филогенетическое наследие можно назвать внутренней движущей силой эволюции, то окружающая среда составляет ее внешнюю движущую силу. Но окружающая среда сама составлена из эволюционирующих видов, конкурирующих организмов и постоянно меняющихся экологических взаимоотношений.

Появление живых существ на Земле было бы невозможно без появления генетической информации и механизмов ее передачи. В ходе дальнейшей эволюции организмов формируются биологические приспособления, порождающие другой тип биологической информации — когнитивную информацию. Ведь возникновение даже самых простых организмов предполагало их выделение из внешней среды и одновременно взаимодействие с ней, адаптацию. Внешняя среда — это не только источник энергии, питания, но и источник опасностей, представляющих угрозу для жизни организмов. Для выживания они должны соответствующим образом интерпретировать и перерабатывать извлекаемые из внешней среды сигналы. Поэтому нельзя не согласиться с И. П. Меркуловым в том, что «информационный контроль окружающей среды становится важнейшей стороной взаимодействия с внешним миром, по крайней мере, для организмов, обладающих нервной системой» (Меркулов, 2004, с. 294.) Этот контроль предполагает создание когнитивной информации, получение знания о том, что обеспечивает выживание организмов, — он позволяет, например, обнаружить пищу, найти брачного партнера, избежать опасностей, выработать новое поведение. Для выполнения этой важнейшей для выживания функции — информационного контроля окружающей среды — организмы эволюционировали в направлении формирования все более сложных когнитивных систем, которые обеспечили появление высших когнитивных способностей, высокоразвитого интеллекта, эффективных мыслительных стратегий, то есть адаптивно ценных способов переработки и хранения когнитивной информации. Когнитивная эволюция — это один из аспектов биологической эволюции, тесно связанный с другим ее аспектом — с эволюцией поведения.

Социум (сообщество людей, осознающих свое единство и стремящееся его сохранить) является саморегулирующейся системой, обладающей способностью к адаптивному поведению в окружающей среде. Человеческое сообщество в этом смысле не является чем-то отличным от всех других видов, входящих в биосферу Земли. Специфическим признаком человеческого рода служит то, что свое адаптивное поведение социум осуществляет не столько за счет адаптивных физиологических способностей, присущих входящим в него индивидам, сколько за счет построения на индивидуальной адаптивной системе — культуры. Именно культура смягчает удары, наносимые социуму окружающей средой, позволяет обществу сохранять свою целостность, предохраняя входящих в него индивидов от выхода за пределы их физиологических возможностей, сохраняя максимально допустимое количество потомков каждого поколения, то есть выполняя массу жизненно необходимых функций, которые все остальные виды живого реализуют только за счет своих природных способностей. Человек, в отличие от животных, обладает еще и способностями умственными, позволяющими ему строить идеальные модели окружающей среды, проигрывать в уме взаимодействие этих моделей и, в итоге,

создавать искусственную систему защиты от тех воздействий среды, которые он считает опасными для себя и своей популяции.

С точки зрения современных когнитивных представлений, культура — это «определенным образом организованная информационная система, кодирующая поведенческие и когнитивные характеристики социальных групп, которая включает в себя мифы, верования, искусства, знания доказательства, осознаваемые мыслительные стратегии, различные средства передачи информации» (Меркулов, 2004, с. 297.)

Но если культурная информация — это информация когнитивная, хотя и особого типа, то не трудно прийти к выводу, что и на культурную эволюцию оказывают влияние генетические механизмы. Общеизвестно, например, что способность к обучению имеет очень большое значение для культурной эволюции, но не следует забывать, что эта способность генетически обусловлена. В ходе биологической эволюции сформировались исходные когнитивные способности и поведенческие характеристики человека, которые открыли простор для его дальнейшей культурной эволюции, способствовавшей повышению приспособленности людей. Но на основе достижений культурной эволюции постоянно возникала и возникает новая окружающая среда (социокультурная, природная, информационная), которая, в свою очередь, порождает новые факторы естественного отбора, обеспечивающие селекцию соответствующих адаптивно ценных фенотипических признаков (прежде всего — относящихся к когнитивному развитию).

В современную эпоху генофонд человечества испытывает все увеличивающуюся нагрузку в виде радиационного, химического и электромагнитного загрязнения среды обитания. Это влечет за собой увеличение количества опухолевых заболеваний, мутаций и т. д. До настоящего времени это не приводило к серьезным последствиям в глобальном масштабе. Подобные инциденты всегда были локальным явлением. В последние годы ситуация резко изменилась с началом массового применения технологий генной инженерии и началом манипуляций со структурой ДНК биологических организмов: растений, животных и человека. Во-первых, появились трансгенные продукты и растения с модифицированными генами. Воздействие на генетический аппарат миллионов людей, потребляющих их в течение десятилетий, никем не изучено, а побочные молекулярные соединения в таких продуктах могут (по данным некоторых исследований) воздействовать на ДНК человека. Второе — это эксперименты по клонированию животных и начинающиеся эксперименты по клонированию человека. Третье — это расшифровка всей ДНК человека, что позволяет модифицировать любой ген и вызвать его направленное изменение для достижения определенных целей. Это может быть как лечение, так и создание человека-мутанта с усиленными или ослабленными физиологическими или психическими функциями. По мнению некоторых исследователей, например А. В. Букалова, «сочетание всех трех факторов в современных условиях позволяет с высокой вероятностью сделать вывод о начале нового этапа биологической эволюции вида *Homo sapiens*. Ведь совершенно очевидно, что от модификации ДНК до ее направленного изменения, передающегося по наследству, один шаг» (Букалов, 2000). Следует также учитывать то психоинформационное воздействие, которое оказывают средства массовой информации и глобальная сеть коммуникаций Интернет, все более развивающаяся в настоящее время и скрыто воздействующая на психическую сферу человека.

Специфика современных эволюционных тенденций состоит, например, в том, что биологическая эволюция человека не ведет теперь к образованию новых видов

Homo sapiens, поскольку благодаря применению технических средств человек создает искусственную среду своего обитания и тем самым преодолевает изолированность экологических ниш как важного фактора видоизменения в органическом мире. Человек стал универсальным существом. Он может теперь существовать практически в любых условиях земной поверхности и даже начинает осваивать космическое пространство. Поэтому проблемы биологической специализации для человека больше не существует. По мнению Э. Майра, сам факт экологической универсальности обуславливает отсутствие видообразования у человека. Более того, в развитии человечества наблюдается возрастающая тенденция к нивелированию исторически сложившихся расовых различий благодаря развитию средств сообщения и международных контактов. Географическая изоляция различных групп людей оказалась нарушена легкостью пространственных перемещений и устранением социальных барьеров, некогда разделявших отдельные расовые группы. В человеческом генофонде еще никогда не наблюдалось столь невероятного генного смешения локальных популяций вида *Homo sapiens*. Следует заметить, что мобильность человечества вообще может привести к гомогенизации нашего вида. Происходит своеобразный процесс расового усреднения человечества. Результатом этого процесса, возможно, станет значительное повышение жизнестойкости человеческого рода за счет смешения наследственных признаков с большим диапазоном различий.

Таким образом, можно, вслед за Э. В. Гирусовым, сделать вывод о том, что «вместо видообразования в развитии человечества наблюдается противоположная тенденция нарастания видовой консолидации за счет преодоления расового многообразия в рамках человеческого вида» (Гирусов, 1998, с. 54). Несмотря на то что этот процесс противоположен направленности эволюции в органическом мире, он также является одним из проявлений биологической эволюции человека. Признание факта биологической эволюции человека с некоторых пор все чаще встречается в специальной и философской литературе: «...Необходимо признать, что в рамках наличного биологического типа вида *Homo sapiens* возможен дальнейший морфологический и функциональный генезис, связанный с развитием человеческой среды обитания и биологической деятельности, определяемый социальным прогрессом общества» (Орлов, 1974, с. 302).

Подводя итоги, хочется подчеркнуть, что если развитие есть стратегия жизни, то адаптация — это тактика, которая позволяет живому удерживаться в определенных эволюционных рамках, обеспечивая тем самым возможность прогресса. Неверным было бы утверждение, что с появлением цивилизации продолжается только культурная эволюция человека, а биологическая эволюция прекратилась. Она продолжается, и изменения, которые претерпел человеческий организм со времен античности, очень велики. Даже за последние десятилетия произошли существенные изменения как в соматическом, так и в психическом развитии, особенно молодых людей. Для обозначения этого явления, как известно, было выработано специальное понятие «акселерация». Здесь действует механизм обратной связи: человек своей деятельностью преобразует окружающую среду, которая, в свою очередь, накладывает отпечаток на его физическую и психическую организацию. В настоящее время определяющее значение для эволюции человека имеет не столько биологическая, сколько социотехническая среда (промышленная, городская, информационная). Эволюция продолжается, хотя и в качественно измененном по сравнению с органическим миром виде.

Литература

- Алексеева Т. И. Адаптация человека в различных экологических нишах Земли (биологические аспекты). М. : Изд-во МНЭПУ, 1998. 280 с.
- Букалов А. В. О начале нового этапа биологической эволюции человека как вида *Homo sapiens sapiens*. // Соционика, ментология и психология личности. 2000. № 4. (http://www.socionics.ibc.com.ua/t/as_1_400.html#top)
- Вережагин В. Ю. Философские проблемы теории адаптации человека. Владивосток : Изд-во Дальневост. ун-та, 1988. 164 с.
- Волков Ю. Г., Поликарпов В. С. Человек. Энциклопедический словарь. М. : Гардарики, 2000. 520 с.
- Гирусов Э. В. Основы социальной экологии. М. : Изд-во РУДН, 1998. 172 с.
- Казначеев В. П. Современные аспекты адаптации. Новосибирск : Наука, 1980. 192 с.
- Меркулов И. П. Взаимосвязь биологической и культурной эволюции // Биология и культура. М. : Канон+, 2004. С. 288–317.
- Налчаджян А. А. Социально-психическая адаптация личности. Ереван : Изд-во АН Арм. ССР, 1988. 236 с.
- Орлов В. В. Материя, развитие, человек. Пермь : Изд-во Перм. ун-та, 1974. 397 с.
- Прохоров Б. Б. Экология человека. М. : Изд-во МНЭПУ, 1999. 348 с.
- Реан А. А., Кудашев А. Р., Баранов А. А. Психология адаптации личности. СПб. : Медицинская пресса, 2002. 352 с.
- Степин В. С. Философия науки. Общие проблемы. М. : Гардарики, 2006. 384 с.
- Философские проблемы теории адаптации / под ред. Г. И. Царегородцева. М. : Мысль, 1975. 277 с.
- Lewontin R. C. Adaptation // Scientific American. 1978. Vol. 239. P. 212–228.

Adaptation as One of the Evolution Factors

E. V. Petrova

Institute of Philosophy, RAS
Moscow, Russia: philosophyx@rambler.ru

Man is a biosocial entity, so, in the study of his adaptive peculiarities two directions, that is, biologic and social — can be determined. Within the biological framework it is possible to combine evolutionary, genetic, medical- biological and ecological investigations. Recently, the problem of man's adaptation to profound changes taking place in the environment, under the impact of man's activity, becomes of growing importance. In the course of social adaptation man acts as adaptively-adapting entity, in as much as, unlike animals, he does not only adapts himself to environment, but also transforms it in course of his activity, sometimes creating a new environment. The complex study of human being makes necessary a synthesis of natural-scientific and social-humanitarian sides of the man's adaptation problem. The analysis of the above mentioned directions, of social and biological man's adaptations research, enables us to come to conclusion that no one direction, taking separately, can resolve the problem of man's adaptation, which has complicated pattern with many aspects.

Keywords: man's adaptation problem, social adaptation, biologic adaptation, environment, human being, adaptive types, ecology; evolution.

РАСШИРЕННОЕ ПОНИМАНИЕ МЕХАНИЗМОВ НАСЛЕДОВАНИЯ И ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА: КОНСТРУИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ И СТИГМЕРГИЯ

А. Б. Казанский

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
Санкт-Петербург, Россия: kazansky@bk.ru

Цель данной работы — привлечь внимание к наметившейся в экологии и эволюционной теории тенденции к анализу опосредованных, непрямых взаимодействий организмов друг на друга, осуществляемых путем модификации физических и информационных характеристик среды (*экологический инжиниринг, стигмергия*). К непрямым можно отнести и негенетические способы наследования, когда изменения организмами селективных свойств локальной среды (убежищ, гнезд, запруд, паутин и др.) влияют на естественный отбор в популяциях потомков (*экологическое наследование, культурное наследование*). Подчеркнуто, что идея активной роли организма в отношении среды всю жизнь интересовала Ч. Дарвина, что нашло отражение в его трудах о роли дождевых червей в формировании почв.

Ключевые слова: конструирование экологических ниш, стигмергия, коэволюция.

Введение

Работа посвящена осмыслению с системной точки зрения активной стороны взаимодействия организмов с окружающей средой, способности живых изменять ее характеристики на локальном уровне и в масштабе планеты. Символично, но именно Дарвин был зачинателем и этого подхода к осмыслению жизни в своих работах о роли червей в формировании плодородия почв.

Изменяя среду, организмы оказывают разнообразное, отложенное во времени влияние на себя, на своих потомков и на другие организмы как в эволюционном (*конструирование ниш*), так и в чисто информационном (*стигмергия*) плане. В работе анализируются эти концепции непрямых, опосредованных средой взаимодействий биологических организмов или иных агентов.

В работе также обсуждаются перспективы развития системного представления об окружающей среде как своего рода «творческом ландшафте».

Биогенная трансформация среды: краткий исторический экскурс

Ч. Дарвин отдавал себе отчет в том, что термин «естественный отбор» во многом имеет метафорический смысл, и понимал, что отношения организма и среды имеют на самом деле характер взаимовлияния, взаимной трансформации. Трансформационная в отношении окружающей среды сторона жизнедеятельности биологических организмов всю жизнь интересовала Дарвина, что нашло отражение в его работах. Последний обстоятельный трактат «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни» (Darwin, 1881) вышел через 22 года после «Происхождения видов». Дарвин показал, что дождевые черви оказывают огромное влияние на структуру и химию почв. В результате, по его словам, современные черви живут в почвах, которые созданы деятельностью мно-

гих поколений своих предшественников. Фактически, Дарвин был одним из первых почвоведов и при этом затронул вопросы глобальной экологии.

Через два года после этого труда Дарвина В. В. Докучаев уже дал базовое определение почвы, а его ученик В. И. Вернадский во главу угла своей концепции биосферы поставил трансформационные способности жизни в глобальных масштабах Земли. Вернадский дал детальную классификацию трансформирующих функций «живого вещества» биосферы — совокупности живых организмов. Кроме того, Вернадский ввел представление о так называемых «биокосных» телах, ярким примером которых являются плодородные почвы. Эти работы В. И. Вернадского ждут своего дальнейшего развития. Сама биосфера в целом у Вернадского — это не просто оболочка Земли, в которой распространена жизнь, но это и целостная саморегулирующаяся система.

Английский ученый и талантливый инженер Джеймс Лавлок независимо, но намного позднее (Lovelock, 1988), пришел к некоторым базовым идеям В. И. Вернадского и выдвинул так называемую гипотезу Геи, согласно которой биота и абиотическая составляющая поверхности Земли образуют особое коэволюционирующее динамическое единство, систему, способную регулировать климат на Земле.

В экологии биогенную трансформацию окружающей среды называют экологическим инжинирингом (*ecological engineering*) (Barrett, 1999). Существует гипотеза, что появление на Земле «животных-экоинженеров» привело к окончанию царства бактериальных матов, затянувшегося почти на 3 млрд лет, и к старту «Кембрийского взрыва» биологического разнообразия. Появление организмов с жесткими скелетами, коэволюция хищников и жертв привели к «агрономической революции», когда роющие организмы с твердыми скелетами перерыли, разрушили консервативную структуру бактериальных матов и тем самым открыли доступ кислорода и биогенов в более глубокие слои планеты.

Конструирование экологических ниш

Развивая коэволюционную парадигму жизни, Р. Левонтин включил в нее симметричным образом окружающую среду (Lewontin, 1983). Позднее, Ф. Одлинг-Сми, (Odling-Smee, 1988) подхватил идею и в сотрудничестве с К. Лаландом и М. Фельдманом развил ее в рамках *теории конструирования экологических ниш (КН)* (*niche construction theory*) (Odling-Smee et al., 2003).

В процессе жизнедеятельности организмы приспосабливаются к окружающей среде не пассивным образом, а модифицируют ее, и эта способность может включиться в эволюционный процесс. Организмы активно изменяют физические характеристики среды путем строительства убежищ (гнезда, норы, берлоги), плотин (бобры), паутин и др., либо же просто, в результате протекающих метаболических процессов, либо путем выбора более подходящего для определенного периода жизни местообитания. Модифицируя ниши, организмы изменяют селекционные характеристики среды в отношении своих популяций и, возможно, популяций других видов. Фактически это пример эволюционной обратной связи. Так, гены, влияющие через фенотипы на изменение устройства гнезд, изменяют селекционные свойства среды, что отражается на отборе в популяции фенотипов с такими генами, которые изменяют гнезда и т. д., цикл с изменением локальной ниши продолжается (рис. 1). Данный коэволюционный механизм и получил название «конструирование ниш».

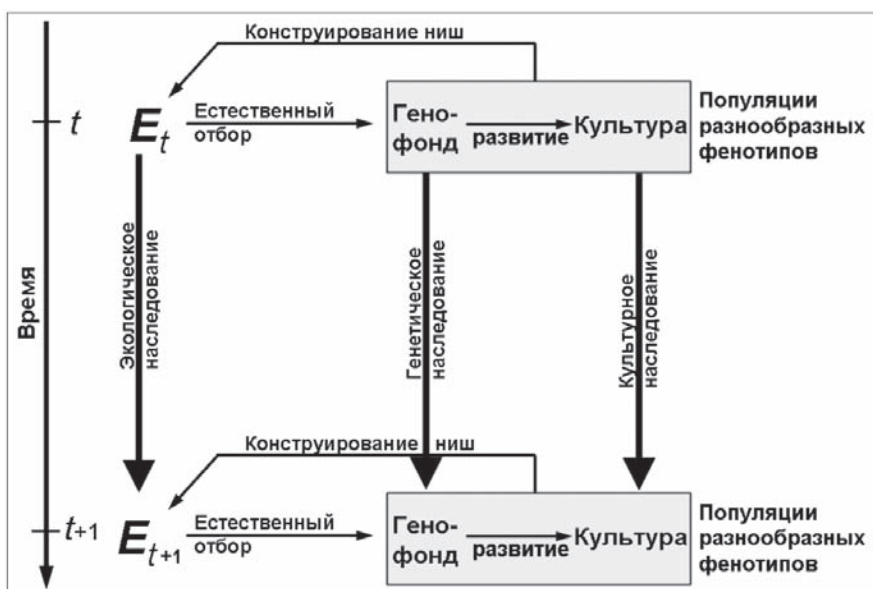


Рис 1. Конструирование ниш, или модель тройственного наследования биосоциальной эволюции. В отличие от стандартной неodarвинистской модели эволюции, данная расширенная модель включает в себя экологическое наследование, а в случае эволюции человека еще и культурное наследование. Культурное наследование относится к знаниям, навыкам и артефактам, а экологическое наследование связано с модификацией окружающей среды в широком смысле слова (биологическая и культурная среда), которые передаются следующему поколению (по данным из: Laland et al., 2000, p. 136).

Характер изменений параметров популяций любых видов определяется параметрами предыдущих состояний популяций и параметрами локальных сред, а последние (убежища, гнезда и др. животные артефакты) — результат не только прошлых состояний, но и (поведенческих) параметров организмов, занимающих эти местообитания (Odling-Smee, 1988).

Следует отметить, что модификация ниш влияет на будущие поколения или на текущее поколение, индивидуумы и группы. Более того, она влияет на другие виды, как в случае влияния деятельности земляных червей на растения, она также может иметь эффект стартового запуска целого каскада изменений в соседних экосистемах. Таким образом, конструирование ниш, как и экологический инжиниринг, распространяется на сообщества и экосистемы.

Имеются определенные черты сходства и в то же время принципиального различия механизма конструирования ниш с концепцией «расширенного фенотипа» Р. Докинза (Dawkins, 1982). Докинз рассматривает «животные артефакты» как часть организма, фенотипа, а не как часть окружающей среды, что позволяет трактовать эволюцию артефактов в том же ключе, как и другие сложные адаптации. Естественно при этом, что как и в концепции «эгоистического гена», расширенный фенотип — лишь *interactor*, инструмент экспансии репликатора — генома. Если эволюционная динамика адаптации расширенного фенотипа сходна с другими сложными адаптациями, тогда

эволюция гнезд и нор является не примером изменения агентом своего окружения, а просто примером обычной адаптации организма к среде. Организм как бы делает часть среды своим органом и манипулирует им. Фактически расширенный фенотип Докинза сохраняет понятие организменной адаптации к среде, тогда как Р. Левонтин и его последователи трактуют тот же процесс как коэволюцию организма и среды. При этом авторы ведут острую дискуссию, в которой Р. Докинз занимает непримиримую позицию, отрицая конструктивность коэволюционной модели (Laland et al., 2000; Dawkins, 2004). В частности, пример с червями, изменяющими почву, Р. Докинз трактует просто как сукцессию, то есть как процесс последовательного изменения, а не конструирования ниш. Можно согласиться с Дж. Тернером (Turner, 2004), что термитник — пример «расширенного организма» со своим кооперативным геномом, проходящим «узкое горлышко» при историческом переходе от термитника к термитнику, и «расширенным фенотипом», но недооценка роли коэволюционных процессов в почве удивила бы и самого Ч. Дарвина.

Стигмергия

Конструирование ниш вписывается в общую концепцию не прямых, опосредованных средой взаимодействий между организмами. К ним относится также «стигмергия» (stigmergie — «стимулирующий работу»), понятие, введенное П. Грассе (Grasse, 1959) при анализе процесса строительства термитников. Слепые термиты соотносят свое поведение с тем, что уже построено. Каждый термит действует в соответствии с простыми локальными алгоритмами поведения, а в результате коллективного действия формируются сложные арочные макроструктуры. Это пример самоорганизации в коллективе.

Стимулирующим является знак, оставленный другими особями в среде. Так, например, муравьи не имеют зрения, но при этом успешно находят самый оптимальный путь до источника пищи в процессе коллективного поиска и обмена знаками, оставленными на местности. Муравей-фуражир выделяет пахучие ферменты на тропе на обратном пути в муравейник в случае, если он нашел источник пищи и наполнил зобик. Тем самым он дает знак другим муравьям. Фермент действует не постоянно, а постепенно улетучивается. Знаки, оставленные всеми муравьями, суммируются, и таким образом решается динамическая пространственная оптимизационная задача коллективного поиска, формируется наиболее оптимальная сеть фуражировочных дорог. Муравьи обеспечивают коммуникацию через среду, придавая ей семиотические характеристики.

Фактически, это уже область все еще формирующейся науки *биосемиотики*, основу которой заложил своими пионерскими работами немецкий зоолог Я. фон Икскуль еще в начале XX в. (von Uexküll, 1928). Здесь уместно говорить, пользуясь терминологией данного автора, о создании и преобразовании организмом своего *умwelt* (Umwelt) — субъективной операциональной знаковой модели окружающей среды. Эти *умwelt* иногда трактуются как семиотические ниши, причем статус этих ниш носит реляционный, относительный характер в рамках *семиосферы* (Лотман, 1984) — общего знакового пространства, которое в свою очередь относительно, так как само конструируется взаимодействующими и эволюционирующими (Cariani, 1998) *умwelt*ами.

Обсуждение

В экологической теории и в моделировании экологических процессов наибольшее внимание уделено прямым взаимоотношениям типа хищник–жертва. На самом деле организмы разных видов взаимодействуют как прямо, так и опосредованно, путем влияния на различные абиотические факторы среды. Активность «экологических инженеров», мутуализм и симбиозы разного вида порождают свою, нетрофическую сеть отношений. В последнее время в системной экологии и экологическом моделировании предпринимаются попытки классификации и формализации подобных сетей, что может существенно повлиять на развитие экологической теории в целом (Olf et al., 2009).

Конструирование ниш — пример неламаркистского механизма, благодаря которому приобретенные признаки могут повлиять на селективные свойства окружающей среды потомства. Все это вполне укладывается в дарвиновскую схему. Можно лишь говорить об уточнении понимания естественного отбора, отказе от ультраселекционистской трактовки дарвиновского механизма и расширении представлений о путях наследования. Экологическое и культурное наследование скорее дополняют ранние модели синтетической теории эволюции. В то же время можно согласиться с Р. Докинзом в том, что микроэволюционный процесс без участия генов невозможен, поэтому адаптивно не значимые, вызванные деятельностью животных изменения среды лучше назвать просто биогенным изменением ниш. Правда, при этом сам Р. Докинз забывает о макроэволюционном процессе, эволюции экосистем и биосферы в целом, когда изменения, производимые в среде организмами разных таксонов, увязываются вместе в биогеоценоз, планетарную систему.

Отрицая диктатуру генов, *конструирование ниш* сближается с более общей эволюционной концепцией, так называемой *теорией систем развития (TCP) (developmental systems theory (DST))* (Griffiths, Gray, 2001). Система развития — это объединенный на равноправной основе комплекс всех процессов и тесно взаимодействующих агентов (interactors), ресурсов развития, производящих совместно полный цикл развития организма (жизненный цикл).

Как бы отвечая на редукционизм Докинза, П. Корнинг (Corning, 2005) сформулировал еще более общую парадигму так называемого «холистического дарвинизма» (Holistic Darwinism), объединяющую концепции многоуровневой эволюции, коэволюции, эволюции систем развития, симбиогенеза и др.

В настоящее время понимание механизмов эволюции биосферы приобретает особый смысл в связи с усиливающимися антропогенным влиянием человека на биологические и биосферные процессы. В биосфере среда и организмы необходимо рассматривать совместно не просто как коэволюционирующее сообщество, а как постоянно *коллективным образом конструирующееся и самомодифицирующееся множество* эволюционирующих активных и пассивных компонент в рамках целостной устойчивой организации (Varela, 1979; Kampis, 1991; Kazansky, 2004; Казанский, 2008). Непрямые взаимодействия играют важную связующую роль в биосферных процессах, но не меньшее значение имеет потенциальная рефлексивность в мире живых существ планеты, гарантированная универсальностью и избыточностью организации генома. Что особенно важно, организмы, как материально и информационно открытые системы, могут длительно существовать в биосфере только

совместно, образуя планетарный симбиоз благодаря биогеохимическим и другим циклическим процессам.

Выводы

Сети различного рода не прямых, осуществляемых через среду взаимоотношений биологических организмов, материальных и информационных, играют важную роль в экологических процессах. Моделирование и осмысление роли этих сетей в динамике экосистем — новый важный этап развития экологической теории.

Факт передачи последующим поколениям изменений селективных свойств среды, произведенных организмами, позволяет говорить об экологическом и культурном пути наследования, которые не имеют эволюционного значения для данного организма в дарвиновском смысле, если не находятся под генетическим контролем или контролем другого устойчивого репликатора.

В то же время биогенные изменения среды и экологический инжиниринг в целом являются важными механизмами эволюции на надвидовом уровне. Организмы не только изменяются сами, они способны изменять локальную среду, индивидуальную нишу, а все виды совместно формируют и изменяют глобальную среду — биосферу. Изменения, производимые организмами в среде, возвращаются в ином виде к организмам данного вида или других видов, являются фактором запуска коэволюционных процессов, приводят к эволюционным скачкам, способствуют росту биологического разнообразия и в то же время эволюции сообществ, экосистем и биосферы в целом.

Литература

- Казанский А. Б. «Бутстрапирование», как механизм построения самоорганизующихся рефлексивных систем // Системы и модели: границы интерпретаций : сб. тр. Всерос. науч. конф. с междунар. участ. Томск : Изд-во Том. гос. пед. ун-та, 2008. С. 142–151.
- Лотман Ю. М. О семиосфере // Труды по знаковым системам (Sign Systems Studies). 1984. Т. 17. С. 5–23.
- Barrett K. R. Ecological engineering in water resources: The benefits of collaborating with nature // Water International. Journal of the International Water Resources Association. 1999. Vol. 24. P. 182–188.
- Cariani P. Towards an Evolutionary Semiotics: the Emergence of New Sign-Functions in Organisms and Devices // Evolutionary Systems / ed. by G. Van de Vijver, S. Salthe, M. Delpo. Dordrecht, Holland : Kluwer, 1998. P. 359–377.
- Corning P. A. Holistic Darwinism: Synergy, Cybernetics, and the Bioeconomics of Evolution. Chicago : Univ. of Chicago Press, 2005. 545 p.
- Darwin Ch. The Formation of Vegetable Mold through the Action of Worms, with Observations on their Habits. L. : John Murray, 1881. 326 p.
- Dawkins R. The Extended Phenotype. Oxford : Freeman, 1982. 332 p.
- Dawkins R. Extended Phenotype — But Not Too Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka // Biology and Philosophy. 2004. Vol. 19. P. 377–396.
- Grasse P. P. La reconstruction du nid et les coordinations inter-individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La theorie de la stigmergie: essai d'interpretation des termites constructeurs // Insect Society. 1959. Vol. 6. P. 41–84.
- Griffiths P. E., Gray R. D. Darwinism and developmental systems // Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution / ed. by S. Oyama, P. E. Griffith and R. D. Gray. Cambridge, MA. : MIT Press, 2001. P. 195–218.

- Kampis G.* Self-Modifying Systems in Biology and Cognitive Science: A new Framework for Dynamics, Information, and Complexity. Oxford : Pergamon Press, 1991. 543 p.
- Kazansky A. B.* Planetary Bootstrap: A Prelude to Biosphere Phenomenology // Proceedings of the Sixth International Conference on Computing Anticipatory Systems / ed. by D. M. Dubois. AIP Conference Proceedings 718, Melville, New York : American Institute of Physics, 2004. P. 445–450.
- Laland K. N., Odling-Smee F. J., Feldman M. W.* Niche Construction, Biological Evolution, and Cultural Change // Behavioral and Brain Sciences. 2000. Vol. 23. P. 131–175.
- Lewontin R. C.* The Organism as the Subject and Object of Evolution // Scientia. 1983. Vol. 118. P. 65–82.
- Lovelock J. E.* The Ages of Gaia. A Biography of Our Living Earth. Oxford : Oxford Univ. Press, 1988. 252 p.
- Odling-Smee F. J.* Niche-Constructing Phenotypes // The Role of Behavior in Evolution / ed. by H. C. Plotkin. Cambridge, MA : MIT Press, 1988. P. 73–132.
- Odling-Smee F. J., Laland K. N. and Feldman M. W.* Niche Construction: The Neglected Process in Evolution. New Jersey : Princeton Univ. Press, 2003.
- Olff H., Alonso D., Berg M. P., Eriksson B. K., Loreau M., Piersma T., Rooney N.* Parallel ecological networks in ecosystems // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009. Vol. 364. № 1524. P. 1755–1779.
- Turner J. S.* Extended Phenotypes and Extended Organisms // Biology and Physiology. 2004. Vol. 19. P. 327–352.
- Uexküll Jakob von.* Thoretische Biologie. Berlin : Springer, 1928.
- Varela F.* Principles of Biological Autonomy. N. Y. : Elsevier/Noth-Holland, 1979. 306 p.

Extended Interpretation of Inheritance and Natural Selection: Niche Construction and Stigmergy

A. B. Kazansky

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry,
Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russia: kazansky@bk.ru

This paper discusses some last concern to indirect interactions of biological organisms, having ecological and evolutionary consequences and realized by modification of physical and informational (semiotic) characteristics of local environments (ecological engineering, stigmergy). An ecological and cultural inheritance (“niche construction theory”) when organisms change selective characteristics of local environments by modifying their nests, webs, burrows, and other animal artifacts falls into the same category. The active, transformative to environment role of organism interested Charles Darwin all his life, what is clear from his works on the role of worms in the formation of vegetable mold.

Keywords: niche construction, stigmergy, coevolution.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС: КРИТИКА И АПОЛОГИЯ ДАРВИНИЗМА

А. В. Гоманьков

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург, Россия: gomankov@mail.ru

Объяснение эволюционного прогресса, отмеченного Ж. Б. Ламарком, всегда было «трудным вопросом» для дарвинизма. Одним из первых к ответу на этот вопрос приблизился М. Эйген в ходе исследования химической эволюции. Более «биологический» пример можно увидеть в явлении стигмергии, описанном П.-П. Грассе. Здесь можно, однако, заметить, что отбор и сложная конструкция существуют на разных структурных уровнях. Образование же более сложных организмов путем отбора самих организмов остается пока не вполне понятным.

Ключевые слова: эволюция, прогресс, сложность, информация, естественный отбор, стигмергия.

Эволюционная теория Ч. Дарвина занимает уникальное место в истории естествознания. Никому, вероятно, не придет сегодня в голову называть, например, теорию электромагнитного поля «максвеллизмом» и выступать в печати с ее «опровержением». Однако аналогичное поведение в отношении теории Дарвина кем-то признается допустимым и даже достойным. Причины этого феномена многообразны и сложны, и мне сейчас не хотелось бы их касаться, но важно отметить, что современное общество унаследовало от XIX в. не только феномен критики Дарвина как таковой, но даже и некоторые конкретные системы аргументов, используемые в этой критике. Об одной такой «линии антидарвиновского дискурса», которую можно, вероятно, назвать «информационной», и пойдет дальше речь.

Я начну с первых критиков Дарвина в России, поскольку именно русская литература по рассматриваемой теме знакома мне лучше всего. В первую очередь здесь нужно назвать, конечно, К. Э. фон Бэра, Н. Я. Данилевского и Н. Н. Страхова. Сразу можно отметить, что профессиональным биологом из них был только Бэр; Данилевский был социологом и культурологом, а Страхов — литературным критиком. Так что их взгляды могут характеризовать восприятие дарвинизма не только в среде биологов, но и за ее пределами (это важно, поскольку всеистики дарвинизма отмечают, что труды Дарвина сразу же привлекли к себе внимание очень многочисленной и далеко не только научно-биологической публики). Основное положение, делающее неприемлемой теорию Дарвина для всех трех указанных авторов, заключается в том, что Дарвин якобы «изгнал» из сферы объяснений органического мира такой феномен, как целесообразность, и заменил его случайностью. «В чем состоят, — спрашивает Бэр (цит. по: Страхов, 1883, с. 145), — те условия, которые, по теории Дарвина, должны нам объяснить целесообразность устройства органических тел? Конечно, в том, что все менее целесообразное в формах, происшедших от бесконечно продолжающейся изменчивости, уничтожается в борьбе за существование. Смутно припоминается мне при этом, что я уже когда-то читал или слышал о попытке достигнуть целесообразного, и даже глубокомысленного, посредством исключения всего негодного, производимого случайною изменчивостию». И дальше Бэр сравнивает теорию Дарвина

с деятельностью того героя Джонатана Свифта (философа из страны Бальнибарби), который сконструировал машину, создававшую случайные сочетания слов, и пытался с ее помощью получить всю возможную человеческую мудрость — уже реализованную или еще не реализованную в каких-либо текстах. Бэру вторит и Данилевский, утверждающий, что целесообразность органического мира есть непосредственно наблюдаемый и очевидный для всякого наблюдателя феномен. «...Невозможно, — пишет он (Данилевский, 1885, с. 23), — чтобы масса случайностей, не сообразенных между собой, могла произвести порядок, гармонию и удивительнейшую целесообразность».

Можно, однако, заметить, что цели в мире бывают разными и, следовательно, одно и то же явление или действие может быть сообразным одной цели и совершенно не сообразным другой. Поэтому все рассуждения о «целесообразности вообще», без уточнения того, о сообразности какой именно цели идет речь, представляются мне *абсолютно бессмысленными*. И остается только удивляться тому, как таким, казалось бы, неглупым людям, как Бэр, Страхов и Данилевский, не приходила в голову столь простая мысль.

Тем не менее, как уже отмечалось, эта «линия» критики Дарвина продолжает существовать и в настоящее время, хотя само одиозное понятие целесообразности в ней в основном заменено на другое — более «современное», но вместе с тем и гораздо более расплывчатое. Речь идет, конечно, об Intelligent Design, или, как ее называют по-русски, теории разумного замысла (см. напр.: Behe, 1998; Dembski, 2002; Sherman, 2007). Если попытаться извлечь хоть какой-то «сухой остаток» смысла из всей этой бессмыслицы, то мы неизбежно приходим к понятию *информации*. Смысл теории разумного замысла, который (впрочем, с некоторыми натяжками) можно экстраполировать и на произведения упоминавшихся русских критиков Дарвина XIX в., состоит в том, что информация, подобно энергии, не может браться из «ниоткуда». О «законе сохранения информации» речь, к счастью, кажется, все-таки не идет: если закон сохранения энергии является 1-м началом термодинамики, то 2-м ее началом является закон возрастания энтропии, то есть убывания количества информации. Таким образом, тот факт, что информация может бесследно «стираться» слишком уж очевиден, чтобы его можно было отрицать. Однако возникновение информации de novo «интеллигентными дизайнерами» отрицается, и в этом заключен вызов теории Дарвина: если новая информация возникает в процессе эволюции органического мира, то теория должна объяснять, *как* это происходит.

К этому вопросу можно подойти и с другой стороны (и именно поэтому он может рассматриваться как «сухой остаток» теории разумного замысла). Еще Аристотелю было очевидно, что организмы можно упорядочить по степени их сложности, то есть, как мы теперь понимаем, по количеству заключенной в них информации. На этой интуитивной идее различий в сложности организации основывались все так называемые «лестницы существ»: от Аристотеля до Ш. Бонне. Первая же эволюционная интерпретация «лестницы существ» была предложена Ж. Б. Ламарком еще до Дарвина. Эволюция, согласно Ламарку, идет по пути от простого к сложному (т. е. имеет прогрессивный характер), и, таким образом, наблюдаемая градация организмов по степени сложности есть отражение их исторического развития. Отражение, однако, весьма опосредованное, ибо тот факт, что в современном органическом мире более простые формы сосуществуют с более

сложными, Ламарк объяснял множественным происхождением жизни: чем сложнее данный организм, тем раньше его предки возникли из неорганической материи, и следовательно, тем более длинным является тот путь прогрессивного эволюционного развития, который привел к его возникновению.

Дарвин, как известно, утвердил (по крайней мере в сознании своих последователей) представление об эволюции как о преимущественно дивергентном процессе. Если эволюцию по Ламарку можно представить себе в виде такого «газона» — множества параллельных неветвящихся стебельков различной длины, то образом эволюции, по Дарвину, является, конечно, единое и весьма раскидистое дерево. Однако об эволюционном прогрессе Дарвин (1991) писал мало, и главным образом в связи с адаптацией: более прогрессивными он считал те организмы, которые лучше приспособлены к среде, а сложность организмов возникает как результат приспособления к более сложной среде. Это рассуждение можно было бы считать объяснением эволюционного прогресса, если бы более сложные организмы были лучше приспособлены к своей среде, чем более простые. Но такого в природе не наблюдается. Перефразируя замечательную статью на эту тему В. В. Алешина и Н. Б. Петрова (2001, с. 63), можно сказать, что набор из «низших» плоских и круглых червей и «высших» циклопов, пойманных в одной луже, является хорошим опровержением утверждения, что в эволюции вымирают низшие формы и развиваются высшие.

Таким образом, к концу XIX в. у большинства адептов эволюционной теории сформировалось представление об эволюции, согласно которому она имеет дарвиновскую (дивергентную, древовидную) форму, но ламаркистский (прогрессивный) характер. Эта идея, в XIX в. носившая преимущественно интуитивный характер, в XX в. получила хорошее фактическое подтверждение благодаря развитию палеонтологии. Мы знаем теперь вполне достоверно, что эукариоты произошли от прокариот, многоклеточные организмы — от одноклеточных; что покрытосеменные произошли от голосеменных, голосеменные — от прогимноспермов, а прогимноспермы — от риниофитов; что млекопитающие произошли от рептилий, рептилии — от амфибий, амфибии — от рыб, а человек (*Homo sapiens*) — чуть ли не самый молодой вид среди позвоночных. Справедливости ради следует отметить, что эволюция далеко не всегда имеет прогрессивный характер, а новейшие молекулярно-генетические исследования заставляют предположить, что в истории живых организмов регресс (упрощающее развитие) имел место даже чаще, чем это предполагалось еще 30–40 лет тому назад. Так, например, вторичной, скорее всего, является простота трихоплакса и стрекающих кишечнополостных по сравнению с гербневиками, а ортонекид, дициемид и миксоспоридиев — по сравнению со стрекающими кишечнополостными (Алешин, Петров, 2001). Однако все эти примеры остаются лишь примерами, исключениями из общего правила, а общее правило гласит, что максимальная сложность организмов, существующих в данный момент времени, со временем возрастает, хотя этот рост может быть и не вполне монотонным.

Как уже говорилось, это правило представляет вызов дарвинизму: если мы принимаем вслед за Дарвином преимущественно дивергентный характер эволюции, то мы должны все-таки объяснить, как и почему в ходе этой дивергенции происходит усложнение организмов, откуда берутся новые порции информации, сохраняемой биосферой.

К ответу на этот вопрос приблизился в 70-х гг. XX в. немецкий биохимик М. Эйген (лауреат Нобелевской премии по химии 1967 г.), который в своей книге «Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул» (1973) к описанию эволюционного процесса применил неравновесную термодинамику И. Р. Пригожина. Эйген занимался происхождением жизни и тем, что теперь называется химической эволюцией. В первую очередь его занимал вопрос о том, как из молекулярного хаоса могла возникнуть сложная и самовоспроизводящаяся система «нуклеиновые кислоты — белки», состоящая из многих «детерминационных петель», где причина и следствие взаимно влияют друг на друга и, соответственно, могут меняться местами в зависимости от способа рассмотрения. Эйгену удалось показать, что структуры такого типа могут возникать в ходе «дарвиновской» эволюции на основе естественного отбора. Важную роль в этих процессах играет хорошо известное химикам явление автокатализа, которое можно сопоставить с дарвиновским принципом выживания наиболее приспособленного.

Любую автокаталитическую реакцию можно описать в таких терминах, которые обычны и привычны для описания живых биологических систем: молекулы конечного продукта, который одновременно является катализатором, в ходе реакции увеличиваются в числе, то есть «размножаются»; при этом они «используют» молекулы исходных реагентов (можно сказать, «питаются» ими) и «выделяют» какие-то побочные продукты, то есть осуществляют «обмен веществ». Далее, в исходной реакционной системе может протекать одновременно несколько таких автокаталитических реакций, различным образом взаимодействующих друг с другом. Они могут использовать побочные продукты друг друга или, наоборот, ингибировать друг друга этими продуктами, могут «конкурировать» за «продукты питания», и «победителем» в этой «конкурентной борьбе» окажется, естественно, то вещество, которое является наиболее эффективным автокатализатором. В результате возникает естественный отбор реакций и из начального молекулярного хаоса как бы «кристаллизуется» единый реакционный цикл, который каким-то образом *организован*, то есть несет в себе определенное количество информации, отсутствовавшей в исходной хаотической системе. Таким образом, как утверждает Эйген (1973, с. 20), «информация возникает или приобретает ценность посредством отбора».

Мы в своей обыденной жизни, можно сказать даже в быту, очень привыкли к слову «информация». Оно стало для нас словом естественного языка. Его можно увидеть, например, написанным над окошечком справочного бюро где-нибудь на вокзале или в аэропорту. Н. Винер — один из главных пропагандистов этого понятия — был бы, вероятно, очень рад такому положению вещей. Широко известно его определение: «Информация — это информация, а не материя и не энергия», то есть он хотел бы, чтобы это понятие вошло в нашу интуицию, стало таким же базовым и неопределяемым, как понятия материи и энергии. Однако Эйген, стремящийся придать биологическим рассуждениям физическую точность, напоминает нам, что, помимо винеровского, есть еще шенноновский подход к понятию информации, где информация рассматривается как измеряемая физическая величина со строго определенным способом измерения. Если у нас есть n каких-то возможностей или вариантов и мы выбираем из них один, причем априорная вероятность быть выбранным для k -го варианта равна p_k ($k = 1, 2, \dots, n$; $\sum_{k=1}^n p_k = 1$), то, по

определению К. Шеннона, для такого выбора требуется (или в акте такого выбора возникает) количество информации

$$I = - \sum_{k=1}^n p_k \log_2 p_k \text{ [битов]}.$$

Легко видеть, что это шенноновское определение неразрывно связывает понятие информации с некой ситуацией *выбора*.

Таким образом, величие Дарвина состоит в том, что почти за 100 лет до Шеннона он осознал и выразил (естественно, на языке своего времени) следующую истину: *если в природе имеется некий механизм, осуществляющий выбор (пресловутый «естественный отбор»), то действие этого механизма неизбежно порождает процесс, сопровождающийся ростом количества информации*. Эйген в своей нобелевской лекции назвал Дарвина великим физиком.

Эйгену, впрочем, хорошо было рассуждать об эволюции молекулярных комплексов на химическом уровне. Мы же, однако, говорим об эволюции биологической, в связи с чем эту «теорему Дарвина–Эйгена» хотелось бы перевести на «более биологический» язык, найти, так сказать, «более биологические» примеры «эволюции по Эйгену».

Хороший пример такого рода дает так называемое явление стигмергии (Шаталкин, 2007). Термин «стигмергия» в буквальном переводе означает «подстигивание», или стимулирование результатами собственного труда, и введен он был в 50-х гг. прошлого века французским зоологом П.-П. Грассе, занимавшимся изучением того, как термиты строят термитник. Термитник, как известно, представляет собой довольно сложное сооружение, по своей конструктивной сложности соизмеримое с человеческим домом. Но когда люди строят дом, то это строительство всегда предваряется *проектом*, который людьми *придумывается*, то есть создается как некая информационная реальность в каком-то информационном пространстве. А строительство оказывается лишь реализацией, воплощением этой изначально не материальной, а информационной программы. Возникает естественный вопрос: что является таким проектом при строительстве термитника, где он записан и как передается термитам, которые непосредственно заняты строительством? Оказывается, что термитник строится из специальных катышков, состоящих, в свою очередь, из минеральных частиц — песчинок, которые термиты собирают с почвы. Как песчинки внутри катышка, так и катышки друг с другом скрепляются специальными феромонами, выделяемыми термитами. Эти феромоны оказываются привлекательными для самих же термитов. Таким образом, если вначале термиты (следовательно, и катышки) распределены случайно и достаточно равномерно по территории будущего термитника, то в результате случайных флуктуаций отдельные участки этой территории становятся более привлекательными для строителей и на этих участках начинают расти колонны из катышков, которые по мере своего роста привлекают все новых и новых термитов. Так формируется система колонн, образующая весьма сложную конструкцию термитника.

Можно заметить, однако, что в этом примере отбор и усложнение происходят на разных структурных уровнях: «отбираются» колонны (точнее даже места их возведения), тогда как сложной структурой обладает весь термитник в целом, по отношению к которому отдельные колонны выступают как элементы. Если проводить аналогию между стигмергией и биологической эволюцией, то надо признать, что отбор на уровне организмов должен порождать усложнение не самих организмов,

а тех систем, по отношению к которым они являются элементами, то есть биоценозов. Хотя такое усложнение, возможно, и происходит в ходе филогенеза, однако согласимся, что Дарвин, говоря о биологической эволюции, имел в виду не этот процесс. Усложнение же организмов должно быть обусловлено отбором *их* элементов, то есть клеток, тканей и органов. Таким образом, мы получаем «эволюцию по Эмпедеклу», точнее некий синтез эволюции по Эмпедеклу с эволюцией по Дарвину. Возможно, что нечто подобное являет собой процесс, известный под названием симбиогенеза и получивший широкую известность в последнее время благодаря трудам Л. Маргулис (Margulis, Bermudes, 1985). Однако наблюдаемые нами факты не свидетельствуют о таком широком распространении симбиогенеза, которое могло бы служить основным движущим фактором биологической прогрессивной эволюции. Характерно, что как Эйген, так и Маргулис говорят о «сверхкрупных» (следовательно, уникальных) эволюционных событиях: происхождении жизни и происхождении эукариот соответственно. Что же касается «рутинной» эволюции на уровне, скажем, подцарства высших растений или типа хордовых, то здесь, если оставаться на чисто дарвинистических позициях, следует признать, что с этих позиций прогрессивный характер дивергентной эволюции остается не до конца понятным и требует от нас еще каких-то дополнительных интеллектуальных усилий для своего объяснения.

Автор благодарен Е. М. Фок (ИЭФБ РАН) за ценные критические замечания. Работа выполнялась при финансовом содействии РФФИ (грант 05-07-00938), Российской академии наук по программе «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» (подпрограмма 2 «Эволюция геобиологических систем»), а также программы государственной поддержки научных школ Российской Федерации (грант НШ-372.2006.5).

Литература

- Алешин В. В., Петров Н. Б. Регресс в эволюции многоклеточных животных // Природа. 2001. № 7. С. 62–70.
- Данилевский Н. Я. Дарвинизм. Критическое исследование. Т. 1. Ч. 1. СПб. : М. Е. Комаров, 1885. 519 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб. : Наука, 1991. 539 с.
- Страхов Н. Н. Дарвин // Страхов Н. Н. Борьба с Западом в нашей литературе. Кн. 2. СПб. : Тип. С. Добродеева, 1883. С. 110–146.
- Шаталкин А. И. От Линнея и Ламарка к современности. Типология и эволюция — две линии развития в систематике // Линнеевский сборник / под ред. И. Я. Павлинова. М. : Изд-во МГУ, 2007. С. 25–100.
- Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М. : Мир, 1973. 216 с.
- Behe M. J. Darwin's Black Box: The Biochemical Challenge to Evolution. N. Y. : The Free Press, 1998. 307 p.
- Dembski W. A. No Free Lunch: Why Specified Complexity Cannot be Purchased without Intelligence. Lanham : Rowman & Littlefield Publishers, 2002. 404 p.
- Margulis L., Bermudes D. Symbiosis as a mechanism of evolution: status of cell symbiosis theory // Symbiosis. 1985. Vol. 1. P. 101–124.
- Sherman M. Y. Universal Genome in the Origin of Metazoa: Thoughts About Evolution // Cell Cycle. 2007. Vol. 6. № 15. P. 1873–1877.

The Evolutionary Progress: The Criticism and Apology of Darwinism

A. V. Gomankov

V. L. Komarov Botanical Institute RAS
St. Petersburg, Russia: gomankov@mail.ru

The evolutionary progress recorded by J. B. Lamarck has been challenging Darwinism since its appearance and hitherto. M. Eigen was one of the first who approached the “Darwinian” explanation of this phenomenon studying chemical evolution. The more “biological” example may be found in so called stigmergy described by P.-P. Grasse. However one may notice in this case that the Darwinian selection and the sophisticated construction exist at different structural levels. The production of more sophisticated organisms by the selection of organisms themselves remains still not intelligible in full.

Keywords: evolution, progress, complexity, information, natural selection, stigmergy.

ЗАПАЗДЫВАНИЕ МАТЕРИАЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ — ЕЩЕ ОДИН ФАКТОР БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Н. П. Коломийцев, Н. Я. Поддубная

Череповецкий государственный университет
Череповец, Россия: npkolomitsev@mail.ru

Между формированием информации и ее материализацией всегда имеется временной интервал, определяющий некоторое запаздывание одного процесса по отношению к другому. Запаздывание материализации генетической информации происходит в силу того, что естественный отбор действует на множества организмов сиюминутно, в то время как отобранная информация реализуется в последующих поколениях. А так как материальный мир непрерывно изменяется, то к появлению следующего поколения какая-то часть этой информации успевает устареть. В качестве адаптации к феномену запаздывания организмам иногда остается только сокращать продолжительность жизни. Но среди множества структурных особенностей, формирующихся на основе «устаревшей» информации, с высокой вероятностью могут присутствовать и такие, которые способны повысить пригодность индивидуумов в изменившейся среде и даже нести элементы «сверхадаптаций» или упреждающих адаптаций. Последние могли помочь некоторым видам выжить во время резких и непредсказуемых изменений среды, когда у них не было времени для постепенной адаптации.

Ключевые слова: генетическая информация, жизненный цикл, запаздывание материализации, сверхадаптация, продолжительность жизни, скорость адаптогенеза, упреждающая адаптация.

Изучение факторов эволюции имеет первостепенное значение для понимания причин, направлений и темпов формирования удивительного разнообразия живой материи на нашей планете. Первыми из таких факторов были выявлены способности живых организмов к изменчивости, воспроизведению (размножению) и наследованию (Ламарк, 1955). Ч. Дарвин (2001) детализировал представление об изменчивости, указав на первостепенное значение в эволюционном процессе ее индивидуальной (неопределенной) формы, и установил в качестве важнейших факторов эволюции естественный отбор, изоляцию (ограничение свободного скрещивания особей и иммиграции конкурентов), время (продолжительность эволюции), площадь ареала (степень разнообразия биотической и абиотической составляющих среды), численность популяции и борьбу за существование. В последующем к этим факторам были добавлены флуктуация популяций, или «волны жизни» (Четвериков, 1905), дрейф генов (Wright, 1931), мутагенез (как один из источников изменчивости) и некоторые другие. Надо заметить, что не все из предлагавшихся факторов эволюции таковыми действительно являются, а иногда, как, например, в случае с «геометрической прогрессией» размножения организмов (Дарвин, 2001) или взаимопомощью (Кропоткин, 2007), авторы принимали следствие за причину.

В данной работе мы хотим привлечь внимание исследователей к еще одному фактору, оказывающему влияние на скорость протекания и результат биологической эволюции, а именно — всегда имеющему место некоторому запаздыванию

материализации адаптивной генетической информации по отношению к тому состоянию окружающей среды, в котором она формировалась или корректировалась.

Неизбежность запаздывания материализации информации

Являясь закодированными каким-либо образом сведениями, информация сама по себе нематериальна, но она не может существовать в отрыве от материальных образований — чертежей, страниц с текстом, последовательностей нуклеотидов, упругих волн среды, потоков фотонов и т. п., которые являются ее носителями. При формировании информации кодирование сведений и фиксация результата на носителе могут осуществляться одновременно, так же как и дешифровка информации и осуществление в соответствии с восстановленными сведениями определенных процессов. Но воплощение информации в материальных процессах и объектах — материализация — может начаться только после ее формирования. Между этими процессами еще имеет место передача информации, потребностью в которой, собственно, и определяется необходимость кодирования сведений. Поэтому процессы формирования и материализации информации всегда оказываются разделены временным промежутком, иногда весьма значительным.

Как известно, носителями генетической информации являются гомохиральные нуклеиновые кислоты, в последовательностях нуклеотидов которых кодируется информация о последовательностях аминокислот в белках. То обстоятельство, что нуклеиновые кислоты могут с высокой точностью воспроизводить себя в матричных процессах, определяет важную особенность их формирования, заключающуюся в высокой степени предопределения его результата. Данная особенность лежит в основе явления наследуемости и свойственна всем самовоспроизводящимся биологическим системам, в том числе организмам. Чтобы как-то отличать это вполне материалистичное явление от телеологического «предопределения свыше», Ж. Моно (Monod, 1971) назвал его «телеономией».

Но обладающие наследственностью живые организмы вынуждены существовать в непрерывно изменяющемся материальном мире и, чтобы не перейти в инадаптивное состояние и не исчезнуть, должны столь же непрерывно корректировать свою адаптированность. Этот процесс осуществляется посредством открытого Ч. Дарвином механизма «биологического отбора» (Kolomiytsev, Poddubnaya, 2007). Наряду с собственно *отбором* этот механизм включает в себя еще *самовоспроизведение* (размножение) отобранных индивидуумов и *наследуемость* ими признаков своих предков.

Естественный отбор, как ключевой элемент этого механизма, имеет ту особенность, что всегда действует на множества живых организмов в границах их сиюминутной пригодности, в то время как отобранная в результате него генетическая информация материализуется в следующих поколениях, вынужденных существовать уже в несколько изменившейся среде. Этим определяется неизбежное устаревание какой-то части информации о структуре успешно существующих индивидуумов ко времени появления их потомков. Некоторое «устаревание» генетической информации и, соответственно, снижение адаптированности неизбежно происходит с возрастом и у самих прошедших отбор индивидуумов,

но при обычных темпах изменения среды оно, как правило, не достигает критических значений.

Эффект запаздывания материализации информации — по существу то же самое, что Дж. Мейнард Смит (Maynard Smith, 1976) оценивал количественно как «груз задержки», а Р. Докинз (Dawkins, 1999) называет «запаздыванием по времени». Необходимо лишь понимать это явление шире, как фундаментальную особенность процесса формирования и реализации любой — не только генетической — информации, а не сводить его к сохранению у тех или иных организмов отдельных признаков, утративших свое адаптивное значение в изменившейся среде. Перефразируя известное объяснение Красной Королевы из сказки К. Льюиса «Алиса в Зазеркалье», можно сказать, что, подчиняясь этой особенности, живые организмы изо всех сил стараются следовать в своей адаптированности за изменениями окружающей среды, но, какими бы медленными те ни были, они всегда немного не успевают.

Составляющая временного интервала между формированием и материализацией генетической информации

Применительно к генетической информации основными составляющими временного интервала между формированием и материализацией информации выступают время, необходимое для развития организма и накопления им ресурсов для полового размножения или клонирования, и продолжительность репродуктивного периода жизни индивидуума или время существования клона. У размножающихся половым путем растений первая составляющая складывается из периода анабиоза семени и времени от прорастания до развития генеративных органов, а у животных — эмбрионального периода и периода подготовки к размножению. При этом у одних животных возраст вступления в размножение может совпадать с половым созреванием, у других — отодвигается на более поздние сроки социальными механизмами.

Обычно интервал времени между формированием генома и началом его воспроизведения в потомстве короче репродуктивной стадии жизненного цикла организмов (табл. 1). Но существует достаточно много однократно размножающихся животных и монокарпических растений, у которых на подготовку к репродуктивному периоду уходит большая часть жизни и на единственное, часто весьма скоротечное, размножение они расходуют так много ресурсов, что вскоре после его завершения погибают.

Большинство организмов с повторяющимися репродуктивными циклами, начав размножаться, затем долго воспроизводят в потомстве генетическую информацию, однажды полученную ими при зарождении, хотя среда их обитания не остается неизменной. Так, очень различные по происхождению и уровню организации животные могут, регулярно размножаясь, доживать до возраста в 200 лет и более. Растения еще большие долгожители (табл. 1). Деревья возрастом несколько сотен лет — не столь уж большая редкость, а возраст в 4862 года, установленный для экземпляра сосны остистой межгорной — *Pinus longaeva* D. K. Bailey подсчетом колец, когда она была срублена в 1964 г. (Farjon, 2008), является на сегодня самым большим проверенным возрастом для индивидуального живого организма.

Соотношение возраста начала размножения и максимальной продолжительности жизни у некоторых индивидуальных организмов

Вид, пол	Возраст начала размножения*, лет	Максимальная продолжительность жизни, лет	Источник информации
Сосна остистая межгорная — <i>Pinus longaeva</i> D. K. Bailey		4862	Farjon, 2008
Секвойядендрон гигантский — <i>Sequoiadendron giganteum</i> (Lindley) J. Buchholz	10	3200	Hartesveldt et. al., 1975
Бамбук зонтичный — <i>Fargesia murielae</i> (Gamble) T. P. Yi	110	110	Denich, 2004
Циприна исландская — <i>Arctica islandica</i> L.	7–33	405	Rowell et al., 1990; Thorarinsdottir, Steingrimsson, 2000; Wanamaker et al., 2008
Вестиментифер <i>Lamellibrachia luymesii</i> van der Land and Norrevang		250	Bergquist et al. 2000
Гренландский кит — <i>Balaena mysticetus</i> L.	20–25*	211	George et al., 1999
Алеутский морской окунь — <i>Sebastes aleutianus</i> (Jordan et Evermann)	19	205	Munk, 2001; de Bruin et al., 2004
Красный морской еж — <i>Strongylocentrotus franciscanus</i> (A. Agassiz)	1–2	200	Iversen, Hale, 1992; Ebert, Southon, 2003

* Может не совпадать с возрастом полового созревания, так как определяется еще социальными механизмами.

Что касается организмов, размножающихся бесполом путем, то они потенциально бессмертны. Обнаруженный в Швеции клоновый индивидуум ели европейской — *Picea abies* (L.) Karst., включает в себя остатки корней, возраст которых, определенный радиоуглеродным методом, составляет 9550 лет (<http://www.info.umu.se/NYHETER/PressmeddelandeEng.aspx?id=3061>). В штате Пенсильвания (США) известна система связанных подземными побегами парциальных кустов черники *Gaylussacia brachycera* (Michx.) A. Gray возрастом предположительно до 13 000 лет (Wherry, 1972). Возраст одной гигантской антарктической губки *Scolymastra joubini* Topsent составляет не менее 15 000 лет (Gatti, 2002), а возраст вегетативно размножающейся генеты остролиста королевского (*Lomatia tasmanica* W. M. Curtis) с о. Тасмания — 43 600 лет (Jordan et al. 1991; Lynch et al., 1998).

Уровни проявления эффекта запаздывания материализации генетической информации

Феномен запаздывания материализации генетической информации имеет при-
ложение, прежде всего, к отдельным филетическим линиям, хотя и здесь его зна-
чение в той или иной степени нивелируется гетерозиготностью потомства, плейо-
тропным действием генов и нормой реакции геномов.

В масштабах популяций, особенно состоящих из многочисленных перекры-
вающихся поколений, представители которых размножаются одновременно без
какой-либо периодичности (человек и человекообразные обезьяны, слоны, домовая
мышь, некоторые попугаи и др.), проявление этого феномена дополнительно маски-
руется индивидуальной и групповой изменчивостью, а также действием различных
случайных факторов, в том числе неселективной элиминаций.

Несколько более отчетливо «феномен запаздывания» должен проявляться на
уровне отдельных популяций, рас, стад и т. п. в тех случаях, когда размножение в
последних происходит синхронно, а временные интервалы между возрастными
когортами продолжительные. В этом отношении особенно показательны бамбу-
ковые с одревесневающими стеблями (триба Bambuseae) и периодические цикады
(*Magicalada* spp.). У первых временной интервал между генерациями может превы-
шать 100 лет (табл. 1), а у вторых новые поколения имаго после завершения 13 или
17-летнего личиночного развития в почве выходят на поверхность очень синхронно
во всем так называемом «выводке», образованном одновозрастными когортами по-
пуляций сразу трех симпатрических видов с одинаковыми по продолжительности
жизненными циклами (Dybas, Lloyd, 1974).

Факторы, усиливающие эффект запаздывания материализации генетической информации

Эффект запаздывания материализации генетической информации должен
усиливаться моногамией, особенно сочетающейся с высокой продолжительностью
жизни особей, и длительным сохранением сперматозоидов в половых путях самок
при однократном осеменении и затем использовании их для оплодотворения яиц
на протяжении всего репродуктивного периода жизни. Последнее явление макси-
мально выражено у некоторых представителей социальных перепончатокрылых на-
секомых (табл. 2).

Но, пожалуй, больше всего эффект запаздывания материализации генетической
информации должен проявляться при анабиозах, особенно сверхдлительных. Так,
высохшие семена финиковой пальмы — *Phoenix dactylifera* L. удалось прорастить
почти через 2000 лет (Sallon et al., 2008), семена люпина арктического — *Lupinus*
arcticus S.Wats. проросли после нахождения в вечной мерзлоте у канадского побе-
режья Юкона не менее 10 000 лет (Porsild et al., 1967), а в ядрах мерзлых грунтов
и осадочных пород Восточной Сибири и Антарктиды были обнаружены жизнеспо-
собные споры разнообразных микроорганизмов и водорослей, возраст которых до-
стигал 3–5 млн лет (Vishnivetskaya et al., 2000). Рекордным на сегодняшний день
является культивирование споры бактерии, родственной современной *Bacillus spha-*
ericus, находившейся в состоянии анабиоза в брюшке пчелы, погребенной в кусочке
доминиканского янтаря, 25–40 млн лет (Cano, Borucki, 1995).

**Время сохранения жизнеспособных сперматозоидов в половых органах
фертильных самок некоторых видов социальных перепончатокрылых
(Insecta, Hymenoptera) после одиночного или множественного,
но однократного осеменения**

	Вид			
	Медоносная пчела — <i>Apis mellifera</i> L.	Галикт окаймленный — <i>Halictus marginatus</i> Brullé	Австралийский муравей плотника — <i>Camponotus perthiana</i> Forel	Черный садовый муравей — <i>Lasius niger</i> (L.)
Максимальное время сохранения сперматозоидов в половых путях самок, лет	5,6	6	23,2	28,5
Источник информации	Keller, Genoud, 1997	Plateaux-Quénu, 1962	Haskins, Haskins, 1992	Kutter, 1977

Понятно, что по прошествии столь продолжительных периодов времени вернувшиеся к активной жизнедеятельности индивидуумы уже попадают в существенно изменившуюся среду, в которой они никогда не обитали и к которой не могут быть в полной мере адаптированы.

**Эволюционное значение феномена запаздывания
материализации генетической информации**

Неизбежное запаздывание реализации генетической информации по отношению к тому состоянию среды, в котором она формировалась, по-видимому, находит свое эволюционное проявление в некотором замедлении темпов адаптациогенеза. Степень этого замедления, как и степень запаздывания, определяется в равной мере как продолжительностью временного интервала между формированием (корректировкой) генетической информации и ее материализацией в потомстве, так и скоростью необратимых изменений окружающей среды. При медленных изменениях среды негативные последствия «эффекта запаздывания» незначительны и могут компенсироваться и даже перекрываться адаптациями к другим факторам, однако при быстрых изменениях — степень запаздывания материализации генетической информации становится для выживания организмов определяющей. А так как скорость изменения среды организмам не подвластна, то в качестве адаптации к ее увеличению большинству из них остается только сокращать продолжительность жизни. Поэтому формирование укороченных жизненных циклов следует связывать, прежде всего, с эволюцией видов в периоды быстрых климатических изменений.

С учетом фактора запаздывания материализации генетической информации становятся понятнее особенности периодизации жизненных циклов организмов и структурная организация социумов. В силу того, что с возрастом происходит снижение адаптированности организмов на генетическом уровне, что отражается и на приспособленности популяций в целом, а переставшие размножаться особи лишь создают ненужную конкуренцию за ресурсы размножающимся индивидуумам

и молодняку, пострепродуктивный период у большинства видов оказывается максимально сокращенным. Его удлинение, как и существование не размножающихся особей и целых их каст, может стать эволюционно оправданным лишь в тех случаях, когда доставляемые в результате этого адаптивные преимущества (например, связанные с защитой, созданием микроклиматических условий, обеспечением процесса воспроизводства, передачей знаний и опыта) значительно перекрывают отрицательные последствия замедления эволюции на генетическом уровне.

Необходимо также заметить, что не все структурные элементы, сформированные на основе устаревшей информации, должны непременно сокращать время жизни или успех размножения организмов. Среди огромного количества таких элементов, как и среди мутаций, с высокой вероятностью могут присутствовать такие вариации, которые будут повышать пригодность организмов в новом состоянии окружающей среды, то есть являться преадаптациями в понимании Л. Кено (Cuenot, 1911). Процесс постадаптации (Симпсон, 1948) в этом случае может начаться, минуя преадаптивную и адаптивную фазы.

В периоды быстрых изменений окружающей среды, — что имеет место также во время инвазий, при быстрых расширениях ареалов и интродукциях, — значение таких структурных особенностей может оказаться соизмеримым со значением крупных мутаций, но в отличие от последних, которые в основной своей массе летальны, они являются продуктами длительного биологического отбора и поэтому не нарушают гармоничных эпистатических взаимодействий генов. На важность последнего обстоятельства указывал в свое время Эрнст Майр (1968).

В некоторых случаях такие структурно-функциональные особенности, по-видимому, могут не только повышать жизнеспособность организмов, но и нести элементы «сверхадаптаций» или оказываться упреждающими адаптациями. В пользу возможности подобных сценариев говорят примеры легкой колонизации новых местообитаний, быстрых расселений и взрывообразных увеличений численности некоторыми организмами при интродукции¹. Хрестоматийными примерами такого рода интродукций, переросших в инвазии, являются заселение европейским кроликом — *Oryctolagus cuniculus* L. и американской жабой агой — *Bufo marinus* (L.) Австралии, дальневосточным моллюском рапаной жилковатой — *Rapana venosa* (Valenciennes) Черного и Средиземного морей, элодеей канадской — *Elodea canadensis* Michx. Европы, Азии, Африки и Австралии.

Конечно, далеко не все интродуценты успешно проходят акклиматизацию, но некоторые из тех, кому это удается, как раз демонстрируют нам примеры «сверхадаптаций», так как в своей адаптированности они существенно превосходят возможных местных викариатов и серьезно нарушают сложившиеся в процессе эволюции балансы между видами в биоценозах. Так, например, численность кроликов в Австралии за 40 лет (с 1859 по 1900 г.) увеличилась с 12 пар до нескольких сотен миллионов особей (Риклефс, 1979). А так как эти сверхадаптации были выработаны интродуцированными организмами заблаговременно и в другой окружающей среде, то они с полным основанием могут рассматриваться как «упреждающие» адаптации.

¹ В данном случае изменение среды обитания организмов в пространстве является аналогом изменения ее во времени.

Формирование на основе запаздывания материализации генетической информации упреждающих адаптаций могло оказаться тем уникальным фактором, который позволил некоторым видам сохраниться во время резких и непредсказуемых изменений окружающей среды, когда они не располагали достаточным временем для постепенной адаптации.

Литература

- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб. : Наука, 2001. 568 с.
- Кропоткин П. А.* Взаимная помощь как фактор эволюции. М. : Самообразование, 2007. 240 с.
- Ламарк Ж.-Б.* Избранные произведения в двух томах. Т. 1. М. : Изд-во АН СССР, 1955. С. 9–36, 171–775.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 597 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М. : Мир, 1969. 424 с.
- Симпсон Дж. Г.* Темпы и формы эволюции. М. : Гос. изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Четверииков С. С.* Волны жизни : (Из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г.) // *Дневник Зоол. отд. Имп. об-ва любителей естествозн., антропол. и этногр.* 1905. Т. 3. № 6. С. 106–111.
- Bergquist D. C., Williams F. M., Fisher C. R.* Longevity record for deep-sea invertebrate: the growth rate of a marine tubeworm is tailored to different environments // *Nature*. 2000. Vol. 403. P. 499–500.
- Bruin J.-P. de, Gosden R. G., Finch C. E., Leaman B. M.* Ovarian Aging in Two Species of Long-Lived Rockfish, *Sebastes aleutianus* and *S. alutus* // *Biology of Reproduction*. 2004. Vol. 71. P. 1036–1042.
- Cano R. J., Borucki M. K.* Revival and identification of bacterial spores in 25- to 40-million-year-old Dominican amber // *Science*. 1995. Vol. 268. № 5213. P. 1060–1064.
- Cuenot L. C. M. J.* La Genèse des espèces animales. P. : Félix Alcan, 1911. 496 p.
- Dawkins R.* The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene. N. Y. : Oxford Univ. Press, 1999. 336 p.
- Dybas H. S., Lloyd M.* The habitats of 17-year periodical cicadas (Homoptera: Cicadidae: Magicicada) // *Ecological Monographs*. 1974. Vol. 44. № 3. P. 279–324.
- Ebert T. A., Southon J. R.* Red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) can live over 100 years: confirmation with A-bomb 14 carbon // *Fisheries Bulletin*. 2003. Vol. 101. № 4. P. 915–922.
- Farjon A.* A natural history of conifers. Portland, OR : Timber Press, 2008. 304 p.
- Gatti S.* The Role of Sponges in High-Antarctic Carbon and Silicon Cycling — a Modelling Approach // *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*. 2002. Bd. 434. P. 1–126.
- George J. C., Bada J., Zeh J., Scott L., Brown S. E., O'Hara T., Suydam R.* Age and growth estimates of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) via aspartic acid racemization // *Canadian Journal Zoology*. 1999. Vol. 77 (4). P. 571–580.
- Harteveldt R. J., Harvey H. T., Shellhammer H. S., Stecker R. E.* The giant Sequoia of the Sierra Nevada. Washington, DC : U.S. Department of the Interior National Park Service, 1975. 180 p.
- Haskins C. P., Haskins E.* Note on extraordinary longevity in a queen of the formicine ant genus *Camponotus* // *Psyche*. 1992. Vol. 99. Issue 1. P. 31–34.
- Jordan G. J., Carpenter R. J., Hill R. S.* Late Pleistocene vegetation and climate near Melaleuca Inlet, south-western Tasmania // *Australian Journal of Botany*. 1991. Vol. 39. № 4. P. 315–333.
- Iversen E. S., Hale K. K.* Aquaculture Sourcebook: A Guide to North American Species. N. Y. : Van Nostrand Reinhold Company, 1992. 308 p.
- Keller L., Genoud M.* Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing // *Nature*. 1997. Vol. 389. P. 958–960.

- Kolomiytsev N. P., Poddubnaya N. Ya. The Origin of Life as a Result of Changing the Evolutionary Mechanism // *Rivista di Biologia / Biology Forum*. 2007. Vol. 100. № 1. P. 11–16.
- Kutter H. Hymenoptera Formicidae // *Insecta Helvetica Fauna*. 1977. Bd. 6. Zürich : Schweizerische Entomologische Gesellschaft. 297 S.
- Li Z., Denich M. Is Shennongjia a Suitable Site for Reintroducing Giant Panda: An Appraisal on Food Supply // *The Environmentalist*. 2004. Vol. 24. № 3. P. 165–170.
- Lynch A. J. J., Barnes R. W., Cambecèdes J., Vaillancourt R. E. Genetic Evidence that *Lomatia tasmanica* (Proteaceae) Is an Ancient Clone // *Australian Journal of Botany*. 1998. Vol. 46. P. 25–33.
- Maynard Smith J. What determines the rate of evolution? // *American Naturalist*. 1976. Vol. 110. № 973. P. 331–338.
- Monod J. Chance and Necessity: An Essay on the Natural Philosophy of Modern Biology. N. Y. : A. Knopf, 1971. 198 p.
- Munk K. M. Maximum ages of groundfishes in waters off Alaska and British Columbia and considerations of age determination // *Alaska Fishery Research Bulletin*. 2001. Vol. 8. № 1. P. 12–21.
- Plateaux-Quénu C. Biology of *Halictus marginatus* Brullé // *Journal of Apicultural Research*. 1962. Vol. 1 (1). P. 41–51.
- Porsild A. E., Harington C. R., Mulligan G. A. *Lupinus arcticus* Wats. Grown from Seeds of Pleistocene Age // *Science*. 1967. Vol. 158. № 3797. P. 113–114.
- Rowell T. W., Chaisson D. R., McLane J. T. Size and age of sexual maturity and annual gametogenic cycle in the ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767), from coastal waters in Nova Scotia, Canada // *Journal of Shellfish Research*. 1990. Vol. 9. № 1. P. 195–203.
- Sallon S., Solowey E., Cohen Y., Korchinsky R., Egli M., Woodhatch I., Simchoni O., Kislev M. Germination, Genetics and Growth of an Ancient Date Seed // *Science*. 2008. Vol. 320. № 5882. P. 1464.
- Thorarinsdottir G. G., Steingrimsdottir S. A. Size and age at sexual maturity and sex ratio in ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767), off Northwest Iceland // *The Journal of Shellfish Research*. 2000. Vol. 19. № 2. P. 943–947.
- Vishnivetskaya T., Kathariou S., McGrath J., Gilichinsky D., Tiedje J. Low-temperature recovery strategies for the isolation of bacteria from ancient permafrost sediments // *Extremophiles*. 2000. Vol. 4. № 3. P. 165–173.
- Wanamaker A. D., Heinemeier J., Scourse J. D., Richardson C. A., Butler P. G., Eiríksson J., Knudsen K. L. Very Long-Lived Molluscs Confirm 17th Century AD Tephra-Based Radiocarbon Reservoir Ages for North Icelandic Shelf Waters // *Radiocarbon*. 2008. Vol. 50. № 3. P. 399–412.
- Wherry E. T. Box-Huckleberry as the Oldest Living Protoplasm // *Castanea*. 1972. Vol. 37. № 2. P. 94–95.
- Wright S. Statistical theory of evolution // *Journal of the American Statistical Association*. 1931. Vol. 26. № 173. Suppl. P. 201–208.

The Time Delay in Materialization of Genetic Information as a Factor of Adaptive Evolution

N. P. Kolomiytsev, N. Ya. Poddubnaya

Cherepovets State University
Cherepovets, Russia: npkolomitsev@mail.ru

Some time delay between materialization and production of any information is unavoidable, since there is always a time distance between these processes. As for the delay in materialization of genetic information, that is because the natural selection acts upon groups of living organisms on momentary basis whereas the selected information

is realized in the following generations. And since the material world is always changing, some information about the structure of current successful individuals inevitably becomes outdated by the time their next generation appears. Organisms can often only reduce their lifespan to adapt to this phenomenon. But among a huge quantity of structural elements that are formed based on “outdated” information, the ones that are able to improve individual fitness with respect to the new state of the environment will be present with high probability. Such structural features may contain elements of ‘overadaptations’ or serve as anticipatory adaptations, that has allowed some species to persist during abrupt and unpredictable changes of their environment, when they did not have enough time for gradual adaptation.

Keywords: anticipatory adaptations, biological selection, delay in materialization, genetic information, life cycle, lifespan, overadaptations, rate of evolution.

THE PARADOX OF NATURAL SELECTION

G. Jorland

Centre National de la Recherche Scientifique
École des Hautes Études en Sciences Sociales,
Paris, France: Gerard.Jorland@ehess.fr

Darwin did not expose his conception of evolution in a one-piece theory. His was already a synthesis: of natural history, of geological records, of Lucas's hereditary theory and of Malthus model of population check. The first three component parts have evolved with their respective fields as evidenced by the synthetic theory of the 1930s and 1940s. But although social sciences have tremendously changed, the new synthesis retained the Malthusian model. Since, intraspecific and even interspecific cooperation rather than competition has been stressed by ethologists and naturalists, evolutionists should take it into account now.

Other non Malthusian phenomena relevant to social sciences seem to play a role in evolution. For instance, migration. All organisms have the capacity to migrate, even plants, and so can escape the selective pressure of their immediate environment. As for humans, demographic change seems to account better for gene distribution than any positive selection. Likewise, rules of alliance and kinship observed by anthropologists and ethologists could account for hereditary transmission of genes, thus for evolution, better than any struggle for existence.

This paper then presents what could be called "the paradox of natural selection". It claims that far from supporting evolution, natural selection gives credit to intelligent design.

Keywords: natural selection, evolution, Cambrian, artificial selection, variability, mutation, taxonomy, game theory, competition, cooperation, prisoner's dilemma, mutualism, parasitism, neutral mutations, mass extinctions.

One of the most debated issue about Darwin these last decades was whether he has been the last natural theologian or, on the opposite, whether he has laicized the main tenet of his mentor, the natural theologian Paley, viz. the notion of adaptation. He had no longer explained fitness by intelligent design but by natural selection. Whatever Darwin's credo might be, either of an atheist who refrained from exposing his views because of his wife's faith (Schweber, 1977), or of a true believer who wanted to make science respectable to his Victorian religious audience (Kohn, 1989), natural selection looks like an intelligent design more often than not.

In the January 2009 issue of *Scientific American* devoted to Darwin, one can find expressions such as "natural selection screens new genetic variants in a population and reduces the frequency of unfit and increases the frequency of fit variants"; or, "natural selection has unimaginably keen eyes which can detect astonishingly small differences in fitness among genetic types". If that is not intelligent design, it is at least intentional design, the difference being that whereas the former implies an overarching view, the latter implies only an aim, viz the welfare of the organism.

But look also at the controversy about the Burgess Shale between Simon Conway Morris and Stephen Jay Gould (Conway, Gould, 1998). If we could reverse the evolutionary path, for the former self-proclaimed orthodox Darwinian we would be led back to our Cambrian progenitors. Such is the determinism of evolution that, had it not been for us, humans, another creature, maybe the Octopus, would have evolved intelligence

and consciousness and “fill our special place in nature” and become “stewards of all other living things”. For Morris, there is a one to one mapping from the Cambrian phyla to their modern descendants; as if the roles had been written beforehand in the scenario of evolution, leaving to the casting the choice of the players. That is not the case for Gould, playing the evolution backwards would not lead to the right progenitor because some of the Cambrian phyla have become extinct by chance accident. If life could get predictably started as soon as the favourable setting on any planet would be gathered, “any particular pathway, including consciousness at our level, seems highly contingent and chancy”: “Consciousness at our level of language and conceptual abstraction, explains Gould, has evolved but once on earth—in a small lineage of primates (some 200 species), within a small lineage of mammals (some 4,000 species, while the more successful beetles now number more than half a million), within a phylum that prevailed by contingent good fortune from the Burgess draw. If complex consciousness has evolved but once in the admittedly limited domain of known evidence, how can anyone defend the inevitability of its convergent evolution?”. For Gould, if the stage is all set up, the play is never written beforehand, it can only be written afterwards, once it has been performed. Stochastic evolution leaves no room for an intelligent design for he would not know what he wants to do nor where to go.

This link between natural selection and intelligent design is not surprising since natural selection has been, and still is, conceived after artificial selection. *Experimental* evolutionary theory comes to domestication indeed. Otherwise, evolution theory is merely observational and descriptive. Artificial selection through domestication is addressed in the first chapter of the *Origin* which has been extended to a two volumes book, *Variation under domestication*, in the following years. In here, Darwin has not only built his main concepts, but also devised his mechanism of evolution. His main concepts: variability and selection. Variability which appeared to him much more extent under domestication than under nature because humans have subjected the same species, whether animals or plants, to so different environments to which they had to get adapted, whence their diversification. Selection which can exclusively account for the inheritability of these variations. “The key, writes Darwin, is man’s power of accumulative selection: nature gives successive variations, man adds them up in certain directions useful to him” (Darwin, 1988, p. 22) The whole Darwinian theory of evolution is given here in a nutshell. It will be refined, defended, instanced in the rest of the book, however nothing substantial will be added. Nature is thus unable to bring about selection, Darwin is pretty straightforward on this point: “Some little effect may, perhaps, be attributed to the direct action of the external conditions of life, and some little to habit; but he would be a *bold man* [my italics] who would account by such agencies for the differences between a dray- and racehorse, a greyhound and bloodhound, a carrier and tumbler pigeon” (Darwin, 1988, p. 22). For selection to be switched on, an intentional agency is required, which is not, according to Darwin, the species itself but man.

This is true not only of Darwin, it still is nowadays in the celebrated example of natural selection through antibiotics. The use of antibiotics has had as a result not the elimination of bacteria specific to the several human diseases, but the selection of certain strains which were able to resist the antibiotics, at the expense of the other strains which were not. This laboratory experiment is usually presented as an example of how a change in the environment leads to the adaptation of the organism by way of the survival of the fittest if there is no time for mutation. The survival of the fittest as the outcome of natural

selection is the third conceptual piece of the Darwinian theory of evolution. In that case, one cannot say that man had purposely selected one strain of bacteria by suppressing the other, he wanted to suppress all the different strains. However, such is natural variability that his kind of intentional selection could not be exhaustive or complete. In fact, a more detailed study of what happened shows that a strain has not been selected at all, rather bacteria have evolved strategies of resistance to antibiotics which are astounding. For instance, they are able to pump out the molecule which was insinuated in them. So, and we will come back to that point, it is not so much a case for selection, not even intentional by man, than for a game between man and bacteria.

Darwin's theory of evolution is not a one shot theory, it is already a *synthesis*. A synthesis of natural history, of Lyell's geology, of Lucas's hereditary theory and of Malthus principle of population. In natural history, Darwin addressed the fundamental problem of classification to which he thought that his theory of evolution through natural selection could give a general solution: "All the foregoing rules and aids and difficulties in classification, writes Darwin in the before last chapter of the *Origin*, are explained, if I do not deceive myself, on the view that the natural system is founded on descent with modification; that the characters which naturalists consider as showing true affinity between any two or more species, are those which have been inherited from a common parent, and, in so far, *all true classification is genealogical* [my italics]; that community of descent is the hidden bond which naturalists have been unconsciously seeking, and not some unknown plan of creation, or the enunciation of general propositions, and the mere putting together and separating objects more or less alike." (Darwin, 1988, p. 299). The plan of creation is not rejected as such, as an intrusion of natural theology into science, but because it is unknown and thus a mere matter of fact without any explanatory value. That is why it enlists general propositions which are of no ontological import and therefore meaningless. The evolution by means of natural selection gives a rationale for taxonomy: each node (class, family, genera, species, in Darwin terms) represents a common ancestor from which the whole class, or the whole family, the whole genera, the whole species descend.

Lyell's geology afforded him the span of time he needed to make plausible evolution through small gradual modifications. Darwin warns imperiously in his chapter on the imperfection of geological record: "He who can read Sir Charles Lyell's grand work on the *Principles of Geology*, which the future historian will recognize as having produced a revolution in natural science, yet does not admit how incomprehensibly vast have been the past periods of time, may at once close this volume." (Darwin, 1988, p. 202). Even if the geological record is too sparse to instance every transitional modification from an ancestor to its descent, this vast span of time makes at least possible for them to happen in succession without saltation.

He needed also a theory of heredity in order to account for evolution as a cumulative process of small variations added one to the other in succession. He found it in "Dr Prosper Lucas's treatise, in two large volumes" which he mentioned in the opening pages of the *Origin* as "the fullest and the best on this subject" (Darwin, 1988, p. 10). Prosper Lucas was a physician who built a theory of heredity on two laws, a law of invention and a law of imitation, to account first of all for the heredity of diseases, a question much debated about in mid-nineteenth century France. What Darwin found in Lucas's voluminous treatise was a theory of hereditary transmission not only of the normal anatomy and physiology of the living creatures, but also of their *anomalies*. Therefore, what could be transmitted was not

only the general features of the common ancestor or progenitor, but also all the modifications that have been selected with the surviving fittest individual.

Last but not least, Darwin needed a mechanism of selection, a mechanism through which certain variations would be selected and passed over whereas others would be left aside without progeny. It is well known that he found it in Malthus principle of population, according to which population increasing at a geometrical rate is checked by food availability which increases only at an arithmetical rate. In other words, a population always exceeds its means of subsistence. "In plants and irrational animals, write Malthus in the first chapter of his *Essay*, the view of the subject is simple. They are all impelled by a powerful instinct to the increase of their species; and this instinct is interrupted by no doubts about providing for their offspring. Wherever therefore there is liberty, the power of increase is exerted; and the superabundant effects are repressed afterwards by want of room and nourishment". (Malthus, 1807). But Malthus does not say who is going to survive. The expression "struggle for life" is nowhere to be found in his *Essay*. If the poor dies from hunger or disease more often than the rich, it is not so much because he is less adapted or because the rich is fitter than him, it is because of his higher fertility. It is Darwin himself who derived from the Malthusian principle of population the idea of a struggle between individuals of the same species or between species to provide food for themselves and their progenies. The chapter on natural selection comes right after the chapter on struggle for existence which Darwin concludes thus: "[...] each organic being is striving to increase at a geometrical ratio; [...] each at some period of its life, during some season of the year, during each generation or at intervals, has to struggle for life, and to suffer great destruction. When we reflect in this struggle, we may console ourselves with the full belief, that [...] the vigorous, the healthy, and the happy survive and multiply." (Darwin, 1988, p. 58).

Now, the first three component parts have evolved with their respective fields as evidenced by the synthetic theory of the 1930s and 1940s: Dobzhansky's genetics, Mayr's systematics, and Simpson's paleontology. To Lucas rudimentary theory of heredity, Dobzhansky substituted a Mendelian genetics based theory. To the traditional morphology based taxonomy, Mayr substituted one which included ecological, migratory, geographical, and pairing features. To take full account of the fossil record, Simpson substituted to the one level evolutionary path a hierarchical set: branching and anastomosis at the species level, linear trend at the genera level, and quantum jump at the family level.

But although social sciences have tremendously changed, the new synthesis retained the Malthusian model of population check as its mechanism of selection. Since the eighteenth century, other models of relationships between agents competing for rare resources have been devised. One can mention game theoretic models since the Second World War. And indeed, when they have been imported into evolution theory, they led to completely different mechanisms of selection. Instead of competition, Axelrod and Hamilton have shown that cooperation could be a winning strategy, even in terms of fitness measured by survival and fecundity rates. At the standard prisoner's dilemma, it has been shown that a strategy as simple as tit for tat — cooperating on the first move and then strictly imitating the other player — "a strategy of cooperation based on reciprocity" (Axelrod, Hamilton, 1982, p. 214) was altogether robust — it thrives whatever the set of available strategies, — stable — it can resist the introduction of another strategy —, and shows initial viability — it can get started even in a competitive environment.

This game has been meaningfully applied to explaining the switch from mutualism to parasitism. For instance, “if a fig wasp entering a young fig does not pollinate enough flowers for seeds and instead lay eggs in almost all, the tree cuts off the developing fig at an early stage” (Axelrod, Hamilton, 1982, p. 219) and the wasp’s progeny is lost. The wasp has no choice but mutualism, parasitism is excluded. Another instance is “bacteria that are normal and seemingly harmless or even beneficial in the gut [and] can be found contributing to sepsis in the body when the gut is perforated.” (Axelrod, Hamilton, 1982, p. 221). Whereas in the former case, mutualism excludes parasitism, in the latter relaxed mutualism switches to parasitism.

Intraspecific and even interspecific cooperation rather than competition has been stressed by ethologists. Other non Malthusian phenomena relevant to social sciences seems to play a role in evolution. As for humans, demographic changes seem to account better for gene distribution than any positive selection. Likewise, rules of alliance and kinship observed by anthropologists and ethologists could account for hereditary transmission of genes, thus for evolution, better than any struggle for existence.

Indeed, there is much to criticize in the concept of natural selection of the fittest. It has been criticized most notably by Russian naturalists since Darwin’s theory very inception. Todes has shown that the rejection of Darwin’s Malthusianism among both Russian radical theorists and conservative intellectuals transcended not only the ideological boundaries but also the disciplinary and the institutional frontiers. Their criticism was fourfold: organisms struggle with abiotic conditions; between themselves they rather cooperate and that is favored by natural selection; intraspecific relations cannot be characterized by the survival of the fittest; competition cannot be the chief mechanism of speciation (Todes, 1987).

The role of natural selection can be put into question in many instances. The supplanting of the pale form by the melanic form of moths in industrial counties of Great Britain from mid nineteenth century onwards, then in Germany and in France later in the century, has been highlighted as “the clearest instance of an evolutionary change scientifically recorded in natural populations.” (Dobzhansky, 1982, p. 139). However, attempts at showing that the melanic form was a mutant, by feeding the caterpillars with metallic salts, have failed. And there has been no struggle between two variants either, the melanic superseded the light form merely because it could more easily escape their predators. One could bet that the light form has migrated to more propitious surroundings. What was the role of natural selection in this case?

The synthetic theory has tried to “strike back” at its punctuated equilibrium critics with examples such as the tetrapod condition of terrestrial vertebrates. Since six limbs would work as well as four, tetrapodity might seem non adaptive, a mere product of chance events. But terrestrial vertebrates developed their limbs from the two pairs of fins of lobe-fins fishes. These pairs of fins were both adapted to swimming and preadapted for crawling. So the synthetic theorist concludes that “the groundplan was adaptive in its original state and lent itself to modification along adaptive lines in subsequent phyletic stages.” (Grant, 1983, p. 155). However, one can say likewise that if insects originated from crustaceans, the brachial lobes of the latter were adapted to breathe in water and preadapted to fly over the soil. But from the marine ancestor to the terrestrial progeny, what is the role of natural selection? Was is not, on the opposite, because lobe-fins as well as brachial lobes were preadapted to another function that they were doomed to serve to other animal forms? Just as wings as adapted to thermoregulation were preadapted to

flight to which they became adapted when they grown large enough. And they did grow large enough not because of selection pressure, but merely because of the increase of body size (Kingslover, 1985).

The last instance of a non conclusive case for natural selection is the favorite of Darwinian phylogeny, the horse phylogeny, since its most complete fossil record offer many transitional forms. Now, one of the basic feature of the evolution of the genus *equus* is the switch from browsing to grazing during the Miocene (24-5.3 My). This switch has brought about thorough morphological changes (in the face, the dentition, the feet, the brain). It has been accounted for, in terms of natural selection, by a change in the environment, most likely climatic, which has resulted in the extension of grassland at the expense of forest cover. The horses had to adapt to this change and so they did. Or, in less neolamarckian words, this change in the environment has led to the selection of the fittest variants of the genus *equus* (MacFadden, 1988; Jacobs, 1999). However, one could as well claim that it is the horse which has modified his environment in such a way that grassland extended because of overexploitation of forest cover. And that among the different species of horses, those provided with best molars could benefit from the new environment. They did not have to adapt since they were adapted beforehand. Or one could contend that the grass developed a higher silicate content in order to defend itself against the horse and has not so much selected one species than extincted all other species but *equus*, thus alleviating the burden of their predation. One should not, as Darwinian selectionists tend to do, take mere correlations for true causality.

Natural selection is effective provided that the organism cannot escape from his environment. That is the case with island populations and so it is not surprising that it is the favorite situation of Darwinians. Otherwise, the organism can escape the environmental determinism in three ways. First, he can migrate. All organisms have the capacity to migrate, even plants, and so can escape the selective pressure of their immediate environment. Because of global warming, we start seeing southern plants migrating north. There was a time where elephants were roaring Siberia. When the climate changed, they neither adapted nor perished, they simply migrated towards the south. And if Mammoth got extinct, it was part of the great extinction of the late Pleistocene whose cause remains unknown, and not because of any kind of negative natural selection.

The second way of relaxing the environmental determinism is through its transformation. Here also, all organisms transform their environments. Men do, but they are not the only ones to do so. For instance, entomologists have described the impact of ants on the environment. They turn over the soil quite as effectively as earthworms. The workers of a colony can move over from more than half a ton to ten ton of earth per hectare per year. Through bringing inside their nests all sorts of vegetal wastes, they change the chemical properties of the soil: the surroundings of a nest are richer in minerals like potassium, nitrogen or phosphorus and organic components. They alter also the fauna and the flora of their environment: they disseminate the seeds, clean the forests and check the proliferation of certain species of insects. They even challenge the extension of agricultural fields, their nests reducing the arable superficies, damaging agricultural machinery, destroying electrical equipments and irrigation systems (Keller, 2006).

The third way is sporulation. Certain species of microorganisms have the ability, when the environment becomes uncomfortable, to encapsulate their DNA and wait for better times as long as necessary. In that case, there is no variation upon which

the environment can effectuate its selection. Whereas the environment is changing, the organism perpetuates itself and preserves its integrity. Such is the case, for instance, of the germ of anthrax.

The problem with the theory of evolution by natural selection is that Darwin provided us with a theory before we had all the data concerning evolution. And so Darwinians try to fit them perforce within the Darwinian framework. But some of the most important phenomena of the evolution of living forms resist such an incorporation, for instance the apparition during the Cambrian of all the living groundplans, or the vast majority of neutral mutations, or the five mass extinctions of living forms.

Darwinian theory of evolution through natural selection is not predictive, neither forward not even backwards, and therefore it is not falsifiable. Although Darwin stated on the *Origin*: "If numerous species, belonging to the same genera or families, have really started into life at once, the fact would be fatal to the theory of evolution through natural selection" (Darwin, 1988, p. 216). Again: "[...] whole groups of species sometimes falsely appear to have been abruptly developed [...] this fact [...] if true would be fatal to my theory" (Darwin, 1988, p. 226). And yet the Cambrian proliferation of life forms did not have this fateful consequence. Would it not be an indication that darwinism is rather one of the three ideologies which thrive during the past century, together with psychoanalysis and marxism?

References

- Axelrod R., Hamilton W. D. "The evolution of cooperation" // Evolution now. A century after Darwin / ed. by J. M. Smith. Oxford : Nature, 1982. P. 209–223.
- Conway M. S., Gould S. J. Showdown on the Burgess Shale // Natural History Magazine. 1998. Vol. 107. № 10. P. 48–55.
- Darwin Ch. On the Origin of Species // The Works of Charles Darwin. N. Y. : New York University Press, 1988. Vol. 15.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N. Y. : Columbia University Press, 1982. XLI, 364 p.
- Grant V. The Synthetic Theory Strikes Back // Biologisches Zentralblatt. 1983. Bd. 102. H. 2. S. 149–158.
- Jacobs B. F. et al. The Origin of Grass-Dominated Ecosystems // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1999. Vol. 86. P. 590–643.
- Keller L., Gordon E. La vie des fourmis. P. : Odile Jacob, 2006. 303 S.
- Kingsolver J. G. et al. Aerodynamics, thermoregulation, and the evolution of insects wings: differential scaling and evolutionary change // Evolution. 1985. Vol. 39. № 3. P. 488–504.
- Kohn D. Darwin's Ambiguity: the Secularization of Biological Meaning // British Journal of the History of Science. 1989. Vol. 22. P. 215–239.
- MacFadden B. J. Horses, the Fossil Record and Evolution. A Current Perspective // Evolutionary Biology. 1988. Vol. 22. P. 131–158.
- Malthus Th. R. An Essay on the Principle of Population. 4th ed. L. : J. Johnson, 1807. Vol. 1. XVI, 580 S. Vol. 2.
- Schwæber S. S. The origin of the *Origin*, revisited // Journal of the History of Biology. 1977. Vol. 10. № 2. P. 229–316.
- Todes D. P. Malthusian Metaphor and Russian Evolutionary Thought, 1859–1917 // Isis. 1987. Vol. 78. № 4. P. 537–551.

Парадокс естественного отбора

Ж. орланд

Высшая школа Социальных наук
Национальный Центр научных исследований
Париж, Франция: Gerard.Jorland@ehess.fr

Дарвиновская концепция развития не была единой. Его теория представляла собой синтез естествознания, геологии, наследственной теории Лукаса и модели популяционного отбора Мальтуса. Первые три составных части развились в соответствующих областях науки и проявились синтетической теорией эволюции в 1930-х и 1940-х гг. XX в. Хотя общественные науки к тому моменту чрезвычайно изменились, в них новый синтез сохранил модель Мальтуса. Сегодня этологи и натуралисты указывают не только на конкуренцию, но и на внутривидовое и межвидовое сотрудничество, и эволюционисты понимают его значение. Другие немальтузианские явления имеют значение для эволюции, к примеру, миграции. Все организмы могут мигрировать и таким образом избежать давления отбора в непосредственно окружающей их среде. Что касается человека, то законы союза и родства, наблюдаемые антропологами и этологами, могут определять наследственную передачу генов не в меньшей степени, чем борьба за существование. Автор статьи рассуждает о том, что можно назвать “парадоксом естественного отбора”. Он показывает, что далекий от поддержки эволюции естественный отбор все же «дает кредит» разумному творению.

Ключевые слова: естественный отбор, эволюция, кембрийский период, искусственный отбор, изменчивость, наследственность, мутация, таксономия, теория игры, конкуренция, сотрудничество, дилемма заключенного, мутуализм, паразитизм, нейтральные мутации, массовые исчезновения.

ПРОБЛЕМА СОЗНАНИЯ С ПОЗИЦИЙ ЭВОЛЮЦИОНИЗМА

Е. Н. Гнатик

Российский университет дружбы народов
Москва, Россия: ekaterinagnatik@rambler.ru

Спектр вопросов биологического эволюционизма включает в себя изучение феномена сознания и поведения. Согласно данным эволюционной геномики, в процессе антропогенеза довольно значительной селекции были подвергнуты гены, контролирующие поведение. Поведенческая реакция практически всегда является первой попыткой адаптации организма к изменившимся условиям среды. Важнейшими направлениями на пути к постижению феномена мозга являются когнитивно-информационное и эволюционно-генетическое. С позиций первого подхода мышление, память, сознание являются не свойствами отдельных элементов мозга, а возникают как эмерджентное свойство нейронных сетей. В рамках эволюционно-генетического подхода роль генетических факторов в формировании центральной нервной системы изучается на клеточном, морфофункциональном и системном уровнях. Данные исследования, как предполагается, должны обеспечить прорыв на пути познания церебральных процессов.

Ключевые слова: сознание, поведение, эволюционная геномика, мозгоспецифические гены, когнитивно-информационный подход, эволюционно-генетический подход

Прежде всего, хотелось бы отметить, что и полтора века спустя не перестает поражать воображение «детонирующая функция» теории Дарвина, широта воздействия ее идей на смежные и более отдаленные научные дисциплины, а также на мировоззрение в целом. Спектр вопросов биологического эволюционизма включает в себя изучение феномена сознания и поведения. Мозг стал объектом внимания европейских исследователей со времен античности, когда вопрос о местонахождении «седалища души» (сердце или мозг?) был решен в пользу последнего. В своих работах «Происхождение человека» (1871) и «Выражение эмоций у людей и животных» (1872) возникновение познавательных способностей людей, их самосознания, поведения, морали и т. п. Дарвин связывает с механизмами естественного отбора, процессами воспроизводства и выживания. Дарвиновские представления о феномене человеческого сознания и его происхождении с позиции теории биологической эволюции были восприняты и развиты многими выдающимися учеными XIX и XX вв.

Изучение связей между биологическими (нейрофизиологическими и др.) и социально-культурными факторами психики и поведения человека настолько сложно и многопланово, что и сегодня по-прежнему возглавляет перечень самых трудноразрешимых актуальных проблем. Несмотря на интенсивное развитие науки и технологий, мы в настоящее время еще непростительно мало знаем о сущности процессов, происходящих в нашем головном мозге. Увы, маловероятно, чтобы эта задача была решена в том смысле, который вкладывают, например, математики в понятие «решение»: вряд ли представится возможность создать систему уравнений работы мозга. Биологические системы вообще, и мозг человека в частности и в особенности, не обладают свойствами однородности, линейности, и обычные математические приемы анализа имеют в данном случае весьма ограниченную ценность. Известно, что связи между элементами мозга не подчиняются закону случайного

распределения: они определенным образом организованы. Подсчитано, что количество возможных перестановок и комбинаций мозговой активности или число состояний мозга превосходит количество элементарных частиц во Вселенной. Изучение мозга требует комплексного междисциплинарного исследования, основывающегося на синтезе данных нейрофизиологии и теории самоорганизации, биохимии и психологии, цитологии и многих других.

В настоящее время большие надежды в изучении функционирования мозга, механизмов человеческого мышления и поведения возлагаются на генетику. Будущее покажет, насколько эти надежды оправданы. Дебаты о доминировании либо природного, либо приобретенного остались в прошлом и теперь представляют лишь исторический интерес. Специалисты пришли к выводу, что функционированием нейронов управляют и генетические, и внешние факторы. Однако число этих факторов столь велико, что создает объективные и весьма серьезные препятствия для проведения коррелятов между свойствами нервной системы и «надбиологическими» свойствами человека (Киселев, 2003). Понимание закономерностей работы мозга, формирования психологических черт сталкивается и со сложностями иного порядка. Сравнение функционирования мозга, этого удивительного и невероятно сложного устройства, с реализацией только лишь серии химических реакций, детерминированных генами, выглядит в глазах многих неоправданным редукционизмом. Однако на сегодняшний день науке не известны иные медиаторы, воздействующие на поведение, кроме нейронов и гормонов. Вместе с тем, нельзя исключить, что законы физики и химии, служащие основой интерпретации функций человеческого организма, могут оказаться непригодными при изучении психической деятельности, которая, возможно, требует применения иных, более тонких методов анализа. В связи с этим, как отмечают исследователи, «если мы не постулируем существование каких-то феноменов помимо физико-химических (например, чего-нибудь подобного „абстрактному разуму“ или „душе“), то нам придется довольствоваться поиском ответов на вопросы, касающиеся высших форм человеческого поведения в пределах физической и химической его регуляции» (Азимов, 2005, с. 442).

Согласно данным эволюционной геномики, поведение является одним из важнейших факторов эволюционного процесса. Непрерывно пополняемые эмпирические данные подтверждают, что наиболее важные участки генома относительно мало изменяются в процессе эволюции, и их функции, установленные в экспериментах на животных, оказываются во многом идентичными у человека. Сравнительный анализ геномов животных и человека продемонстрировал, что эволюция, возможно, была сопряжена с «разбиением» генома на отдельные функционально значимые фрагменты: на единицу длины ДНК приходится все меньше информации о структуре белков и РНК (экзоны) и возникает все больше участков, не имеющих пока ясного функционального значения (интроны). Одна из тенденций эволюции человека заключается в увеличении количества интронов в процессе развития (Тарантул, 2003, с. 277). Результаты исследований позволяют предположить, что природа совершенствовала млекопитающих не столько посредством расширения многообразия их геномов, сколько путем постепенного копирования, модификации и рекомбинации уже существующих генов, а также путем изменения регуляции экспрессии генов.

На сегодняшний день имеются сведения, указывающие на то, что важнейшую роль в становлении современного человека сыграла эволюция мозгоспецифических

генов, и в частности генов, ответственных за увеличение объема мозга. По мнению американского нейробиолога, лауреата (1972) Нобелевской премии по физиологии и медицине Д. М. Эдельмана, характерным принципом биологии является вырождение, что особенно важно для работы мозга. «Вырожденной» исследователь называет «систему, в которой неизоморфные структуры выполняют одинаковые функции» (Харгиттай, 2006, с. 194). Эдельман полагает, что «биологические системы по природе своей являются вырожденными системами, ведь эволюция не может вернуться к своему началу». Рассуждает он так: «Большинство мутаций вредны. По своей природе они случайны или почти случайны, а поэтому как можно не дать им вывести организм из строя? Ответ таков: на каждом уровне организации биологических систем встречается вырождение как результат сложного устройства этих систем» (Харгиттай, 2006, с. 194–195).

Объем мозга от предков-австралопитеков до современного человека возрос с 350 см³ до 1400–1500 см³ (Трут, 2008, с. 14). Однако, судя по всему, гораздо более важным (во всяком случае в эволюционном смысле) является параметр отношения массы мозга к массе тела — так сказать, представление о том, «каким весом тела управляет единица веса мозга». Человек в этом отношении попал точно в золотую середину. Любое животное, мозг которого весит больше, имеет настолько большое тело, что его интеллект не может сравниться с человеческим. Напротив, животные, у которых соотношение мозг/тело больше нашего, обладают таким маленьким мозгом, что он не способен обеспечить их интеллектом, сравнимым с интеллектом человека (Азимов, 2005, с. 217). Исследователи (Шанже, 1999) отмечают и другую особенность, характерную только для вида *Homo sapiens* — исключительно длительный период развития мозга после рождения: с момента рождения до достижения зрелости объем мозга человека возрастает в 4,3 раза (у шимпанзе — лишь в 1,6 раза). Около 90 % синапсов, имеющих у взрослого человека, формируются уже после рождения. Соответственно, организация мозга взрослого человека значительным образом зависит от социальных и культурных обстоятельств его развития в детском возрасте.

Генетики считают, что антропогенез сопровождался феноменами «замолкания» некоторых генов, функционирующих у гоминидов, и «включения» инактивированных, что способствовало движению по пути дальнейшего прогресса. Так, согласно современным данным, после разделения ветвей эволюции шимпанзе и человека в ткани мозга человека осуществились более значительные изменения генетической экспрессии, чем у обезьян (J. Gu, X. Gu, 2003, p. 63–65; Evans, Anderson et al., 2004, p. 1139–1145). Например, в литературе имеются сведения относительно возможного косвенного вовлечения в контроль размеров мозга гена, так называемого гена тяжелой цепи миозина 16 (Stedman et al., 2004, p. 415–418). Было показано, что данный ген, экспрессирующийся в лицевой мускулатуре, инактивировался у *Homo erectus* около 2,5 млн лет назад, когда произошло разделение эволюционных линий человека и шимпанзе. Специалисты указывают, что инактивация этого гена ослабила мускулы челюсти, что сняло анатомические ограничения на верхний размер мозга (Горлов, Горлова, 2007, с. 366).

Результаты современных исследований свидетельствуют о том, что в процессе человеческой эволюции довольно значительной селекции были подвергнуты гены, контролирующие поведение. Безусловно, по мере того, как ученые продвигаются по филогенетической лестнице, сложности в изучении поведенческого фенотипа

нарастают: генетическая запрограммированность человеческого мозга выражена слабее, чем у животных, в силу чего поведение людей намного пластичнее. Тем не менее это не исключает того, что «определенные аспекты поведения человека могут быть генетически запрограммированы в результате действия механизмов естественного отбора» (Меркулов, 1999, с. 44–45). Имеющиеся сведения подтверждают, что «психика возникла в результате усвершенствования и усложнения поведения как формы активной адаптации к среде под давлением естественного отбора» (Леонович, 1984, с. 235). Поведенческая реакция практически всегда является первой попыткой адаптации организма к изменившимся условиям среды. Например, существуют исследования, указывающие на то, что в ходе антропогенеза были подвержены отбору такие признаки, как поиск новых ощущений (о чем свидетельствует селекция гена DRD4 (Ding et al., 2002) и проявление агрессивности и импульсивности (изменения в гене MAO-A) (Gilad et al., 2002).

Исследования функций генетического аппарата нейрона и нервной системы в целом, по сути, еще находятся на начальной стадии, и специалистам лишь предстоит выяснить, каким образом функционирование нейронов влияет на наши эмоции, мысли, настроения, чувства, то есть на все богатство и разнообразие человеческой психики. На пути к постижению феномена мозга прослеживаются различные направления. Важнейшими из них являются когнитивно-информационный и эволюционно-генетический подходы. С позиций когнитивно-информационного подхода ментальные события рассматривают в их тесной связи с нейрофизиологическими, «не только как проявления электрической и химической активности нейронов, их сложного взаимодействия, но и как результат восприятия, структурирования и обработки человеческим мозгом когнитивной информации» (Меркулов, 1999, с. 43). Согласно этим моделям, мышление, память, сознание являются не свойствами отдельных элементов мозга, а возникают как эмерджентное свойство нейронных сетей (Artigiani, 1996). Плодотворными являются методы (в нашей стране применяемые, в частности, коллективом исследователей Института мозга человека РАН), сочетающие в себе использование возможностей электроэнцефалографии, позитронно-эмиссионной томографии, однофотонно-эмиссионной томографии и функциональной магниторезонансной томографии (Бехтерева, 2007, с. 208.). Для раскрытия физиологической сущности мозговой нейродинамики исследователи используют возможности различных инвазивных и неинвазивных техник. Применение этих методов дает возможность на компьютерном мониторе наблюдать за активностью определенных зон мозга при выполнении испытуемым той или иной когнитивной задачи. Данное направление является весьма перспективным, позволяющим не только эмпирически изучать отдельные способы функционирования познавательной системы, но и также «позволяет с новых позиций взглянуть на биологическую эволюцию человека, на взаимоотношение генов, мышления и культуры, анализировать культуру как особого рода информационную систему, включающую в себя знания, верования и т. д.» (Меркулов, 1999, с. 44). Возможно, новая аппаратура, новые методики и компьютерные технологии, визуализирующие нервные процессы, определенным образом изменят восприятие человеческого разума и в целом понимание человека. В настоящее время различные человеческие эмоции, процессы принятия решений и различные поступки могут рассматриваться как корреляты поведения огромной массы нервных клеток и соответствующих молекул (Crick, 1994, s. 10). Причем, на этом основании представляется возможным формулирование

неких выводов, например о личности испытуемого. Насколько это правомерно — покажет будущее.

Дальнейшее изучение процессов мышления, полиметодическое изучение организации и функционирования мозга, механизмов обеспечения эмоций и т. д. на основе новых технологий, в том числе и генетических, должно способствовать получению ответа на вопрос о существовании мозгового кода мышления (или отсутствия такового). Исследователь физиологии мозга академик Н. П. Бехтерева, предполагая возможность получения в будущем доказательств отрицания наличия мозгового кода, указывала на необходимость в этом случае пересмотра важнейших современных научных позиций. Перечисляя вопросы, требующие ответа в случае утверждения идеальных представлений о мышлении, Бехтерева (Бехтерева, 2007, с. 77) акцентировала внимание на следующих вопросах: «Если ничто в мозгу не связано именно с тончайшей структурой нашего „думания“, тогда какова в этом „думании“ роль мозга? Только ли это роль „территории“ для каких-то других, не подчиняющихся мозговому закономерностям, процессов? И в чем их связь с мозгом, какова их зависимость от мозгового субстрата и его состояния?».

В рамках эволюционно-генетического подхода к изучению проблем развития и функционирования мозга роль генетических факторов в формировании центральной нервной системы изучается на клеточном, морфофункциональном и системном уровнях. С начала 90-х гг. XX в. происходит составление всеобъемлющего каталога генов, активных в мозге человека. Собран огромный материал, который, как предполагается, должен обеспечить прорыв в решении стратегической сверхзадачи — познания церебральных процессов. Биологическая наука предоставляет экспериментальные доказательства того, что наследственный полиморфизм мозга может быть связан с индивидуальными особенностями психики и поведения. Исследователи констатируют: «Гены оказывают влияние на поведение, реализуя свое влияние в процессе индивидуального развития. Они создают специфическую организацию мозга, выстраивают нейронные ансамбли, формируют межнейронные отношения и синаптические контакты. Сложившаяся в онтогенезе морфофункциональная система как бы подготовлена к осуществлению поведенческих актов таким, а не иным способом. Гены, следовательно, детерминируют не поведение как таковое, а специфическую организацию мозга, которая и определяет специфику поведения. При осуществлении поведенческого акта не происходит активации специфических генов. Генетическая активность необходима лишь для восполнения запасов белков, которые утрачиваются при функционировании клеток» (Атраментова, Филиппова, 2007, с. 126). В частности, есть подтверждения того, что генетически обусловленными являются такие аспекты проявления психики, как возбуждение и торможение, то есть специфика нейродинамических процессов в мозге и темперамент.

К настоящему времени накоплено большое количество эмпирического материала, однако наблюдается острый дефицит теоретических обобщений. Одной из попыток преодолеть создавшуюся ситуацию является теория «нейронного» дарвинизма, предложенная Д. М. Эдельманом. В основу этой гипотезы заложены три принципа. Первый заключается в том, что «формирование мозга в условиях существования какого-то генетического ограничения не может протекать одинаково у двух разных индивидов. В формировании создается разнородность. Это происходит благодаря отбору разных нейронных цепей и называется отбором развития» (Харгиттай, 2006, с. 196). Второй принцип гласит, что «на определенной стадии

процесса перекрывание изменяет не только структуру, но и эффективность действия синапсов, способствуя, таким образом, некому регулированию движения. И это называется эмпирическим отбором. Он не может происходить одинаково у двух индивидов» (Харгиттай, 2006, с. 197). Третий принцип постулирует наличие в мозге усложненной обратной связи: «Мозговые системы не инструктивны, как схемы обратной связи; они отображают карты и коррелируют химические процессы посредством пространственно-временного координирования карт для образования новых карт» (Харгиттай, 2006, с. 197).

Выявление «нервного субстрата» различных форм поведения, поиск механизма взаимодействия наследственного и средового, обеспечивающего, с одной стороны, — специфику, а с другой — их взаимосвязь в развитии и поведении человека, — одна из самых амбициозных задач биологии. Стратегической целью здесь является разработка целостного представления о психическом развитии человека, раскрывающего коммуникацию и корреляцию между различными уровнями его организации. Важным этапом должны стать исследования влияния нейрофизиологического уровня на психодинамические качества, а также воздействие психодинамических качеств на содержательные характеристики психических качеств человека.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского гуманитарного научного фонда (грант № 08-03-00224а).

Литература

- Азимов А. Человеческий мозг. От аксона до нейрона. М. : ЗАО Центрполиграф, 2005. 461 с.
- Атраментова Л. А., Филиппова О. В. Введение в психогенетику. М. : Флинта, МПСИ, 2007. 472 с.
- Бехтерева Н. П. Магия мозга и лабиринты жизни. М.: АСТ ; СПб. : Сова, 2007. 383 с.
- Горлов И. П., Горлова О. Ю. Движущий отбор в ходе эволюции человека // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 363–372.
- Киселев Л. Л. От редукционизма к интегратизму // Человек. 2003. № 4. С. 6–11.
- Леонович В. Поведение человека как общий объект исследования социогуманитарных наук и этологии // Пути интеграции биологического и социогуманитарного знания / отв. ред. Р. С. Карпинская. М. : Наука, 1984. 240 с.
- Меркулов И. П. Когнитивная эволюция. М. : Российская политическая энциклопедия, 1999. 310 с.
- Тарантул В. З. Геном человека: Энциклопедия, написанная четырьмя буквами. М. : Языки славянской культуры, 2003. 392 с.
- Трут Л. Н. Эволюционные идеи Д. К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // Вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 7–18.
- Харгиттай И. Откровенная наука: Беседы с корифеями биохимии и медицинской химии. М. : КомКнига, 2006. 544 с.
- Шанже Ж.-П. Взгляд нейрофизиолога на основания этики. Нейрофизиологические основы этического поведения // Человек. 1999. № 5–6. С. 63–71, 44–51.
- Artigiani R. Societal Computation and the Emergence of Mind // Evolution and Cognition. 1996. Vol. 2. № 1. P. 2–15.
- Crick F. Was die Seele wirklich ist. Die naturwissenschaftliche Erforschung des Bewusstseins. München. 1994. 392 s.
- Gu J., Gu X. Induced gene expression in human brain after the split from chimpanzee // Trends Genetic. 2003. Vol. 19. P. 63–65.

- Gilad Y., Rosenberg S., Przeworski M. et al.* Evidence for positive selection and structure at the human mao-a gene // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 2002. Vol. 99. P. 862–867.
- Ding Y. C., Chi H. C., Grady D. L. et al.* Evidence of positive selection acting at the human dopamine receptor d4 gene locus // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 2002. Vol. 99. P. 309–314.
- Evans P. D., Anderson J. R., Vallender E. J. et al.* Reconstructing the evolutionary history of microcephalin, a gene controlling human brain size // *Human Molecular Genetics*. 2004. Vol. 13. P. 1139–1145.
- Stedman H. H., Kozyak B. W., Nelson A. et al.* Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage // *Nature*. 2004. Vol. 428. P. 415–418.

The Problem of the Consciousness in the Context of Evolutionism

E. N. Gnatik

People's Friendship University of Russia
Moscow, Russia: ekaterinagnatik@rambler.ru

Variety of the biological evolutionism's field includes the researches of the phenomenon of consciousness and behavior. According to the evolutionary genomics' facts, during the anthropogenic process the behavior-controlling genes were put to the wide selection. Behavioral response is the first effort of the organism's adaptation to the changed environments conditions. The most important directions on the brain-comprehension phenomenon's way are the cognitive-informational and the evolutionary-genetic ones. In the context of the first approach, the intellection and the consciousness aren't the features of the separated brain's elements, but they appear as like emergent property of the neuronal network. Within the constraints of the evolutionary-genetic approach, the role of the genetic factors in the Central nervous system's formation is considered on the cellular, morphofunctional and systemic rates. These researches should assure the breakthrough on the way of the encephalic processes' learning.

Keywords: consciousness, behavior, evolutionary genomics, brain-specific genes, cognitive-informational approach, evolutionary-genetic approach.