

Э. И. КОЛЧИНСКИЙ

**НЕОКАТАСТРОФИЗМ
И СЕЛЕКЦИОНИЗМ
ВЕЧНАЯ ДИЛЕММА
ИЛИ ВОЗМОЖНОСТЬ
СИНТЕЗА?**

(Историко-критические очерки)



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2002

E. I. KOLCHINSKY

Э. И. КОЛЧИНСКИЙ

**NEOCATASTROPHISM
AND SELECTIONISM
PERPETUAL DILEMMA
OR THE POSSIBLE
SYNTHESIS?**

(Historical and Critical Essays)

**НЕОКАТАСТРОФИЗМ
И СЕЛЕКЦИОНИЗМ
ВЕЧНАЯ ДИЛЕММА
ИЛИ ВОЗМОЖНОСТЬ
СИНТЕЗА?**

(Историко-критические очерки)



ST. PETERSBURG
«НАУКА»
2002



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2002

Э. И. Колчинский. Неокатастрофизм и селекционизм: Вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). — СПб.: Наука — 2002. 554 с.

ISBN 5-02-026174-2

Монография посвящена историко-критическому анализу двухвековой дискуссии между сторонниками неокатастрофистских и селекционных моделей эволюции. Рассмотрены основные формы реализации принципов катастрофизма и униформизма в геологии и палеонтологии, равно как и сальтационизма в биологии в додарвиновский период и на последующих этапах развития эволюционной теории вплоть до современности.

Проанализированы причины мировоззренческого, методологического и научного порядка, вызвавшие громадное разнообразие неокатастрофистских и сальтационистских объяснений эволюции. Особое внимание уделено взглядам тех исследователей, которые стремились в первой половине XIX в. синтезировать представления о факторах и законах эволюции на основе сальтационизма и неокатастрофизма. Изучение истории дискуссий между сторонниками неокатастрофизма и селекционизма показывает принципиальную совместимость этих двух некогда противостоящих друг другу моделей эволюции и реальность их синтеза, начавшегося в 70-х годах XX в. в рамках селекционного подхода.

Главы 4 и 8 написаны совместно с С. А. Орловым.
Библиогр. 1474 назв. Ил. 34. Табл. 3.

E. I. Kolchinsky. Neocatastrophism and Selectionism: Perpetual Dilemma or the Possible Synthesis? (Historical and Critical Essays). — St. Petersburg: Nauka — 2002. 554 p.

The goal of the monograph is the historical and critical analysis of the two centuries discussion between supporters of selection and catastrophic conceptions of evolution. For this purpose the main historical forms of realization the principles of catastrophism and uniformitarianism in geology and paleontology are considered, as well as the history of saltationism in pre-Darwinian biology and on the further stages of evolutionary theory development till the present.

For showing that the external and internal causes — general and particular are analyzed. The special attention is paid to views of the scientists, who in the first half of the XIX century tried to synthesize the ideas concerning the factors and laws of evolution growing up in the frames of saltationism and neocatastrophism. The detail historical study of neocatastrophists—selectionists discussions clearly demonstrates the principle compatibility of these two models of evolutionary explanations, which in former times were irreconcilable opponents, and shows the reality of their synthesis gradually realizing from the 70s of the XX century on the base of selection approach to the understanding the mechanisms of evolution. Chapters 4 and 8 are written in cooperation with S. A. Orlov. Bibl. 1474. Fig. 34. Tabl. 3.

Рецензенты:

чл.-корр. РАН И. С. Даревский, д-р биол. наук А. В. Балущкин,
д-р биол. наук Л. З. Кайдапов, канд. биол. наук М. Б. Конашев

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту № 01-06-87-086*



© Э. И. Колчинский, 2002
© Российская академия наук и издательство
«Наука», 2002

ISBN 5-02-026174-2

Введение

Банальное изречение, что старые идеи не умирают, а исчезают из обихода науки вместе со своими сторонниками, поколеблено опытом развития науки XX в., когда на протяжении своей научной карьеры ученый вынужден был не раз приспособливаться к новым фундаментальным открытиям в естествознании. Лишь в архиве науки сохранились гипотезы, которые сошли со сцены, растеряв своих приверженцев.

Это обычно концепции не очень высокого теоретического уровня, не касающиеся мировоззренческих и методологических проблем естествознания. Дискуссии же по фундаментальным вопросам делятся иногда многие столетия и даже тысячелетия. Очень часто участникам дискуссии кажется, что она уже закончена и одному из конкурирующих направлений обеспечена окончательная победа. Но нет же, казалось бы уже повергнутая концепция возрождается во всем блеске новых теоретических аргументов и фактов.

Таковой является судьба катастрофистских концепций, суть которых заключается в представлении о геологической истории Земли и ее обитателей как периодической смене длительных эпох постепенных изменений или относительного покоя пертурбациями, коренным образом преобразующими лик планеты и органический мир. Зародившись еще в мифологии Древнего мира, эти представления получили научное оформление в начале XIX в. в теории катастроф французского палеонтолога Ж. Кювье. Его блестящие труды и высочайшая репутация обеспечили доминирование этих взглядов в историческом естествознании первой половины XIX в., пока они не были существенно поколеблены сперва униформизмом Ч. Лайеля, а затем как будто бы и окончательно низвергнуты в геологических и биологических трудах Ч. Дарвина. Основоположники современной исторической геологии и эволюционной биологии, уделяя основное внимание аккумуляции медленных и градуальных изменений, отодвинули на задний план сам вопрос о возможности внезапных преобразований в истории Земли и органического мира.

Однако эта идея не только выжила, но и стала довольно скоро одной из основных конкурирующих с селекционизмом концепций эволюции, основанной на допущении внезапных и непредсказуемых появлений макроэволюционных повшеств, которые или сразу дают начало новым таксонам высокого ранга или же вовлекаются

в дальнейшие адаптивные преобразования в качестве основы будущего нового типа организации. Антиэволюционный катастрофизм Ж. Кювье, А. Броньяра, А. Д'Орбigny и Ж. Л. Агассиса трансформировался в эволюционный сальтационизм или неокатастрофизм в широком смысле этого слова, включая признание и внезапного возникновения крупных таксонов, и коренного обновления всего органического мира.

Впервые подобные представления были высказаны О. Геером и Э. Зюссом еще в начале 60-х гг. XIX в., т. е. вскоре после публикации книги Ч. Дарвина «Происхождение видов». Приспосабливая идеи катастрофизма Кювье к новым временам, они писали о чередовании геологически продолжительных периодов относительно стабильного состояния таксонов и биологических сообществ с кратковременными периодами их массовых перечеканок. Причину последних усматривали обычно в действии каких-то физико-географических и космических факторов, внезапно воздействующих на органический мир. Доминирование неоуниформизма, нацеливавшего биологов-эволюционистов прежде всего на поиски всеобщих факторов и законов эволюции, обуславливало слабую популярность идей Зюсса и Геера в биологии того времени. Даже в близких к ним по духу гипотезах Р. А. Келликера, В. Ваагена, А. Виганда, С. И. Коржинского мысль о внезапно наступающих массовых перечеканках в пределах отдельных филогенетических линий сочеталась с признанием существования некоего всеобщего «внутреннего закона развития», действующего импульсивно или проявляющегося только при определенном сочетании условий. Фактически униформизм в трактовке главных причин эволюции сочетался здесь с сальтационизмом в понимании филогенетического формообразования.

Постепенно в эволюционной биологии сложилось целое направление, эксплуатирующее идею о том, что все коренные перемены филогенеза и все важнейшие новообразования (будь то возникновение новых органов, типов организации или целых флоро-фаунистических комплексов) возникали разом в форме единичных или массовых перечеканок исходных форм. Причем последние могли происходить под влиянием как внутренних, так и внешних факторов.

К неокатастрофизму биологи склонялись по разным причинам. Многие из-за несогласия с теорией Дарвина об аккумулятивном действии естественного отбора. Немало палеонтологов было убеждено в том, что пробелы в палеонтологической летописи и особенно отсутствие переходных форм в основных стволах многих крупных таксонов правильнее рассматривать как прямое свидетельство в пользу неокатастрофистских концепций эволюции, а не как следствие неполноты геологической летописи. Часть сторонников неокатастрофизма, возражая против идей о равномерности темпов эволюции, пытались свести все многообразие путей

формообразования к прерывистости как основному закону эволюции. При этом нередко доказывалось, что прерывистость лежит в основе не только филогенетических преобразований, но и смены факторов и законов эволюции (Завадский, Колчинский, 1977). Интерпретация палеонтологических фактов, свидетельствующих в пользу существования переломных моментов в истории органического мира, дополнялась иногда привлечением данных генетики, эмбриологии, физиологии («макромутации» по Р. Гольдшмидту, «онтомутации» по А. Дальку, «типострофы» по О. Шиндевольфу и т. д.).

С окончательным опровержением неоламаркизма к середине 50-х гг. XX в. неожиданно оказалось, что сальтационизм-катастрофизм фактически является единственной концепцией эволюции, которая, не выходя за пределы научного объяснения природы, способна составить реальную конкуренцию современному дарвинизму — синтетической теории эволюции (СТЭ). Вот тогда-то впервые в биологии и появился сам термин «неокатастрофизм», который предложил в 1959 г. Д. Л. Степанов, используя при этом термин, введенный ранее Н. С. Шатским (1937) при анализе гипотезы геологических революций Г. Штилле (Stille, 1924). Правда, Степанов почему-то считал ученых, причисленных им к неокатастрофизму (Шиндевольф, Ньюэлл), просто последователями Кювье и приверженцами антиэволюционизма. Естественно, с такой характеристикой не могли согласиться не только сами приверженцы неокатастрофизма (см., например, Schindewolf, 1963), но и подавляющее большинство биологов, понимающих, что не только дарвинизм является эволюционной концепцией в биологии.

Более того, оказалось, что сфера влияния неокатастрофизма в биологии стала стремительно расширяться. Если совсем недавно многим биологам, в том числе и специалистам в области макроэволюции (см., например, Грант, 1980), казалось, что представления о каких-то особых факторах макроэволюции типа скачкообразных изменений и системных мутаций имеют лишь горстку приверженцев из-за малой вероятности их верификации или, напротив, фальсификации, то сейчас ситуация резко изменилась. Популярность подобных идей стала всеобщей. Вокруг гипотез о роли катастрофических событий в истории Земли и органического мира вновь вспыхнули дискуссии, имеющие отчетливо выраженный мировоззренческий характер. И прав Л. П. Татаринцев (1988а. С. 108—109), который, отмечая распространение идей о скачкообразном возникновении новых видов, новых организационных признаков, новых биот и т. д., писал: «В целом создается впечатление, что мы стоим перед зарождением новой философии биологии, придающей решающее или даже исключительное значение явлениям, случайным по отношению к предшествующей эволюции». Причины столь резкого усиления неокатастрофизма в наши дни будут специально проанализированы в заключительных главах данной работы. Здесь же

отметим только, что возрастание популярности идей неокатастрофизма, заставляющее даже утверждать о кризисе СТЭ, обусловлено целой совокупностью причин как общенаучного, так и биологического порядка.

Во-первых, на смену господствовавшим представлениям о всяком развитии как постепенном процессе приходят все новые и новые построения о резко прерывистом характере развития общества, науки, природы и т. д. Достаточно вспомнить «точечную теорию» истории М. Фуко (1977), концепцию «смен парадигм» в науке Т. Куна (1975), теорию катастроф Р. Тома (Tom, 1975) и др.

Во-вторых, коренным образом изменилось представление о роли палеонтологии в изучении каузальных основ эволюции. Если палеонтологии раньше отводилась лишь роль реконструкции процесса эволюции (Борисяк, 1947), то современные методы исследования дают возможность изучать размах изменчивости в ископаемых популяциях, распространение тех или иных признаков во времени, направленность преобразования популяций и ее зависимость от биоценотической среды, роль миграции и изоляции в формировании внутривидовых и видовых форм (Simpson, 1944, 1953; Genetics..., 1949; Kurten, 1958; Паавер, 1965, 1973, 1976; Сарычева, Яблоков, 1973; Буко, 1979, и др.). Собранные послойно большие серии ископаемых остатков позволяют выявить и изучать изменчивость по многим признакам на основе современных методов популяционного анализа и статистической обработки данных. Теперь уже мало кто сомневается в реальности феномена отсутствия переходных форм в палеонтологической летописи, резкого возрастания многообразия органического мира в послекембрийских формациях, вымирания многих таксонов на границах геологических периодов и т. д. (Sepkoski, 1979). Отсутствие удовлетворяющего всех объяснения этих фактов заставляет именно геологов и палеонтологов идти в авангарде неокатастрофизма (Eldredge, Gould, 1972; Красилов, 1973, 1977, 1986; Ивановский, 1976; Gould, 1977b, 1982a, 1982b; Gould, Eldredge, 1977, 1983; Sepkoski, 1979; Stanley, 1979; Eldredge, 1985; Raup, 1986; Raup, Sepkoski, 1986, 1988; Fox, 1987). Опубликована целая серия коллективных монографий, посвященных проблемам глобальных кризисов в эволюции живого, массовых вымираний и их причин (Dynamics..., 1986; Global..., 1986; Pattern..., 1986; The mass extinction..., 1994). Правда, среди палеонтологов со второй половины 1980-х гг. наметился явный отход от неокатастрофизма и все большее обращение к традиционным градуалистическим объяснениям (см.: Татаринев, 1987). Весьма показательно, например, то, что если «Дебаты о массовых вымираниях» (The mass extinction..., 1994) стали настоящей антологией для сторонников ударных факторов эволюции, то не менее успешно двумя годами позже были изложены и контраргументы в коллективной монографии «Против великого вымирания динозавров» (The great dinosaur..., 1996).

Третьей и основной причиной оживления неокатастрофизма стали новейшие открытия в области кариосистематики, молекулярной биологии и биологии развития, делающие все более серьезную аргументацию в пользу идей о возможности скачкообразного образования, скачкообразного возникновения изоляции и т. д. на базе хромосомных перестроек, дупликации отдельных блоков генов и целых геномов, мутаций регуляторных генов, отдаленной гибридизации и полиплоидии, дрейфа генов и быстрого преобразования генетической структуры периферийных изолятов, горизонтального переноса генетической информации, вскрытия генетического груза в популяциях и т. п. (Sturtevant, Dobzhansky, 1936; Dobzhansky, 1943; Дубинин, Тиняков, 1946; Воронцов, 1958, 1988, 1999; Matthey, 1960; Завадский, 1968; White, 1968, 1978; Gottschalk, 1970; Stebbins, 1971, 1982; Алтухов, 1974, 1983; Даревский, 1974, 1995; Schwanitz, 1974; Dobzhansky et al., 1977; Боркин, Даревский, 1980; Evolution and speciation, 1981; Тахтаджян, 1983, 1991; Грант, 1984; Дубинин, 1986; Рэфф, Кофмен, 1986; Кирпичников, 1988; Korochkin, 1993; Стегний, 1993; Рычков и др., 1996; Бочков, 1997; Корочкин, 1999; Баранов и др., 2000). Открытие мобильных диспергированных элементов и мутаций регуляторных генов вызвало особенно бурную дискуссию в эволюционной теории, так как эти явления, казалось, указывали реальный генетический механизм скачкообразного возникновения видов и таксонов более высокого ранга (Britten, Davidson, 1969, 1971, 1982; Valentine, Campbell, 1975; Zuckerkandl, 1976; McClintock, 1978, 1984; Woodruff et al., 1979; Георгиев, Гвоздев, 1980; Голубовский, 1994, 1999; Тихоненко, 1980; Engels, 1981; Goodwin, 1982; Erwin, Valentine, 1984; Кордюм, 1982; Тетушкин, 1984; Хесин, 1984; Lewin, 1984; Kidwell, 1985; Гвоздев, Кайданов, 1986, 1990; Jeppsen, 1986; Георгиев, 1989; Кайданов и др., 1994; Кайданов, 1996).

В этих условиях «на ура» было встречено переиздание в 1980 г. книги Р. Гольдшмидта «Материальные основы эволюции», впервые опубликованной четырем десятилетиями раньше (Goldschmidt, 1940). Не вдаваясь в ход дискуссий вокруг идеи о современном скалтиационизме (неокатастрофизме), который частично уже был рассмотрен в литературе (Орлов, 1988; Воронцов, 1988, 1999; Татаринев, 1987; Назаров, 1991; Голубовский, 2000) и подробно будет проанализирован в специальной главе, отметим только, что ее неожиданным результатом оказался вывод о совместности этих идей с теорией естественного отбора. К такому выводу пришли не только относительно молодые биологи-эволюционисты, но и многие создатели СТЭ (Simpson, 1970, 1984; Stebbins, Ayala, 1981; Wright, 1982; Тахтаджян, 1983).

Правда, некоторые прежние сторонники СТЭ под влиянием этих дискуссий посчитали поколебленными основополагающие постулаты СТЭ о единстве механизмов микро- и макроэволюции и провозгласили тезис о кризисе СТЭ, о необходимости нового син-

теза в учении о макроэволюции (Назаров, 1991). Не отрицая важности постоянной проверки и пересмотра постулатов эволюционных концепций в связи с фундаментальными открытиями в различных областях биологии, хотелось бы все-таки на основе истории эволюционных идей в XIX и XX в. попытаться по-новому взглянуть на дилемму градуализма и сальтационизма.

Отмеченные выше обстоятельства делают эту задачу особенно актуальной еще и потому, что история изменчивых отношений между униформизмом и катастрофизмом в общем виде, как и между градуализмом и сальтационизмом в эволюционной биологии, до сих пор освещена лишь фрагментарно. Между тем именно она позволяет понять многие отличительные черты современного эволюционизма.

Данное исследование призвано не только реконструировать основные этапы развития катастрофизма и неокатастрофизма с учетом его социально-культурной детерминации, но, по возможности, дифференцировать реальные факты и артефакты, зачастую одновременно лежащие в основе тех или иных концепций. Непредвзятый историко-критический анализ с неизбежностью приводит к выводу о том, что с утверждением эволюционной идеи в биологии элементы катастрофизма в той или иной степени становятся присутствующими во взглядах многих биологов-эволюционистов. Влияние сальтационизма сказалось и на творчестве самого Дарвина, особенно в период начального формирования теории естественного отбора (Колчинский, 1999а). Можно поэтому утверждать, что предпосылки возможного синтеза градуализма и неокатастрофизма сложились уже достаточно давно.

Исходя из перспектив такого теоретического синтеза, особое место в настоящем исследовании отведено рассмотрению отношений, сложившихся между СТЭ и неокатастрофизмом (сальтационизмом). СТЭ, одним из краеугольных положений которой является признание единства механизмов микро- и макроэволюции, доминировала до 70-х гг., когда и развернулись дискуссии о необходимости нового синтеза в эволюционной биологии, когда одной из центральных задач стала проблема неравномерности темпов эволюции, вокруг которой и произошло своеобразное воссоединение коллизии дарвинизм—неокатастрофизм или градуализм—сальтационизм. Мы твердо убеждены в том, что на самом деле никакой коллизии нет и согласны с теми авторами, которые считают, что в отличие от дискуссий, имевших место в истории эволюционизма 60—100 лет тому назад, в наши дни происходит не столько дальнейшее теоретическое размежевание сторон, сколько постепенное их сближение на основе обоюдной внутренней трансформации. Создаются и начинают реализовываться условия для синтеза СТЭ и некоторых эволюционных концепций, до этого преимущественно разрабатывавшихся в рамках неокатастрофизма.

Было бы неверно вместе с тем не видеть и реальной сложности этого процесса, который в целом протекает неравномерно и противоречиво. Свидетельством тому может явиться хотя бы современное возрождение антиэволюционного катастрофизма в виде так называемого «научного креационизма» как итог длительной борьбы креационистов и эволюционистов за культурное влияние в обществе (Hayward, 1998; Smout, 1998). Задача нашего исследования состоит в том, чтобы проанализировать историю этого долгого и непростого пути. Предполагается показать важность для теории эволюции проблемы неравномерности темпов развития органического мира и рассмотреть основные результаты ее обсуждения. Данная проблема была центральной и для всех неокатастрофистских концепций, которые отнюдь не были простым конгломератом антидарвинистских гипотез, как иногда представляется. Именно в них конструктивно разрабатывались вопросы, не включенные в сферу внимания дарвинизма или оказавшиеся на его периферии. Поэтому исследование истории неокатастрофизма позволит охарактеризовать не только истоки и содержание многих современных дискуссий в эволюционной биологии, но и перспективы их дальнейшего развития.

Назрела необходимость пересмотра сложившейся односторонней трактовки катастрофизма и неокатастрофизма. Для этого важно достаточно полно охарактеризовать весь спектр катастрофистских и неокатастрофистских концепций в XIX и XX вв.; проанализировать источники и внутренние связи различных течений в рамках неокатастрофизма; рассмотреть историю взаимоотношения и взаимодействия катастрофизма и неокатастрофизма с дарвинизмом и СТЭ на разных этапах их развития; показать возможность объединения предложенных в их рамках объяснительных принципов.

В основу исторической оценки и отдельных концепций, и катастрофизма, как направления в целом, положено отношение к принципу селектогенеза. Но и само понимание селектогенеза не было исторически застывшим, но постоянно обогащалось, в том числе и благодаря ассимиляции положений, сформулированных первоначально в недрах катастрофизма.

Широта рассматриваемого направления, многообразие гипотез к нему относящихся определяют круг используемых источников. Исходным при этом стало положение об исключительной важности знания истории эволюционных идей при выборе направлений современных исследований и для понимания тенденции их развития в ближайшем будущем. Мы стремились еще раз показать, что история науки — это не прогулка по кладбищу забытых идей, а путь к правильному пониманию и постановке современных проблем. Если нам удастся в этом убедить читателей, то главная цель работы, по нашему мнению, будет достигнута.

Часть I

КЛАССИЧЕСКИЙ КАТАСТРОФИЗМ И АНТИЭВОЛЮЦИОНИЗМ

ГЛАВА I

Исходные положения

1. 1. Историография катастрофизма и неокатастрофизма

Как уже было отмечено, в историко-научной литературе стало достаточно традиционным устойчивое противопоставление эволюционизма и катастрофизма, трактовка их как взаимоисключающих концепций. Именно этим, видимо, можно объяснить то, что в литературе катастрофизм XIX в. чаще всего рассматривается только как антитеза дарвиновской теории. Что же касается неокатастрофизма, т. е. эволюционного катастрофизма в собственном смысле, то он освещен еще в меньшей степени. Сам термин «неокатастрофизм» лишь недавно был введен в эволюционно-биологическую литературу. Поэтому напрасно было бы искать соответствующий раздел в наиболее известных работах по истории эволюционной идеи в биологии (Radl, 1909; Делаж, Гольдсмит, 1916; Nordenskiöld, 1926; Fothergill, 1952; Zimmermann, 1954; Gardner, 1960; История эволюционных..., 1966; Dobzhansky, Boesiger, 1968; Филипченко, 1977; Мауг, 1982а, и др.). В лучшем случае можно встретить лишь анализ сальтационных элементов, присущих взглядам некоторых противников дарвинизма. Чаще всего речь шла о сальтационизме в трудах А. Келликера, С. И. Коржинского, Г. де Фриза, Л. С. Берга, А. А. Любищева. Даже в фундаментальных сводках по истории биологии, вышедших сравнительно недавно как у нас в стране, так и за рубежом (История биологии с древнейших..., 1972; История биологии с начала..., 1975; Jahn et al., 1985, 1998; Ruse, 1999) нет не только специальных разделов, которые были бы посвящены неокатастрофизму, но даже не используется сам термин «неокатастрофизм».

Исключением являются только монографии Л. Ш. Давиташвили (1940, 1948) и К. М. Завадского (1973), в которых есть главы о неокатастрофистских или сальтационистских концепциях эволюции. Но книги Давиташвили не только устарели, но и уже в самый

момент своего появления были стягочены всеми пороками, характерными для отечественной историко-научной литературы 30—50-х гг., когда анализ содержания той или иной концепции подменялся вульгарными социологизированными суждениями. Достаточно привести названия лишь некоторых разделов книги Давиташвили «Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина» (1940): «Буржуазные палеофизиологи», «Антидарвинисты — „сокрушители“ теории рекапитуляции», «Автогенетические идеи и теории Абеля, Осборна и других „лидеров“ палеонтологии в капиталистических странах», «Дальнейшие успехи реакционного броуновизма в палеонтологии капиталистических стран», «Некоторые из наиболее резких проявлений агрессивного антидарвинизма», «О некоторых способах, применяемых реакционерами в борьбе против дарвинизма». При этом при разборе взглядов сторонников сальтационизма (Д. Н. Соболева, А. Келликера, К. Бойрлена, О. Шиндевольфа) используется множество философских терминов, употребляемых часто не к месту. К тому же идеи этих авторов просто искажены, цитаты произвольно усечены или даны в отрыве от контекста. Недостатком работ Давиташвили является и отсутствие четкой теоретической позиции при разборе различных концепций (см.: Колчинский, 1973а).

Иной характер носит книга К. М. Завадского «Развитие эволюционной теории после Дарвина» (1973). Призывая к различению эволюционных концепций и по такому признаку, как величина элементарного шага эволюции, Завадский перечислил четыре их группы: 1) неокатастрофизм, типогенез; 2) гетерогенез, мутационизм; 3) ламаркизм; 4) СТЭ. Им дан сжатый, но очень содержательный анализ гипотез раннего неокатастрофизма и мутационизма второй половины XIX—начала XX в. Однако исходная установка на то, что данные гипотезы были очень редки в эволюционной теории, побудила его ограничиться изложением взглядов лишь наиболее ярких представителей неокатастрофизма (А. Келликер, Э. Зюсс, С. И. Коржинский, Г. де Фриз). Другие же сторонники этого направления (О. Геер, А. Виганд и др.) лишь упоминаются. Практически не затрагиваются и сальтационистские воззрения таких крупнейших представителей эволюционной мысли, как Л. С. Берг, Э. Дакке, Д. Н. Соболев и др. Трудно согласиться и с безоговорочным отнесением всех неокатастрофистских и мутационистских построений к антидарвинизму и даже к идеалистическим концепциям эволюции.

В последние десятилетия были предприняты попытки анализа неокатастрофизма как специфического направления в эволюционизме (Колчинский, 1973б, 1975; Завадский, Колчинский, 1977; Назаров, 1984, 1991). Однако нас с Завадским неокатастрофизм интересовал прежде всего в плане решения в нем вопроса о возможности и характере изменения факторов и причин эволюции. Главное внимание поэтому уделялось не столько теоретическим

доводам и фактическим аргументам неокатастрофистов, сколько отстаиванию ими принципа отсутствия общих для всей истории жизни на Земле факторов и причин эволюции, а также принципа возможности замены одних факторов и причин другими. Такие исходные теоретические установки неокатастрофизма в конечном итоге неминуемо приводили к признанию факторами эволюции внешних по отношению к живому сил и агентов и к допущению разовой смены всех фундаментальных свойств жизни. Отсутствие в биологии того времени даже малейшего намёка на возможность таких изменений естественно обусловило нашу установку на априорную ошибочность неокатастрофизма, выявляющуюся при анализе конкретных концепций. Именно в этом логическом плане все неокатастрофистские концепции рассматривались как антидарвинистские, поскольку их авторы выступали против положений об аккумулярующем действии отбора, о преемственности сменяющихся факторов и причин эволюции и т. д. К тому же мы ограничились анализом взглядов лишь типичных представителей выделенных нами форм неокатастрофизма, что было обусловлено скорее логическим, чем историческим характером нашего исследования.

В серии работ В. И. Назарова (1984, 1990, 1991), пожалуй, впервые выделены основные этапы развития неокатастрофизма-сальтационизма как специфического направления недарвиновских объяснений макроэволюции. Назаров дает весьма содержательный и подробный анализ эволюционных взглядов К. Бойрлена, Р. Гольдшмидта, А. Далька, О. Шиндевольфа и некоторых других наиболее видных его представителей. Первоначально неокатастрофизм-сальтационизм рассматривался им как одна из разновидностей финализма. Но телеология и циклизм, характерные для финалистов, свойственны далеко не всем неокатастрофистским построениям. Многие из сторонников неокатастрофизма отнюдь не считали, что крупные мутации, резко меняющие системы органов, механизмы онтогенеза, способ питания и поведения и т. д., являются целенаправленными и исходно адаптивными. Как правило, речь шла о «перспективных уродах», адаптивность которых еще должна быть проверена в сложных биотических взаимодействиях. Многие варианты сальтационизма, например генетический мутационизм, весьма сходны с дарвинизмом в признании случайного и неопределенного (по отношению к будущим адаптациям) характера наследственной изменчивости. Правда, в отличие от дарвинизма, возможность внезапного, крупного и гармоничного изменения организма не обсуждается, а попросту постулируется. Механизм гашения дезинтегрирующего действия таких крупных перестроек фактически не объясняется. Уделяя основное внимание связи неокатастрофизма с различного рода телеологическими принципами, Назаров в этих своих публикациях фактически не учитывал, что главное отличие этого направления в эволюционизме заключается в признании су-

ществования особых механизмов макроэволюции. Они, хотя и могут носить циклический, периодический характер, по отнюдь не телеологичны по своей сути. В качестве причин макроэволюции поэтому нередко назывались различные эндогенные факторы.

Однако недавно Назаров коренным образом изменил свое отношение к СТЭ и конкурирующим с нею концепциями макроэволюции. В превосходном историко-критическом очерке «Учение о макроэволюции. На путях к новому синтезу» (1991) он пришел к выводу, что «имеющаяся совокупность данных, говорящих против синтетической теории эволюции, явно перевешивает противоположные свидетельства и аргументы» (Там же. С. 258). В соответствии с его новой теоретической позицией, уровни микро- и макроэволюции «четко разделены и происходящие на них процессы управляются совершенно разными факторами» (Там же, подчеркнуто нами. — Э. К.). В свете новейших данных об организации генома и мобильных диспергированных генах вся эволюция представляется Назарову неким обширным «царством» случайности, где предстает вся «мистерия» видообразовательного скачка. Изменилось и его отношение к авторам макромутиационистских и неокатастрофических концепций. Теперь он считает, что «представления Шиндевольфа о способах возникновения высших таксонов находят частичное подтверждение как в пунктуализме, так и в открытиях молекулярной генетики» (Там же. С. 186).

Недавний всплеск неокатастрофизма в эволюционном учении вызвал появление работ, в которых делались попытки обзора современных гипотез подобного толка. Так, например, начальная история концепции «прерывистого равновесия» проанализирована С. А. Орловым (1988) и частично затрагивается в работах В. А. Красиловой (1977), В. А. Кордюма (1982), К. Л. Паавера (1983), Н. Н. Воронцова (1984, 1988, 1999), Л. П. Татарина (1983а, 1983б), М. Д. Голубовского (2000). Особо большое внимание уделяет этому вопросу Татарин (1987, 1988а).

В отличие от Назарова, Татарин скептически отнесся к попыткам построить сколько-нибудь законченную концепцию макроэволюции на сальтационной основе. Отмечая спекулятивный характер «информационной концепции эволюции биосферы», «астероидной гипотезы» и т. д., он отнюдь не отвергает априорно возможность эволюционных изменений сальтационного характера, но испытывает затруднения в оценке распространенности этого механизма макроэволюции. Указывает он и на отсутствие неоспоримых данных «о периодичности распределения во времени массовых вымираний» (1987. С. 177). Выводам о катастрофичности вымираний, как он полагает, существенно «подыгрывают» и приемы статистической обработки данных, которыми обычно пользуются палеонтологи для облегчения этого процесса (Там же. С. 177—178). Моменты вымирания стараются приурочивать к концу определенного яруса, продолжительность которого колеблется от 5 до 15 млн лет,

независимо от того, когда действительно исчезли представители того или иного таксона. Более того, при этом учитывается лишь вымирание последнего вида, в то время как предшествующее вымирание могло быть гораздо более интенсивным. Для окончательного решения вопроса о причинах и характере коренного обновления биоты на границе различных ярусов необходимо перейти «к анализу данных на видовом (а не семейном или отрядном) уровне и учитывать с максимальной точностью моменты вымирания и в пределах ярусов (веков)» (Там же. С. 181).

Говоря о недостатках, присущих работам отечественных авторов, посвященных истории катастрофистских и неокатастрофистских теорий и гипотез, следует иметь в виду, что они тем не менее обладают рядом преимуществ сравнительно со столь же немногочисленными публикациями зарубежных коллег, в которых рассматривается эта проблема. По сути дела единственным автором, анализирующим в последние десятилетия как историю катастрофизма, так и его современное состояние, является английский биохимик Т. Палмер. Серия его небольших по объему обзорных статей (см., например, Palmer, 1985) была обобщена в монографии «Катастрофизм, неокатастрофизм и эволюция» (Palmer, 1998).

Характерной особенностью его позиции является упрощение реальной истории как катастрофизма, так и того направления в развитии эволюционной мысли, итоги которого воплощены в синтетической теории эволюции. По мысли Палмера, СТЭ, так же, как и теория Дарвина, основана исключительно на градуалистических принципах, и в силу этого доминирующим в ней является представление о полной постепенности и прогрессивной направленности эволюционных изменений. Он полагает, что укоренившееся после работ Лайеля представление о том, что только униформистская интерпретация основана на реальных фактах, в то время как попытки катастрофистских представлений основаны на артефактах и на апелляции к супернатуральным причинам, оказалось чрезвычайно живучим. Именно оно явилось главной причиной, по которой автор не усматривает сколько-нибудь серьезных различий между катастрофизмом XIX в. и неокатастрофизмом века XX, последний нов только с точки зрения его временной близости к сегодняшнему дню.

Существенные изменения в катастрофизме, как представляется Палмеру, наметились только в последние десятилетия. Связаны они, прежде всего, с растущим пониманием того, что ход и геологической истории, и эволюции живого, действительно, могли зависеть от необычных по интенсивности воздействий извне. Таким образом, события эти, которые, по его мнению, можно назвать революционными для эволюционной биологии, связаны с усилением лишь одного направления из широчайшего спектра неокатастрофистских концепций. Вряд ли с этим можно согласиться. Не спасает положения и то, что Палмер, вскользь упоминает и другие

сальтационные объяснения, в частности теорию макромутаций Р. Гольдшмидта и концепцию прерывистого равновесия.

Такая трактовка событий, равно как и признание того, что в СТЭ уделяется недостаточное внимание значению массовых вымираний, которые, освобождая множество экологических ниш, провоцируют тем самым последующие вспышки диверсификации организмов, приводит автора к убеждению о необходимости нового эволюционного синтеза. Главную перспективу такового он усматривает в коррекции градуализма на основе неокатастрофистских представлений.

Пятью годами позже была опубликована монография Палмера «Противостояние. Катастрофизм и эволюция: продолжающаяся дискуссия» (Palmer, 1998). Она явилась по сути всего лишь расширенным вариантом выше упомянутой работы. Почти трехкратное увеличение объема связано не с изменением позиции, а лишь с большим числом примеров катастрофических событий, рассматриваемых автором. Вновь повторяя мысль о том, что развитие эволюционной мысли в XX в. было связано преимущественно с униформистскими установками и основанными на них градуалистическими объяснениями истории живого, практически в неизменном виде унаследованными от XIX в., он усматривает в этом главную причину того, что на протяжении большей части двадцатого столетия в сознании научного сообщества практически безраздельно господствовало убеждение в том, что катастрофизм как таковой давно уже мертв. Любые эволюционные изменения трактовались соответственно только как непрерывные и постепенные.

Только лишь последнее десятилетие или немногим большее число лет стало тем временем, когда в мире академической науки произошла своеобразная революция. Суть ее состоит в возрождении, казалось бы, уже навсегда погребенного катастрофизма. Именно с этим событием автор связывает понятие неокатастрофизм. Последний для него является, таким образом, примером новейшей теоретической конструкции.

Вся история противостояния катастрофизма и эволюционизма интерпретируется им на основе данной посылки. Согласно Палмеру, оппозиция между ними сформировалась фактически еще в додарвиновские времена и была характерна и для Франции (Кювье — Ламарк), и для Англии (Седжвик — Лайель). Главной особенностью катастрофизма этого времени является обращение к причинам и факторам исключительно земной природы. Невозможность подкрепить фактами реальность их существования привела к тому, что катастрофистские модели отступают на второй план. Положение еще более усугубилось с появлением теории естественного отбора Дарвина. Последняя лишь в самой малой степени отличается от классического униформизма. Основанные на ней градуалистические объяснения отличаются только тем, что догмат постепенности дополнен в них допущением возможности изменения интен-

сивности событий, которые могут явиться следствием локальных квазикатастроф.

Вся последующая история отношений между эволюционизмом и катастрофизмом представляется Палмеру бессодержательной, так как ничего нового за более чем столетний период не произошло. Именно поэтому он обращается сразу к 80-м гг. XX в., когда таковые новшества впервые начинают намечаться и осуществляться. Реанимация катастрофизма и растущее внимание к нему объясняются тем, что он возобновляется в форме представлений о ключевой роли не столько эндогенных, сколько экзогенных по отношению к жизни на нашей планете факторов. Современный катастрофизм отличается, прежде всего, этим обстоятельством. Другие схожие с ним представления, в частности возникшая практически одновременно теория прерывистого равновесия, важны не столько для его внутреннего изменения, сколько как фоновые события, способствующие укреплению позиций неокатастрофизма в самом конце XX в.

Заключая такое достаточно своеобразное изложение истории науки, Палмер считает возможным наметить перспективы дальнейших событий. Обращаясь к взглядам П. Мэтью, который, по его мнению, предвосхитил дарвиновский принцип естественного отбора, но, в отличие от самого Дарвина, считал его действующим в более катастрофическом контексте, он полагает, что современные изменения в эволюционной мысли являются самыми первыми шагами к грядущей замене дарвинизма «мэтьюизмом». Последний должен воплотить в себе итоги возможного синтеза классического селекционизма и катастрофизма.

С подобной точкой зрения трудно согласиться, и представляемая работа является развернутым историко-научным аргументом против нее.

Накопец, совсем недавно появилась книга палеоантрополога Дж. Шварца «Внезапное возникновение: ископаемые, гены и происхождение видов» (Schwartz, 1999), в которой содержится немало исторического материала об ископаемых находках, проливающих свет на филогению гоминид. Автор уверен, что ни одна из форм отбора не причастна к происхождению человека, так как эволюция идет за счет мутаций гомеоморфных генов (homeobox genes), контролирующих онтогенез и его тайминг. Мутанты, накапливаясь в популяции, могут достигнуть такой частоты, что начнут скрещиваться друг с другом и могут в результате образовать новый вид. При этом остается неясным, почему из возможного множества разнообразных мутаций использовались именно те, которые привели к становлению специфически человеческих черт.

Автор не совсем точно трактует и отношения создателей СТЭ к теории Р. Гольдшмидта. В частности, он упрекает Э. Майра в том, что в 1942 г. он резко критиковал взгляды Гольдшмидта в книге «Систематика и происхождение видов» (Maug, 1999). На самом же

деле молодой начинающий орнитолог Майр в начале 40-х гг. с большим почтением относился к трудам знаменитого профессора генетика, часто цитируя их в этой книге. Дорожил он и личными хорошими отношениями с ним. При этом Майр никогда не забывал, что его соотечественник, будучи евреем, покинул Германию не по своей воле. Книгу же Майра можно было воспринимать как критику сальтационизма, поскольку приведенный им материал по кольцевому распределению географических рас наглядно показывал как градуальные изменения приводят к формированию изолирующих механизмов в местах их вторичного контакта.

Итак, в целом литература по истории дискуссий сторонников градуализма и неокатастрофизма весьма скудна. Она не позволяет представить все многообразие относящихся к нему концепций и закономерности их развития. Несколько иначе обстоит дело с анализом истории одной из проблем, занимающей обычно видное место в трудах сторонников неокатастрофизма. Это проблема массовых вымираний организмов. Начиная с работ Р. Гернеса (Hoernes, 1911, 1912) и до наших дней опубликованы сотни книг и статей, в которых с той или иной степенью полноты рассматриваются разнообразные гипотезы массовых вымираний. Среди работ на русском языке особенно интересны труды классиков отечественной палеонтологии М. В. Павловой (1924), А. П. Павлова (1924), Д. Н. Соболева (1928). Достаточно полно представлено многообразие гипотез «монодинамических или ударных факторов вымирания» в книге Л. Ш. Давиташвили (1969). Ряд современных неокатастрофистских гипотез анализируется в трудах Д. И. Степанова (1959), Э. И. Колчинского (1973), В. А. Красиловой (1977), Б. В. Пояркова (1979), С. А. Орлова (1983), В. И. Назарова (1984, 1991), М. И. Ремизовского (1985), Л. П. Татарникова (1987, 1988а). Существенным недостатком большинства из этих работ, в том числе и наших, является попытка оценить гипотезы об ударных факторах вымирания с позиций градуализма или даже униформизма. Современные неокатастрофистские объяснения причин вымирания организмов довольно хорошо представлены в книге «Катастрофы в истории Земли» (1986). Среди работ по истории неокатастрофизма в геологии прежде всего следует назвать монографии А. И. Равикович (1969), Б. П. Высоцкого (1977), И. Г. Малаховой (1989) и др.

В соответствующих разделах, посвященных тому или иному направлению катастрофизма и неокатастрофизма, взглядам их сторонников, мы подробнее остановимся на посвященной им литературе, которая, порой, достаточно обширна, но чаще всего фрагментарна. Если говорить об эволюционистах XX в., то больше всего повезло О. Шиндewolfу, А. Ванделю и Р. Гольдшмидту (Ежиков, 1940; Heberer, 1958, 1974; Степанов, 1959; Коробов, 1971; Ермоленко, 1972; Лукина, 1972; Wappler, 1973; Назаров, 1984, 1991). В последние годы резко возрос интерес к Р. Гольдшмидту. В то же время в отечественной историко-научной литературе нет ни одной

статьи о К. Бойрлене, Р. Ведекинде, Э. Дакке и до недавнего времени даже о выдающемся нашем палеонтологе Д. Н. Соболеве (Колчинский, 1996; Kolchinsky, 2001a).

Таким образом, попытка целостного анализа истории развития идей катастрофизма в биологии, дискуссии сторонников неокатастрофизма и СТЭ призваны заполнить весьма существенный пробел в наших знаниях о поиске путей к синтезу знаний о макроэволюции.

1. 2. Типология катастрофизма и неокатастрофизма

Существуют серьезные трудности классификации эволюционных концепций. Она не может быть произведена на базе какого-либо одного критерия. В качестве оснований для подобной классификации К. М. Завадским (1973) было выделено десять критериев, комплексное использование которых позволяет приблизиться к более или менее удовлетворительной типологии эволюционных учений.

Сказанное вполне справедливо и для классификации катастрофизма и неокатастрофизма-сальтационизма, который очень многолик. Его концепции имеют различное фактическое и теоретическое обоснование. Отличаются они друг от друга и пониманием природы движущих сил эволюции, трактовкой содержания элементарного эволюционного преобразования и характера смены факторов и причин эволюции. Среди неокатастрофистов есть сторонники эктогенеза и автогенеза, монофакториальных и полифакториальных концепций эволюции, циклического и ациклического характера смен каузальных механизмов эволюции и т. д. Нельзя забывать и о том, что идеи внезапного видообразования, «квантовой эволюции» и т. д. занимают видное место и в трудах многих создателей СТЭ.

Главное отличие неокатастрофизма или сальтационизма от других концепций эволюции — это признание возможности внезапных изменений органического мира: будь то скачкообразное преобразование органов, мутационное возникновение «элементарных видов», рас и настоящих видов, внезапное становление надвидовых таксонов и, наконец, коренные преобразования целых флор и фаун. В этом плане неокатастрофизм отличается как от ламаркизма, где элементарным шагом эволюции считается изменение отдельной особи путем наследования приобретенных признаков, так и от дарвинизма, считающего таким шагом наследственное закрепление сдвига адаптивной нормы реакции популяции. В то же время и внутри самого неокатастрофизма по критерию величины элементарного шага эволюции можно выделить:

1. Микросальтационизм, для которого наименьшим шагом является становление таксонов внутривидового или видового ранга.

2. Макросальтационизм, типогенез, макромутационизм, где таким шагом считается возникновение новых семейств, отрядов, классов и т. д.

3. Неокатастрофизм в полном смысле этого слова, т. е. признание внезапного коренного обновления всей биоты.

Необходимо отметить существование объективных трудностей определения скорости реальных процессов эволюции. Всегда остается неясным, что избирается основой для такого измерения: генетическое, морфологическое или таксономическое изменение. Генетическими методами практически невозможно измерять темпы эволюции, запечатленной в палеонтологической летописи, так как нельзя показать степень генетического изменения популяции за год, столетие или какую-то другую единицу абсолютного времени (Симпсон, 1948. С. 6). Столь же серьезные трудности возникают и при выборе меры морфологического изменения в единицу времени (Рауп, Стэнли, 1974). Более простым представляется измерение темпов эволюции по изменению числа таксонов за единицу времени. Однако и в этом случае возникают непреодолимые трудности, так как объемы таксонов одного и того же ранга несопоставимы в разных группах организмов. При использовании этого показателя возможны ошибки, обусловленные субъективностью оценок ранга таксонов. Степень обоснованности ранга таксона весьма расплывчата, о чем прекрасно осведомлен любой систематик.

Кроме того, при выделении периодов крупных преобразований флор и фаун нередко не учитывается фактическое различие между периодами больших и малых скоростей эволюции. Между тем требуется максимально полная информация об отношении общего числа таксонов, существовавших в отдельные периоды, к числу вновь возникших таксонов. Наши знания о скорости эволюции базируются, как правило, на констатации факта появления в палеонтологической летописи новых таксонов, но оно может быть и результатом подлинного новообразования, и следствием миграции, и просто итогом счастливого сочетания тафономических факторов.

От субъективизма в оценке скоростей эволюции не спасает предложение Симпсона разделить скорости на филетические, кладистические и таксономические. В конечном счете, все сводится опять же к рангу и объему таксонов, со всеми вытекающими отсюда сложностями. «Неудивительно, что вся литература полна произвольных утверждений о быстрых или медленных темпах эволюции без анализа объективных данных, позволяющих определить или сравнить темпы... в еще меньшей степени эти данные получали математическое выражение» (Simpson, 1953. P. 3). И хотя со времени этого высказывания классика современной палеонтологии прошло уже более сорока лет, существенных перемен к лучшему тем не менее нет. И прав П. Томпсон (Thompson, 1983), утверждая,

что хотя суждения о скорости эволюции как будто бы и базируются на ископаемом материале, но выводятся скорее из теоретических рассуждений, поскольку палеонтологических данных для окончательного вывода обычно недостаточно даже в непрерывных отложениях.

Нельзя забывать и об отсутствии четких критериев для различения постепенной и скачкообразной эволюции. Ведь всякое изменение, в том числе и самые мелкие мутации, всегда есть скачок, прерыв постепенности. Поэтому, отделяя сальтационизм от градуализма, следует учитывать и этот аспект классификации.

Неокатастрофизм дифференцируется и по трактовке причин, лежащих в основе филогенетических преобразований. Здесь четко различаются сторонники автогенеза и эктогенеза. Автогенетический неокатастрофизм постулирует действие неких внутренних законов, вызывающих коренные изменения исходных форм. Мысль о внезапно наступающих массовых переканках, ведущих к возникновению новых таксонов, нередко объединялась с признанием существования всеобщего «внутреннего закона» развития, действующего импульсивно или проявляющегося только при определенном сочетании условий. Автогенез, как правило, носил откровенно телеологический характер в трактовке направленности эволюции. Любопытно, что здесь униформистское признание существования общих причин эволюции вполне уживалось с сальтационистским пониманием характера филогенетического формообразования, тогда как последовательные неокатастрофисты всегда противостояли униформизму не только в толковании темпов перехода от старого таксона к новому, но и в объяснении причин этого перехода. Вместо униформистского положения о постоянстве факторов и причин эволюции выдвигался тезис об их внезапной замене.

Необходимо отметить и тот парадоксальный факт, что, ратуя за скачкообразность изменений, сторонники автогенетического неокатастрофизма иногда по существу понимали эволюцию как процесс, идущий равномерными темпами (Орлов, 1975). Например, Г. де Фриз при выделении мутационных и премутационных периодов в конечном счете пришел к выводу, что в истории живого мутационные периоды наступали через одинаковые промежутки времени — каждые 40 000 лет. Премутационный период, таким образом, является постоянным по продолжительности (де Фриз, 1932), а темп эволюции оказывается тем самым равномерным. О неравномерности эволюции можно говорить лишь применительно к ограниченному отрезку времени. Аналогичные расчеты и рассуждения характерны и для сторонников концепции «прерывистого равновесия» (Williamson, 1981).

Эктогенетические неокатастрофисты связывают изменения в органическом мире с внезапными внешними катаклизмами — геологическими, физико-географическими, космическими и т. д. В от-

личие от сторонников автогенеза они не настаивают на правильности в чередовании периодов покоя и резких трансформаций, хотя и не исключают закономерного характера изменения внешних условий. Встречались и различные подходы к объяснению механизма воздействия внешних факторов. В одних случаях им приписывалось прямое формоформирующее действие. В других же, вполне с дарвинистских позиций обсуждалась возможность значительного ускорения процессов вымирания и формообразования под влиянием эндогенных факторов, действие которых признавалось, однако, несамостоятельным, а опосредованным через биотические взаимодействия и процесс отбора. Здесь практически к минимуму сведены отличия от дарвинизма, в котором также признается существенная роль многих абиотических процессов, воздействующих на эволюцию популяций, видов, флор и фаун и даже всего живого на Земле. Эти процессы могут быть региональными, как, например, засоление или опреснение водоема, распространение вулканического газа после подводного извержения и т. п. Вместе с тем в качестве таковых факторов могут выступать и процессы планетарного масштаба, действие которых разворачивается в течение геологического времени (изменение уровня океана, глобальные изменения климата, изменение состава атмосферы и т. д.). Независимо от того, каково происхождение этих факторов — дальнекосмическое, солнечное или теллурическое, все они по сути дела являются внешними по отношению к биосфере, хотя и могут оказать весьма существенное влияние на характер и темп ее преобразований.

При классификации неокатастрофистских концепций необходимо учитывать и различия между ними в трактовке характера смены факторов и причин эволюции. Здесь также выделяются два направления: циклический или ациклический неокатастрофизм (Завадский, Колчинский, 1977). Первый связан с признанием периодического характера таких смен. В рамках этого направления разрабатывались гипотезы о существовании трех- и четырехфазных циклов в истории как всего органического мира, так и отдельных филогенетических ветвей. По этому признаку сторонники циклического неокатастрофизма по существу могут быть отнесены к тому направлению в финализме, которое В. И. Назаров обозначил как онтогенетическое (1984). Сторонники этой формы неокатастрофизма предполагали, что на каждой фазе филогенетического цикла действуют специфические факторы и причины, исчезающие при переходе от одной стадии к другой. Среди сторонников этой доктрины были и наиболее крупные представители неокатастрофизма — Д. Н. Соболев, О. Шнидевольф — создатели синтетического неокатастрофизма.

Ациклический же неокатастрофизм основывается на признании внезапных вмешательств в процессы органической эволюции уникальных или аперидически действующих мощных абиогенных

факторов, обычно космического происхождения (взрыв сверхновой звезды, повышение уровня жесткой радиации, падение метеоритов, астероидов, столкновение с кометой и т. д.). До недавнего времени эта разновидность неокатастрофизма относительно редко встречалась в литературе. Это, по-видимому, объясняется тем, что подобные гипотезы строились на допущении «шалых» причин эволюции (лавины мутаций, космические катастрофы и т. д.). Такого рода допущения изначально не поддавались проверке и практически не подкреплялись никакими геологическими, палеонтологическими или астрофизическими данными. В последнее время ситуация коренным образом изменилась и мощным потоком стали появляться работы, эксплуатирующие идею о массовых вымираниях в результате падения на Землю астероидов (см., например, Alvarez et al., 1980; Будыко, 1984). Начиная с 1981 г. прошла серия международных конференций, центральной темой которых было обсуждение различных гипотез о глобальных катастрофах и их воздействии на массовые вымирания. Итогом стало появление ряда сводок, посвященных этой проблеме (Geological..., 1982; Extinctions..., 1984; Patterns of change..., 1984; Patterns and processes..., 1986; Катастрофы и история..., 1986; Dynamics of extinction, 1986). Как следует из этих публикаций, нет такого случая массового вымирания организмов, для которого нельзя было бы предложить фактически любую модель глобальных катастроф космического характера. Интересно, что в авангарде построения этих гипотез обычно находятся астрономы, физики, геологи и географы, явно склонные ради удобства выводов упрощать реальный ход процессов в органическом мире.

Особое место среди приверженцев неокатастрофизма занимают авторы, которые стремились к максимальному синтезу принципов и положений, заимствованных из разных концепций эволюции. Не удовлетворяясь синтезом знаний об эволюции, осуществленным на базе учения о естественном отборе, они стремились к созданию собственных синтетических теорий, в которых представления о неких катаклизмогенных факторах глобального масштаба сочетались бы с представлениями об автономных факторах появления макромутаций, системных мутаций, онтомутаций, типостроф и т. д., ведущих к возникновению новых видов и таксонов надвидового ранга. Действие таких автономных факторов они обычно никак не связывали с внешними пертурбациями. Делались попытки и как-то объединить авто- и эктогенетические взгляды с дарвинизмом, но при этом естественному отбору всегда отводилась лишь негативная или распределительная роль.

Нельзя забывать и о том, что идеи сальтационизма всегда занимали заметное место как в работах самого Ч. Дарвина, так и его последователей (Колчинский, 1999а). В рамках СТЭ было предложено несколько моделей «внезапного» (Э. Майр), «квантового» (В. Грант) или «неоформогенного» видообразования (К. М. Завад-

ский). В качестве исходного материала для быстрого становления нового вида назывались крупные хромосомные и геномные мутации, нередко сопровождающиеся переходом к бесполому размножению, отдаленная гибридизация, тератогенез т. д. Это иногда делает практически невозможным ясное разделение сторонников мутационистских или селекционистских концепций эволюции и еще раз подтверждает вывод, что между этими столь резко противопоставляемыми друг другу концепциями эволюции нет принципиальных отличий. На самом деле, как мы полагаем, синтез сальтационизма и селекционизма — это не задача сегодняшнего дня, а процесс, фактически идущий в течение всего развития эволюционной мысли в XX в.

1. 3. О периодизации истории неокатастрофизма

Серьезные трудности возникают и при периодизации истории катастрофизма и неокатастрофизма. Если говорить о последнем, то начиная его изучение, мы с К. М. Завадским (Завадский, Колчинский, 1977) предполагали, что существуют три основных этапа в его развитии:

- 1) возникновение раннего неокатастрофизма (1863—1900 гг.);
- 2) кризис теории естественного отбора и усиление неокатастрофизма, особенно генетического мутационизма (1900—1920-е гг.);
- 3) возникновение концепций синтетического неокатастрофизма (конец 20-х—начало 60-х гг.).

Выделяя эти этапы, мы были уверены, что неокатастрофизм в целом является достоянием истории, хотя и считали нужным подчеркнуть необходимость включения всех рациональных элементов, содержащихся в нем, в сферу современного синтеза в эволюционной биологии.

Предложенная нами периодизация фактически была поддержана В. И. Назаровым (1984, 1990), который справедливо указал на необходимость учета роли сальтационистских воззрений натуралистов додарвиновского периода, а также гипотез «тератологической эволюции» в оформлении современного неокатастрофизма. Следует согласиться и с его попыткой детализировать третий период истории неокатастрофизма путем выделения в качестве специальных значимых событий создание фундаментальных концепций Р. Гольдшмидта, А. Далька и О. Шиндевольфа (40—60-е гг.), а также рождение и обсуждение концепции «прерывистого равновесия» С. Голуда и Н. Элдриджа (с 1972 г. до наших дней).

С учетом этих дополнений, а также факта тесной связи неокатастрофизма как направления эволюционной мысли с общими закономерностями развития эволюционного учения в биологии (Завадский, 1973; Завадский и др., 1983) мы предлагаем выделить в истории неокатастрофистских воззрений следующие периоды.

Первый период — с древнейших времен до начала XIX в., — характеризовавшийся накоплением различного рода фактов и натурфилософских соображений о возможности внезапного порождения и преобразования видов.

Второй период, начавшийся с опубликования трудов Ж. Кювье в начале XIX в., следует охарактеризовать как время оформления катастрофизма в качестве научной концепции в геологии и палеонтологии, что дало мощный стимул для накопления и систематизации знаний об истории органического мира. Именно в эти годы возник катастрофизм креационистского толка, а также такие направления как макросальтационизм, тератологический трансформизм и микросальтационизм.

Третий период — с 1863 г. до конца XIX в. — обусловлен утверждением идеи эволюции в биологии и возникновением эволюционного катастрофизма, т. е. неокатастрофизма в подлинном смысле этого слова. Начало его формированию положили выступления О. Геера, К. Бэра, Э. Зюсса, А. Келликера, С. Майварта и Р. Оуэна, дополненные работами сторонников тератологической эволюции — Ш. Нодэна и К. Дареста. На протяжении этого периода сформировались и такие направления, как телеологический (автогенетический) и эктогенетический неокатастрофизм.

Четвертый период, начавшийся на рубеже XIX и XX вв., с перестройки законов Г. Менделя, характеризовался широкой популярностью микросальтационистских концепций С. И. Коржинского (1899а, 1899б) и Г. де Фриза (1901—1903) и созданием целого ряда недарвиновских концепций, в которых видное место занимал макросальтационизм. К этому времени относится и первая попытка создать концепцию синтетического неокатастрофизма в трудах Д. Н. Соболева (1924, 1925—1928).

Пятый период охватывает 30—60-е гг. и характеризуется отдельными попытками дальнейшей разработки концепций неокатастрофизма путем синтеза знаний о факторах и закономерностях макроэволюции на базе макросальтационизма, противопоставленного теории естественного отбора, выраженной наиболее полно в СТЭ.

Начало шестого периода в развитии неокатастрофизма может быть датировано концом 60-х гг. Он связан с рядом открытий в области карносистематики, молекулярной биологии, биологии развития, а также появлением и активным обсуждением концепции «прерывистого равновесия». В эти годы начался синтез селекционизма и неокатастрофизма.

Естественно, что предлагаемая периодизация в дальнейшем может быть уточнена. В данной же работе она рассматривается лишь в качестве исходной для анализа истории катастрофизма и неокатастрофизма как самостоятельного направления эволюционной мысли.

1.4. Тематический анализ и другие методологические основания исследования

Историю дилеммы градуализм—сальтационизм или селекционизм—неокатастрофизм как практически и всех основных фундаментальных проблем эволюционной теории трудно понять вне рамок концепции тематического анализа науки Дж. Холтона (Холтон, 1981, Holton, 1998). Необходимо учитывать, что творческое воображение ученого в решающие моменты выбора методологии своего исследования определяется его личной, как правило, неявной даже для него самого приверженностью к определенным темам, число которых невелико и которые объединены в некие устойчивые структуры, состоящие из противостоящих друг другу элементов типа: атомизм—непрерывность, простота—сложность, анализ—синтез, неизменность—эволюция—катастрофизм. Холтон предложил назвать их диадами или триплетами.

Эти структуры воспроизводятся практически на протяжении всей интеллектуальной истории человечества и сохраняют своих сторонников даже в период научных революций или смен парадигм по Т. Куну (1975). Господствующая парадигма и социально-культурные факторы оказывают влияние лишь на количественное соотношение приверженцев той или иной темы, ядро которых в каждой группе составляют люди, чьи убеждения не могут поколебать никакие когнитивные или идеолого-политические аргументы. В зависимости от уровня развития науки, ее последних открытий и их интерпретации, социально-культурного контекста и моды большинство научного сообщества примыкает к одной из альтернативных точек зрения. Вопреки банальным изречениям в дискуссиях по этим темам истина и не рождается, и не умирает. В лучшем случае каждый остается при своем мнении.

Дискуссии вокруг арийской физики в нацистской Германии и пролетарской биологии в СССР, а также борьба различных школ и направлений в эволюционной теории, физиологии, генетике, математике, химии, показали, что в тоталитарных государствах оппонентов стараются поставить на путь истины при помощи партийно-правительственных органов и репрессивного аппарата (Weingart et al., 1992; Macracis, 1993; Die Kaiser-Wilhelm..., 1996; Hopwood, 1997; Junker, 1998; Miller, 1998; Paul, 1998; Колчинский, 1999б, 2000; Deichmann, 1999; Paul, Falk, 1999; Proctor, 1999; Die Preussische..., 2000; Geschichte der Kaiser..., 2000; Наука за..., 2002; Наука и..., 2002, и мн. др.). Но никакие идеологические проработки и репрессии не смогли искоренить в СССР сторонников номогенеза, механоламаркизма, неокатастрофизма или СТЭ.

Приверженность ученого к подобным всеобъемлющим темам определяется неким психологически обусловленным выбором, который в конечном счете служит главным источником его творче-

ской энергии, побуждающей к созданию нового знания или отстаиванию своей позиции даже в тех случаях, когда она не разделяется большинством научного сообщества. Выбор темы зачастую мало зависит от когнитивной научной деятельности ученого и нередко детерминирована событиями, происходившими еще в детстве, задолго до ее профессионализации. В основе когнитивной деятельности лежит некое неявное знание, которое невозможно ни доказать, ни поколебать какими-либо рационалистическими или эмпирическими приемами (Полани, 1986; Ян, 1998, Swartz, 1998). Иногда его нельзя даже облечь в вербальную форму и передать другому, что обуславливает ожесточенность дискуссий и затрудняет поиск консенсуса в науке по этим проблемам. Тематическая привязанность вносит существенные поправки в чисто инструменталистские или утилитаристические установки науки.

Наряду с другими социолого-психологическими, политическими и практическими мотивами, оказывающими значительное влияние на ход развития науки в целом (Science as..., 1992) и эволюционно-биологических дискуссий в частности (Wuketits, 1998), личное убеждение включено в текст научных исследований, наполняя ученого чувством глубокого удовлетворения в связи с его проникновением в некие глубинные истины. Набор этих тем ограничен, так как наши когнитивные способности оставляют для нас мало вариантов допустимых событий. В результате каждая из них переживает периоды подъема и упадка, забрасывания и возвращения, искоренения из господствующих парадигм и новое возрождение. При этом даже смена эпистем (Фуко, 1977) не оказывает существенного влияния на структуру тематических диад и триплетов. Устойчивость тематических структур на протяжении всей интеллектуальной истории позволяет историкам науки избежать казальности бы неразрешимого противоречия антикваризма-презентатизма. Объединяя внешне несоизмеримые и конфронтующие друг с другом теории, они дают возможность в концепциях разных эпох, цивилизаций и школ выявлять черты постоянства, обеспечивая тем самым диалог ученых прежних эпох с современными исследователями.

Самые последовательные поклонники релятивизма В. Куйана или эпистемологического анархизма П. Фейерабенда вынуждены признать существование в науке этих надисторических и несвязанных культурными рамками концептуальных подходов к объяснению познаваемого объекта. Эти концептуальные подходы в значительной степени предопределили историю формирования традиций и школ в эволюционной теории, палеонтологии и исторической геологии, характер хода всех дискуссий о движущих силах и закономерностях эволюции органического мира, в течение которых оппоненты не слышали аргументы друг друга (Филиппченко, 1977; Завадский, 1973; Мауг, 1982а, 1998; Geschichte..., 1998; Hayward, 1998; Philosophy..., 1998; Smout, 1998; The evolutionary..., 1998).

1.5. Социальная и когнитивная история эволюционной биологии

Однако только индивидуальными пристрастиями ученых трудно объяснить периодическое оживление тех или иных концепций, становящихся иногда модными и излюбленными сюжетами не только научной, но и публичной прессы. Их модность в значительной степени объясняется господствующим в научном сообществе менталитетом. Так, например, вначале номогенез Л. С. Берга (1922) и филогенетический преформизм А. А. Любищева (1925) были атакованы с разных сторон прежде всего по биологическим, а затем уже по идеолого-политическим соображениям. Как новую вылазку антидарвинизма их оценивали биологи старшего поколения (Шимкевич, 1923; Козо-Полянский, 1923; Иванцов, 1923; Никольский, 1923; Талиев, 1926, и др.) без всякого идеолого-политического давления извне. Лишь в дальнейшем к их критике присоединились юные биологи-марксисты И. И. Агол, Б. П. Токин, И. И. Презент и др. Хотя идеи, близкие к номогенезу, можно было впоследствии встретить в сочинениях В. Н. Беклемишева, Н. И. Вавилова, А. А. Заварзина, П. Г. Светлова, в целом они оказались забытыми не только отечественными, но и зарубежными биологами. Ссылки на книгу Берга «Номогенез или эволюция на основе закономерностей» мы встретим крайне редко в крупнейших сводках по теории эволюции, опубликованных за рубежом в 30—90-х гг., несмотря на то что книга трижды переиздавалась в Англии и США в 1926, 1969 и 1971 гг., т. е. в странах, где не было политического давления на биологические дискуссии. Предисловие к третьему изданию написал Ф. Г. Добржанский, общепризнанный основатель СТЭ.

Иной была судьба трудов Берга в СССР. В начале 70-х гг., когда интеллектуальная оппозиция марксизму в нашей стране стала усиливаться, интерес к идеям Берга резко возрос. Некоторые из его главных эволюционных трудов были переизданы в 1977 г. Это стало возможно лишь потому, что переиздание активно поддерживалось М. С. Гиляровым, П. М. Жуковским, К. М. Завадским и Ю. И. Полянским, которые, будучи убежденными селекционистами, посчитали необходимым познакомить советского читателя с лучшей из антидарвиновских концепций эволюции в русском языковом пространстве. В большой вводной статье к этому изданию К. М. Завадский и А. Б. Георгиевский (1977) подробно рассмотрели дискуссии вокруг идей Берга, а также их значение для понимания проблемы ограничений эволюции и ее направленности. Главные труды А. А. Любищева по систематике, морфологии и эволюции были переизданы также в начале 80-х гг. (Любищев, 1982). Публикации этих работ вызвали новую полемику вокруг идей Берга и Любищева (см., например, Мейен и др., 1977, 1979; Мейен, Чайковский, 1982). Были ученые, которые частично поддержали их.

Другие старались далее развить их в своих трудах (Meуen, 1973; Мейен, 1987, 1989; Урманцев, 1990; Чайковский, 1990).

Но многие увидели в этих концепциях альтернативу официально поддерживаемому в те годы селекционизму и пропаганда их стала своеобразной формой безопасного диссидентства. Появились даже попытки отнести «творческий дарвинизм» к селекционизму, а августовскую сессию ВАСХНИЛ 1948 г. объявить кульминацией процесса огосударствления дарвинизма (см., подробнее, Колчинский и др., 1993). Делались прогнозы о схождении дарвинизма «с исторической сцены». На него возлагалась главная вина за отставание и кризис советской биологии (Чайковский, 1992).

Теперь же идеолого-политическая составляющая дискуссий вокруг проблем дилеммы помогенез—селекционизм практически сошла на нет. И выяснилось, что слухи о смерти дарвинизма явно преувеличены. В странах Западной Европы и США эволюционные работы, выполненные с позиций теории естественного отбора, по-прежнему доминируют над работами, базирующимися на других концепциях эволюции, будь то теория прерывистого равновесия С. Гоулда и Н. Эддрджа, или же организменные, системные, термодинамические теории эволюции и т. д. (Riedl, 1975; Gutmann, Bonek, 1981; Reid, 1985; Wuketits, 1988; Edlinger et al., 1991; Weingarten, 1992, 1993; Depew, Weber, 1994; Sapp, 1994, 1999; Gutmann, Voss, 1995; Smith, Szathmary, 1999). Немного сторонников имеют и отечественные варианты недарвиновских концепций, как, например, эпигенетическая теория эволюции формы или же отечественные варианты эпигенетической концепции и т. д. (Шишкин, 1981; Раутман, 1993; Гродницкий, 2001). «Неодарвинизм не вызывает сомнений у большинства биологов и фактически представляет идеологию современной биологии», — признает и очередной критик «неодарвинизма» (Гродницкий, 1999). Однако приведенные им доводы не блещут новизной и практически не отличаются от тех, что выдвигались против селекционизма со времен Дарвина.

Биологи на Западе все чаще и чаще выступают с резким критическим анализом книг по истории и философии эволюционной теории, в которых содержатся нападки на дарвинизм, забыты реальные проблемы биологии и доказывается научный статус метафизических концепций, отвергнутых предшествующим развитием науки. Примером может служить рецензия В. Бока (Bock, 2000) на недавнюю книгу М. Гизелина «Метафизика и происхождение видов» (Ghiselin, 1997). Крушейший орнитолог указал вновь, что принимаемые метафизические концепции зависят прежде всего от взгляда научного сообщества на природу, и что современной популяционной биологии нет нужды возвращаться к типологической концепции вида, настроенной на недоказуемом тезисе о реальном существовании неких идеальных прообразов, определяющих суть всех вещей. Бок пишет: «Метафизика, принимаемая Гизелином,

была сформирована более 2000 лет тому назад греческими философами, когда было мало, что известно о науке, и ничего об эволюционной биологии», и удивляется, как архаичные взгляды можно пропагандировать в конце XX в. (Там же. Р. 604). В защите Дарвина и дарвинизма активно участвуют и многие философы (Ruse, 1999; Radick, 2000). Это показала Международная конференция «Наука и общество» в 1999 г. в Санкт-Петербурге, в которой участвовали ученые России, США, Англии, Австралии, Франции и Голландии (Science., 2000). Подавляющее большинство статей в международных историко-биологических периодических изданиях «Журнал истории биологии», «История и философия наук о жизни», «История и теория биологии» и др. также написаны с позиций селекционизма.

Несколько иначе дело обстоит в нашей стране, где по-прежнему любая критика дарвинизма воспринимается на «ура» не только историками и философами, но и некоторыми биологами. И дело здесь не только в извечном стремлении представить Россию «родиной слонов» и выдвинуть собственных пророков, провозглашающих особый путь развития и российской науки. Антидарвинизм и борьба против парадигм, принимаемых международным сообществом биологов, стали некой национальной традицией и причины этого, на мой взгляд, коренятся во временах усиленной пропаганды советского творческого дарвинизма, когда десятки миллионов учащихся на школьной скамье знакомились с биологией и эволюционной теорией по учебникам В. А. Алексеева, Е. А. Веселова, В. А. Дворянкина, Н. В. Лебедева и др., а первоначальное философское образование советские биологи в 30—50-х гг. получали на базе трудов В. М. Каганова, В. И. Колоджного, И. И. Новинского, Г. В. Платонова, И. И. Презента, Д. М. Трошина, представлявших собой смесь цитат из 3-й главы «Краткого курса истории ВКП(б)» и простого комментирования работ Т. Д. Лысенко, В. Р. Вильямса и О. Б. Ленешинской, провозглашенных корифеями «передовой агробиологической науки», а также фальсифицированного изложения взглядов И. В. Мичурина и К. А. Тимирязева, объявленных предтечами советского творческого дарвинизма (см., подробнее: Завадский, Берман, 1966; Колчинский, Орлов, 1990). Над трудами советских «агробиологов», преподносимых как новейшие достижения биологии и философской мысли, потешалось все мировое научное сообщество (Конашев, 1990, 1994). Тем не менее легко прослеживается совпадение постулатов лысенковизма с рядом философско-теоретических утверждений современных отечественных критиков селекционизма как градуалистического и стохастического учения.

Это, видимо, не случайно. Ведь первое знакомство с биологией многих из них проходило как раз в годы доминирования лысенковщины, преподносившейся как творческое развитие учения Ч. Дарвина, что само по себе служило мощным стимулом для не-

приятия его идей. Часть советских биологов этого поколения, невольно отождествляя современный дарвинизм (СТЭ) с «советским творческим дарвинизмом» образца конца 40—начала 60-х гг., не могут примириться с ним. Другие, напротив, помнят нападки лысенкоистов на неodarвинизм, стали приверженцами определенных тем еще до начала научной карьеры. В их трудах отчетливо прослеживаются доводы, навеянные соображениями о науке как враге случайности, о строгой закономерности эволюции, об единстве организма и среды, о целесообразности как исходном свойстве живого, о наследственности как свойстве всей клетки, о системно-целостной реакции организма на воздействие внешней среды, о скачкообразном порождении видов и более крупных таксонов и т. д. Конечно, все они, ярые противники лысенковщины, понимают, что лысенковщина не была научным направлением, а всецело порождена социально-политической системой сталинизма, но, тем не менее, именно с ее философских установок пытаются осмыслить данные современной биологии. Явное снижение активности сторонников номогенеза в нашей стране за последние 15 лет, возможно, связано с постепенным уходом со сцены представителей поколения, начинавшего научную карьеру во времена лысенковцев. И хотя по-прежнему проводятся ежегодные любичевские чтения в Ульяновске, но состав их участников практически не меняется, включая в основном философов, а издаваемые труды Любищева далеки от проблем эволюционной биологии (Любищев, 1991, 2000а, 2000б) и содержат его историко-философские, эпистемологические и социально-этические воззрения.

В последнее время некоторые историки науки позволяют скорее для эпатажа публики, чем следуя убеждениям, высказывания типа «...лысенковцы справедливо указывали на разрыв между генетикой и эмбриологией, между существующими концепциями наследственности и индивидуального развития, они также были правы, отмечая чрезмерное преувеличение генетиками роли хромосом в наследственности: через 10—15 лет цитоплазматическая наследственность станет одним из центральных предметов изучения генетики (Кременцов, 1997. С. 162). Как справедливо отметил «антилысенковец с довоенным стажем» Д. В. Лебедев, который, как известно, играл ключевую роль в борьбе против лысенковцев в 50—60-х гг., подобные суждения порождены попытками писать историю науки, оставляя в стороне научное содержание происходящих дискуссий (Лебедев, 1997. С. 167). На самом деле лысенкоизм имеет отношение к современным достижениям генетики еще меньше, чем сказка о ковре-самолете к успехам авиации, а опыты алхимиков к расщеплению атомного ядра и превращению элементов.

Новейшие открытия действительно вновь подняли вопрос о молекулярно-генетических основах наследования приобретенных признаков. Так, О. Ландманн в качестве механизмов его реализации называет: 1) наследование измененных структур клеточной обо-

лочек или кортекса; 2) эпигенетические изменения без каких-либо модификаций ДНК; 3) наследование ДНК-модификаций, т. е. клонально передаваемых изменений в характере локального метилирования ДНК; 4) индуцированную утрату либо приобретение факультативных элементов генотипа (Landman, 1991). Пикантность ситуации заключается в том, что на этот раз сами генетики инициируют обсуждение проблемы возникновения адаптивных или отбор-зависимых «направленных» мутаций (Дж. Кэйрнс, Б. Холл, Дж. Шапиро, М. Д. Голубовский). И это не случайно, так как современные дискуссии не имеют ничего общего с рассуждениями и опытами механоламаркистов. В связи с этим несостоятельны попытки связать наследование приобретаемых признаков в результате взаимодействия облигатных и факультативных ДНК- и РНК-носителей с лысенковскими «вегетативными гибридами», «переделками природы организмов путем их воспитания», с «зарождением крупинки нового вида в недрах родительского», со скачкообразными порождениями «пеночкой кукушки», «селью — сосны», «грабом — лещины», «рожью — пшеницы» и т. д.

В серии блестящих публикаций М. Д. Голубовского (1994, 1999, 2000) убедительно показано, что современные постулаты генетики формировались не благодаря, а вопреки лысенковщине, ни одно из положений которой не осталось в мировой науке и не оказало никакого влияния на ее развитие. Поэтому было бы некорректно называть лысенкоизм «псевдонаукой», поскольку «привилегию» не оставить положительного следа в истории науки имеет только стопроцентная антинаука. В то же время система понятий и методологии исследований противостоявшей лысенкоизму классической генетики и построенной на ней СТЭ вошли в золотой фонд науки XX в. и стали надежным фундаментом новейших достижений в изучении возможности наследования приобретенных признаков.

Лысенкоизм представлял собой уродливую мешанину каких-то обломков науки, не связанных друг с другом, и донаучных верований (Лысенко, 1948, 1950). Среди них можно найти фрагменты и номогенеза Берга (1922), и исторической биогенетики Соболева (1924), и филогенетического преформизма Любищева (1925). Напомним: закономерность (номогенез) — «наука — враг случайности» (лысенковщина); массовая перечеканка особей на больших территориях (номогенез) — массовая переделка особей под влиянием внешней среды и воспитания (лысенковщина); эволюция идет массовыми скачками (номогенез) — внезапное порождение новых видов (лысенковщина). Да и наследование приобретаемых признаков, а также отрицание творческой роли борьбы за существование и отбора создают иллюзию сходства взглядов некоторых представителей номогенетических концепций с лысенковщиной. На самом деле они прекрасно осознавали антинаучный характер последней. И в борьбе с ней в одном лагере были и дарвинист В. Н. Сука-

чев и антидарвинист А. А. Любищев, а лысенковцы били одновременно и номогенетика Л. С. Берга, и дарвиниста Н. К. Кольцова.

В то же время нельзя отрицать, что сходство постулатов лысенковщины и номогенетических концепций эволюции порождено некими общими глубинными эвристическими установками, обусловленными приверженностью всех критиков селекционизма определенным фундаментальным темам. Различные судьбы номогенетических концепций Берга и Любищева в нашей стране и за рубежом наглядно демонстрируют как многообразие эвристик и индивидуальная приверженность к определенным темам сложно взаимодействуют с идеолого-политическими и социально-культурными факторами, оказывающими значительное влияние на ход научных дискуссий, создавая впечатление окончательной победы какой-либо одной из альтернативных концепций. То же самое справедливо и относительно судьбы неокатастрофизма. Как убедительно показал недавно В. Райф (Reif, 1983, 1986, 1998), расцвет циклических сальтационистских концепций в эволюционной теории и палеонтологии в первой половине нашего столетия непосредственно связан не столько с естественно-научными традициями идеалистической морфологии, сколько с господствовавшими в Западной Европе, особенно в Германии, представлениями О. Шпенглера о циклическости культур. Их влияние однозначно выявлено в трудах Э. Дакке, К. Бойрлена, Ф. Хюне, Г. Зальфельда, К. Берингера, К. Эренберга, А. Нэфа.

В свою очередь сама концепция Шпенглера, как и ее исторический предшественник, — теория замкнутых культур Н. Я. Данилевского — прямо базировались на биологических концепциях К. М. Бэра и прежде всего на его идее о четырех основных типах животных, развивающихся независимо друг от друга. Оценивая теорию макроэволюции в циклическом неокатастрофизме как особую динамическую парадигму XX в., следует учесть, что его сторонники осознавали себя как историки органического мира и его эволюции, восприняв методологию биоморфной концепции истории О. Шпенглера. В их трудах отчетливо прослеживается извечный конфликт между «структуралистской» и «функционально-исторической» биологией.

Социально-культурные факторы вряд ли играли главную роль в неприятии концепции Р. Гольдшмидта биологическим сообществом США в 40-х гг., хотя и принято объяснять его неудачу социально-психологическими или даже политическими причинами (Gould, 1982a; Воронцов, 1999). В предисловии к переизданию книги Гольдшмидта С. Гоулд, пересказывая воспоминания американских профессоров о их реакции в бытность студентами на идеи Гольдшмидта, проводит даже аналогию с «двухминутками ненависти» из романа Дж. Оруэлла «1984». Якобы тысячи рядовых американских биологов, незнавших о том, что Гольдшмидт как еврей вынужден был эмигрировать из нацистской Германии, воспринимали

его книгу «Генетические основы эволюции» (Goldschmidt, 1940) как выступление представителя немецкой науки против выдающихся достижений школы Моргана и СТЭ, формирование которых связано с англосаксонскими странами.

Подобные «национально-патриотические» трактовки причин неудач Гольдшмидта в 40—50-х гг. оставляют без ответа тот факт, что и в самой Германии подобные взгляды не пользовались популярностью, что хорошо видно на примере авторитетного авторского коллектива фундаментального труда «Эволюция организма», подготовленного во время второй мировой войны под редакцией Г. Хеберера. А ведь в нем участвовали лучшие немецкие генетики, зоологи, ботаники, палеонтологи и антропологи. Конечно, оставаясь в рамках лишь социально-психологических объяснений, причину можно найти в неприятии нацистами, а большинство авторов этой книги состояли в нацистских организациях СА, СС и НСРПГ (Юнкер, Хоссфельд, 1999), идей антифашиста, эмигранта, да к тому же еврея. Доводы против гольдшмидтовских «перспективных монстров» даны как в первом издании «Эволюции организмов», вышедшем в разгар второй мировой войны, так и в последующих переизданиях в ФРГ (Die Evolution..., 1943). Полностью солидарен со взглядами Гольдшмидта был убежденный нацист, палеонтолог К. Бойрлен, а специалисты в области биологии развития А. Дальк и К. Уоддингтон, типичные представители французской и английской науки, поддержали их вскоре после войны.

Если отвлечься от психологических особенностей ученого, определяющих его выбор из тематических конфигураций «целое—часть», «непрерывность—дискретность», то правильное причины поведения научного сообщества в целом искать в самой науке или точнее в доминировавшей в данный момент парадигме, которой, бесспорно, с конца 30-х гг. и по настоящее время остается СТЭ (Mayr, 1995; Ruse, 1996; Smocovitis, 1996; Die Entstehung..., 1999; Hossfeld, 1997, 1999; Kolchinsky, 1999a, 1999b).

Недавний анализ прагматистов СТЭ и их трудов в нацистской Германии убедительно показал, что в немецкоязычном пространстве параллельно (приблизительно с 1935 г.) и частично независимо (во время второй мировой войны) создавался и утверждался «современный синтез» (Хоссфельд и др., 2000). И сам синтез, и основные положения и методы СТЭ формировались одновременно сходным образом в разделенном мире: и при фашизме, и при коммунизме, и при либерализме. «Современный эволюционный синтез» был международным феноменом (Развитие..., 1983; The Evolutionary..., 1998), а не специфическим англосаксонским явлением, вопреки утверждениям некоторых современных работ англоязычных историков науки (Smocovitis, 1996). И в либеральной Америке, и в фашистской Германии книга Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов» была началом современного синтеза. Этому способствовал и ее перевод на немецкий язык в 1939 г. Благодаря

деятельности Н. В. Тимофеева-Ресовского в Берлине и немецкому переводу книги Добржанского несомненно прямое влияние «русской генетической (биологической) школы» на немецкое языковое пространство. Тем более уместно рассматривать «современный синтез» в международном аспекте, так как и в развитии советской биологии в 20—40-х гг. имелись сходные параллели и с англоязычным, и с немецкоязычным языковыми пространствами.

Биологи Б. Ренш, Г. Хеберер, В. Циммерманн и Н. В. Тимофеев-Ресовский с полным правом относятся к основателям «современного синтеза», а книги В. Циммерманна «Наследование приобретенных признаков и отбор» (Zimmermann, 1938), «Эволюция организмов» (Die Evolution., 1943) и Б. Ренша «Новые проблемы эволюционного учения. Надвидовая эволюция» (Rensch, 1947) относятся к важнейшим вехам его создания не только в Германии, но и в мировой науке. Точно так же книги И. И. Шмальгаузена, прежде всего «Факторы эволюции» (1946а), изданные в коммунистическом СССР, считаются основополагающими для СТЭ. Вместе с тем признание в англосаксонском мире получил лишь труд Ренша, который вышел после войны и переиздавался дважды (в 1954 и 1972 гг.) и по рекомендации Добржанского был переведен на английский язык. В 1960 г. книга Ренша вышла под заголовком «Evolution above the Species Level» и с тех пор во всем мире считается одной из основополагающих для современного синтеза. Что же касается книги «Эволюция организмов», то, несмотря на два ее послевоенных переиздания, она практически не цитировалась в англоязычной литературе (Hossfeld, 1997). Аналогичной была и судьба трудов Шмальгаузена. «Факторы эволюции», опубликованные в 1949 г. в США по инициативе Добржанского, довольно редко на Западе упоминают как работу, лежащую в основе СТЭ.

В случае с Хеберером более или менее проходят сугубо социально-политические объяснения. Ученые США и Англии, возможно, помнили о его активной деятельности в период национал-социализма, членство в главных нацистских организациях и защиту «арийской биологии». Ведь отстаиваемая им расовая наука детерминировалась тремя идеологемами; мировая история обусловлена развитием рас; раса индогерманцев предназначена к господству; биологические и антропологические исследования должны помочь в сохранении чистоты расы. Эти идеологемы были неприемлемы для либеральных ученых Англии и США, помнящих преступления нацистов. В результате книга, в подготовке трех изданий которой участвовали самые компетентные немецкие ученые, представляющие различные отрасли биологии, за исключением таких противников «современного синтеза», как палеонтологи О. Шиндевольф и К. Бойрлен, оказалась фактически проигнорированной в мировой науке.

Некоторые обороты языка диалектического материализма, встречающиеся в книге Шмальгаузена, возможно, были одной из

причин ее малой популярности в англосаксонском языковом пространстве.

Подобное замалчивание монографий «Эволюции организмов» и «Факторы эволюции» трудно объяснимо с позиций господствовавшей парадигмы. Ведь их авторы явно писали свои труды в рамках современного синтеза, а немецкие биологи даже в условиях войны с США и Англией опирались на достижения и теории англосаксонского языкового пространства (об этом свидетельствуют, например, указатели литературы). Национальные особенности этого синтеза в рамках немецкого (несоизмеримость «веса» генетики и палеонтологии при обсуждении в 30-х гг. эволюционных процессов; дебаты о понятии «тип» и соотношении причин микро- и макрофилогении, а также микро- и макроэволюции; фактическое отсутствие популяционной генетики как основы создаваемого синтеза и одновременное сильное развитие ее математических моделей; недооценка исторической роли и значения систематики в познании эволюции; особое внимание к специфике эволюционного процесса у растений, животных и человека и т. д.) или русского (подчеркивание экологических аспектов эволюции, роли борьбы за существование, модификационной изменчивости, активности организма в эволюции и т. д.) языковых пространств не меняли сути дела.

Предлагаемый синтез представлялся универсальным и интернациональным, так как в конечном счете тематическая постановка вопросов и контекст их обсуждения ни в коем случае не были только национальной проблемой. И в Германии отталкивались от классического труда Добржанского, опирались на него и использовали его в качестве основы для дальнейших исследований, хотя коллективный труд, подготовленный Хеберером, представлял собой инновационный и оригинальный вклад в развитие эволюционной биологии. С одной стороны, он с самого начала задумывался оригинальным как по содержанию, так и в дидактическо-методическом отношении и отличался этим от предшествующих немецкоязычных публикаций. С другой стороны, он незначительно отличался по своему общему замыслу и структуре от книги Дж. Хаксли «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942), так как оба труда преследовали одну и ту же цель и тем самым идеально дополняли друг друга. Кроме того, нужно подчеркнуть, что такие недарвиновские теории, как ортогенез, ламаркизм, идеалистическая морфология и сальтационизм, все еще отчасти популярны тогда, были оставлены по научным соображениям и в немецком языковом пространстве именно благодаря статьям, вошедшим в данную коллективную монографию. Труд Шмальгаузена также не раз сравнивался с книгой Дж. Хаксли, так как они дают наиболее полное представление о СТЭ. Это еще раз доказывает, что в споре между приверженцами «социального конструктивизма» и их противниками каждая из сторон может почерпнуть немало аргументов в истории эволюционных теорий во второй трети XX в. И сам спор далек от завершения.

В то же время ясно, что гипотеза Гольдшмидта была отвергнута научным сообществом США прежде всего из-за того, что звучала слишком фантастично (Воронцов, 1999. С. 509), противореча большинству известных тогда фактов популяционной генетики. Гольдшмидт, как и другой «еретик» В. Йоллос, также бежавший из нацистской Германии, скорее могли рассчитывать на сочувствие в США, но их концепции были отвергнуты североамериканским научным сообществом, так как вступали в конфликт с доминирующим стилем мышления (Dietrich, 1995, 1996; Мауг, 1997). Их «американизация» была возможна лишь при условии модификации их стиля в сторону адаптации к существовавшему. Поскольку этого не произошло, то пришлось ждать, когда модифицируется стиль самого биологического сообщества или значительной его части. Но прежде всего были необходимы радикальные изменения в представлениях об организации наследственной системы и характере ее изменчивости (Голубовский, 1994, 1999, 2000; Hedgесое, 1999).

ГЛАВА 2

Катастрофизм в додарвиновской биологии

2. 1. Вводные замечания

Формирование катастрофистских концепций происходило в период господства в биологии представлений о неизменности видов, связанных с философским принципом Г. В. Лейбница о предустановленной гармонии в природе. Умами большинства естествоиспытателей владела естественная теология В. Пейли (Paley, 1802). Поэтому антиэволюционизм был характерен практически для всех катастрофистских построений, предложенных в додарвиновской биологии. Тесная связь формирующейся исторической геологии и естественной теологии была впервые показана в классической книге Ч. Джиллспая, переизданной недавно (Gillispie, 1996).

На многих представителей катастрофизма определенное влияние оказали широко распространенные в геологии и биологии окказионализм и провиденциализм, согласно которым Творец рассматривался причиной каждого явления. Так, например, А. Вернер (Werner, 1774) признавал, что Творец время от времени вмешивается в геологические процессы, вызывая на поверхности Земли мощные потоны. Г. Шор же объяснял образование горных цепей вмешательствами Верховного существа, вызывающего мощные потрясения земной коры (см.: Равикович, 1969). Популярности катастро-

физма способствовали также библейские сказания, которые, казалось, соответствовали представлениям о возможности грандиозных изменений на поверхности Земли в результате воздействия каких-то необычных сил одноразового действия, отличавшихся от современных колоссальной мощностью.

На теоретические конструкции катастрофизма наложили свой отпечаток и существовавшие в те годы философские представления о законах природы. Механистическая картина мира, в которой история природы изображалась как некий вечный и однородный круговорот, предполагала, что естественный ход событий порожден некими постоянными силами и законами, которые не могли вызвать грандиозных изменений. Следовательно, обнаруживавшиеся в геологических отложениях следы подобных изменений могли быть вызваны только некими сверхъестественными или недоступными пониманию человека силами и законами природы. Сами изменения на земной поверхности связывались с внезапными сменами неизменных сил и законов природы (Колчинский, 1975).

2. 2. О некоторых истоках катастрофистских концепций

Для характеристики катастрофистских представлений до начала XIX в. хорошо подходит термин М. Бунге (Bunge, 1968. P. 5) «протонаука». Ей соответствует та стадия в развитии науки, когда собираются и объясняются лишь отдельные факты. Теоретические же надстройки над собранными фактами носят весьма случайный характер, и в них вплетены нередко мифологические мотивы.

Учитывая, что различные аспекты становления катастрофизма не раз затрагивались в работах по истории естествознания, и особенно геологии и биологии (Lyell, 1830; Пэдж, 1867; Süess, 1884; Osborn, 1894; Геккель, 1908; Schmidt, 1918; Павлов, 1921; Джэд, 1924; Даннеман, 1932; Lovejoi, 1957; Cannon, 1958; Bülow, 1959; Guntau, 1965; Равикович, 1969; Высоцкий, 1977, и др.), мы ограничимся здесь лишь указанием на некоторые типично катастрофические высказывания в трудах философов и ученых до начала XIX в.

2. 2. 1. Элементы катастрофизма в мифологии и натурфилософии Древнего мира

Термин «катастрофизм» в 1832 г. ввел английский математик и историк науки В. Уэвелл (Whewell, 1832). Однако истоки катастрофических идей уходят в глубь веков. Уже в религиозно-философских системах Древней Месопотамии и Индии допускались периодические вмешательства в естественный ход событий каких-то необычных, внезапно действующих сил природы. Древнеави-

лонское сказание о всемирном потопе опиралось, вероятно, на вполне реальные события, которые могли быть вызваны землетрясениями в зоне Персидского залива (Suess, 1884). Землетрясения в низменных приморских районах сопровождаются сильным подъемом морских вод, надвигающихся на низменную равнину высокой водяной стеной, уничтожая и разрушая все, встретившееся им на пути. Перекочевав в Ветхий завет, воспоминания об этом наводнении надолго стали эмоциональными импульсами для принятия катастрофистских объяснений. Но поскольку отмеченная в этом предании катастрофа на самом деле носила локальный характер, то уже у соседей вавилонян — египтян — встречаются воззрения, которые были ближе к униформизму, чем катастрофизму.

Поэтические представления о периодически изменяющихся процессах природы А. П. Павлов (1921) находил в индийской мифологии, повествующей о смене осуществляемых Брахмой периодов созидания и творения периодами разрушения всего созданного им в пожарах и наводнениях, а также в скандинавских легендах о периодически наступавших ужасных зимах, когда ледники покрывали громадные пространства. В приведенных примерах за мифологической формой скрывались наблюдения за вполне реальными местными катастрофами — землетрясениями, наводнениями, извержениями вулканов, резкими похолоданиями и т. д.

Для натурфилософии Древней Греции и прежде всего ее крупнейшего представителя Аристотеля в целом была характерна мысль о строго однообразном характере и постоянстве законов природы. Вместе с тем и здесь можно найти зачатки катастрофизма. Это проявилось уже в учении Гераклита об огне как источнике всего существующего, возникающего под действием огня и вновь уничтожаемого им. Подобные соображения могли основываться на наблюдениях за островами Греческого архипелага, покрытыми застывшей лавой и изборозженными трещинами, из которых струятся пары. В физике стоиков идея Гераклита о периодическом возрождении и уничтожении Космоса была синтезирована с очень популярной в древней астрономии концепцией «великого года». Через «великий год» (356 × 18 000 солнечных лет), согласно стоикам, мир подвергался «мировому пожару», возвращающему все элементы в эфир. Наступающее затем возрождение должно быть точной копией ранее существовавшего. Как писал Марк Аврелий, по-настоящему можно судить обо всем, что было в прошлом, и будет в дальнейшем, «ибо все однородно и единообразно» (цит. по: История..., 1940. С. 294). Здесь идея о периодических преобразованиях космоса никак не связана с эволюционизмом, что в целом было характерно и для всех последующих катастрофистских учений вплоть до середины XIX в.

О многократных периодических регрессиях и трансгрессиях моря писал Аристотель, но для него, также как впоследствии и для Страбона, был, скорее, характерен умеренный катастрофизм. При-

водя факты нахождения морских раковин вдали от моря, Страбон объяснял их периодическими колебаниями морского дна, ведущими к возникновению новых островов и даже материков. В свою очередь эти колебания могли быть обусловлены землетрясениями и извержениями вулканов. Вообще для античных авторов весьма характерны ссылки на грандиозные наводнения, землетрясения и извержения вулканов как причины изменений на поверхности Земли. Достаточно вспомнить знаменитую историю Платона об Атлантиде. Чаще всего причину самих землетрясений усматривали в действиях подземных газов, но иногда высказывались и мысли об их зависимости от космических причин, например воздействия солнца и луны. Позднее такие взгляды не раз высказывали Ибн-Сина, Бируни и Леонардо да Винчи и др.

Если о реальных фактах, лежащих в основе мифологических представлений о катастрофах, мы можем только догадываться, то в натурфилософии Античного мира встречаются уже прямые описания природных локальных катастроф.

В сочинениях греческих авторов имеются и предположения о существовании в прежние эпохи организмов, отличных от современных. Их можно усмотреть и в фантастических высказываниях Эмпедокла, Эпикура и Лукреция Кара о скачкообразном возникновении новых форм. Но если неизвестно, опирались ли они при этом на факты нахождения каких-либо остатков ископаемых организмов, то Ксенофан и Кантос уже прямо говорили об ископаемых формах, Теофраст даже написал об ископаемых организмах две книги, но они, к сожалению, бесследно исчезли. У римлян были некие подобию палеонтологических музеев. По сообщению Светония, у императора Августа на Капри хранились обширные собрания остатков крупных животных, которые считались тогда костями древних великанов и героев (Соболев, 1928).

Несколько слов об идеях наивного сальтационизма, которые высказывал Эмпедокл, допускавший самозарождение растений и отдельных органов животных из тины под воздействием внутреннего огня. Комбинируясь различным образом, эти органы порождали вначале чудовищ, но потом благодаря некоему селективному процессу и любви, побуждающей к гармонии все существующее, появлялись формы, соответствующие среде и способные к половому размножению. Нередко в этих фантазиях Эмпедокла усматривали предвосхищение дарвиновской идеи переживания наиболее приспособленных (Берг, 1977). На самом деле это был, конечно, не ранний эволюционизм, а наивный трансформизм, выраженный в форме грубого сальтационизма. Здесь нет и намек на преемственность в преобразовании органических форм. Целесообразность у Эмпедокла возникает не столько под действием отбора, сколько в результате комбинаций целого ряда случайных изменений сальтационного характера.

Сальтационные представления были характерны и для других попыток объяснить происхождение организмов. Большинство ав-

горов придерживалось взглядов Анаксимандра о возникновении живых существ из слоя ила, прогретого солнцем. У Аристотеля эти взгляды приобрели телеологическую окраску. Самозарождение из морского ила и гниющего вещества таких сложных животных, как черви, насекомые, мыши, согласно Аристотелю, было возможно благодаря наличию в природе объективной целесообразности. Существование конечных целей предопределяло возможность внезапного появления гармоничных форм.

Интересно заметить, что этот телеологический сальтационизм уживался у Аристотеля с концепцией статической непрерывности, где неизменные и дискретные виды столь тесно прилегают друг к другу в восходящем ряду, что между ними практически не было разрыва. Как справедливо отмечает А. Ловджой (Lovejoy, 1957), в концепции Аристотеля оказались объединены противоречащие друг другу концепция идей Платона и принцип непрерывности в органическом мире. Эта комбинация впоследствии была воплощена и в телеологическом катастрофизме Л. Агассиса (Maug, 1959; Lurie, 1962).

Высокий авторитет Аристотеля в средневековой науке обусловил широкую популярность идеи о самозарождении организмов и внезапных метаморфозах видов типа порождения ржи пшеницей. И хотя подобные представления находили своих сторонников даже в середине XX в. (Т. Д. Лысенко), они скорее были следствием невежества и фантазии, чем базировались на каких-то серьезных соображениях. Еще в XVII в. А. Дюрер вполне серьезно рассуждал, что в зависимости от того, куда падают листья деревьев, они превращаются или в рыбу, или в птицу. А Ф. Бэкон пытался этим рассуждениям придать вид научных формулировок, указывая на возможность происхождения новых форм путем резких изменений и уродств.

Таким образом, в мифологии и натурфилософии Древнего мира содержатся зачатки будущих катастрофистских представлений. Это проявилось не только в представлениях о периодических вмешательствах в процессы природы каких-то мощных, внезапно действующих сил, но и в высказываниях о самозарождении организмов, внезапных метаморфозах отдельных видов и т. д. Да и телеологические представления Аристотеля в дальнейшем не раз встречались в трудах многих сторонников как антиэволюционного катастрофизма, так и эволюционного неокатастрофизма.

2. 2. 2. Катастрофистские представления в науке Нового времени

Дальнейшая судьба катастрофистских представлений была тесно связана с прогрессом в изучении ископаемых остатков. Долгое время их рассматривали как своеобразную игру природы (*Lusus naturae*), или результат действия некоей пластической силы (*Vis plastica*), которая производит организмонподобные формы (Ибн-Си-

на, Альберт Великий). Согласно Э. Геккелю (1908), предпринимались различные попытки как-то объяснить деятельность неизвестных формообразовательных сил (*Nisus formativus vis plastica*). Одни полагали, что эта сила осуществляла в прошлом множество попыток создать различные организмы, но только некоторые из них оказались удачными. Следы неудачных попыток и сохранились в виде ископаемых. Были и такие, которые считали, что ископаемые возникают в недрах земли под влиянием звезд. Третьи же считали их моделями, созданными Богом в первые дни творения, по которым в дальнейшем создавались виды. Бытовало мнение о каких-то частицах «семенного воздуха» (*aera seminalis*), которые, проникая в землю, «оплодотворяют» горные породы и порождают окаменелости (*caro fossilis*).

Правда, примерно в это же время китайский философ Чу-си писал: «В высоких горах мы видим раковины; они встречаются в скалах, которые когда-то были почвами, а эти раковины жили в воде. Низкие места поднялись и мягкий ил обратился в твердые горные породы» (цит. по: Криштофович, 1934. С. 12). Однако такие высказывания еще долго не находили отклика в Европе, хотя Леонардо да Винчи и пытался доказать естественное происхождение найденных в горах остатков морских организмов.

Большинство же «биологических» сочинений средневековья базировалось на трактате Альберта Великого «*De animalibus*», в котором не только сообщалось о превращении лошадиного волоса в волосатика, но описывались такие «животные», как единорог с лошадиным туловищем, оленьей головой и закрученными рогами, «легас» с лошадиным туловищем, бычьей головой и орлиными крыльями и т. д. Эти сведения широко распространялись в сборниках «Физиологусах» и «Бестиариях», имевших хождение вплоть до XVI в. В них, например, описывались дикие гуси, которые рождаются на деревьях, в результате их стали даже употреблять в пищу в постные дни (Полянский, 2000. С. 14). В XVI—XVIII вв. фантастические животные-монстры зачастую изображались в книгах наряду с реальными (*Phantome...*, 1997; *The Garden...*, 1998).

В XVI—XVII вв. начала бурно развиваться систематика. В число описываемых видов все чаще стали включаться и ископаемые формы: Э. Эльвид (1668), Н. Стено (1669), Э. Тенцель (1696), И. Я. Шейхцер (1706—1713), А. Л. Жюссье (1719), И. М. Валле-риус (1763) и др. (см.: Высоцкий, 1977). Так, Г. Листер в 1678 г. при описании британских раковин включил и некоторые ископаемые формы, названные им улитковидными и двустворчатými камнями. О них Листер сделал многозначительную оговорку, что если эти окаменелости «не земнородные, то надо допустить, что животные, которых они изображают, вымерли» (цит. по: Соболев, 1924. С. 3). Спустя десять лет его соотечественник Р. Гук уверенно заявлял, что найденные в отложениях Португалии аммониты и черепахи

являются вымершими организмами. Со второй половины XVIII в. начинается систематическая публикация сообщений об ископаемых остатках как о вымерших животных. Например, Ж. Сулави (1780—1784) писал об аммонитах, белемнитах, ортоцератитах, встречающихся в древних отложениях. О нахождении костей вымерших животных сообщал Ламаммон (1782). На отличие ископаемых каламитов от всех современных форм указывал Суков (1784). А Э. Шлотгейм (1804) отмечал то же самое относительно некоторых видов и родов ископаемых папоротников.

Буквальное толкование Библии обусловило взгляд на вымершие виды как на остатки организмов, погибших во время всемирного потоп (Дж. Вудворд). Догма о краткой истории Земли имела прочные традиции в науке того времени. Оставались в целом неизменными и представления о стабильности всего органического мира. Считалось, что Творец наверняка сразу создал все те формы, которые были в принципе возможны.

Зарождение стратиграфии таило опасность для этих убеждений. Оказалось, что каждый геологический слой характеризуется специфической фауной и флорой. Установлению этого факта способствовали уже упомянутые исследования Вудворда, Вернера и Гука (см.: Павлов, 1921; Соболев, 1928; Криштофович, 1937; Высоцкий, 1977, и др.). Возникла проблема поиска причин отличия ископаемых форм от современных. И таких причин было выдвинуто немало (Zittel, 1899).

Среди предлагавшихся объяснений были и попытки выйти за рамки катастрофистских построений. Так, например, М. Хейл писал: «Не следует считать, что все типы животных созданы такими, какими мы их знаем сейчас. Это правильно лишь для родов и видов, которые могли бы назвать коренными или первоначальными, и от которых произошли все остальные» (цит. по: Hölder, 1960. S. 375). Д. Рейли (1692) и Р. Гук (1702) считали, что вымирали виды, оказавшиеся неспособными измениться в соответствии с преобразованиями климата, почвы и питания. Правда, одновременно допускалось, что виды, считавшиеся вымершими, могли сохраниться в тропических лесах или глубинах океана.

Но наибольшую популярность в то время приобрели именно катастрофистские объяснения изменений на поверхности Земли. К ним склонялись как сторонники плутонизма, так и нептунизма, т. е. двух главных направлений в геологии XVIII в. Широко укоренились представления о том, что «в первые времена формирования Земли ничто еще не было охвачено установившимися и закономерными формами... могли происходить чрезвычайные и внезапные революции» (Высоцкий, 1977. С. 54). Даже Дж. Геттон, которого по праву считают одним из главных предшественников униформизма Ч. Лайеля, писал о чередовании периодов покоя, характеризующихся медленными и постепенными суммациями малых изменений, и эпох крупных катаклизмов.

Среди сторонников подобных взглядов были Б. Паллисси (1575), Джустини (1771), Р. Гук (1688), П. С. Паллас (1777), М. В. Ломоносов (1757) и мн. др. Гук причины гибели видов усматривал в землетрясениях, превращающих равнины в горы, горы в равнины, моря в сушу, сушу в моря и т. д. М. В. Ломоносов (1757) в действительности внутреннего огня усматривал причину тектонических движений и отмечал, что нарушения в залегании слоев происходили толчками и носили катастрофический характер. П. С. Паллас (Pallas, 1778) полагал, что вулканические пароксизмы и внезапные оледенения могли губительно воздействовать на органическое население Земли.

Даже сам автор знаменитой фразы «*natura non facit saltum*» (природа не делает скачков) Г. В. Лейбниц (1709) рассуждал о глобальных катастрофах в истории Земли, приводивших к нарушению горизонтального положения горных пород, к разрушению и созданию горных цепей и материков, вызывающих мощные наводнения. Для него, как и для Ш. Бонне (1764), Джустини (1771), Вернера (1774), было очевидно, что в результате глобальных катастроф органическое население Земли неоднократно уничтожалось и возникало заново. При этом Бонне (Bonnet, 1764) в соответствии с идеей Лейбница о вечных монадах утверждал, что воссоздание органических форм идет благодаря тому, что однажды созданные и рассеянные монады переживают катастрофы и дают начала новым поколениям животных и растений. К тому же Творец с самого начала создал все возможные формы и некоторые из них реализовались лишь после появления подходящих условий, компенсируя нарушения, внесенные происшедшей катастрофой, и сохраняя тем самым предустановленную гармонию природы. Суть подобных воззрений заключалась, таким образом, в сочетании концепции предустановленной гармонии с идеями о глобальных катастрофах.

Таким образом, к началу XIX в. было высказано немало соображений о катастрофическом характере изменений поверхности Земли и ее обитателей. Но будучи широко распространенными, они не вылились еще в целостное учение. Причина этого, по мнению И. А. Резанова (1984), заключается в том, что на протяжении целого ряда столетий практически не использовались ни методы сбора фактов о геологических процессах и ископаемых остатках организмов, ни способы или система их истолкования.

С середины XVIII в. начался многовековой спор натуралистов о том, каковы пределы изменчивости видов, и могут ли они трансмутировать настолько, чтобы возникали новые формы. Известный афоризм К. Линнея, что видов имеется столько, сколько различных форм было создано вначале, в целом принимался далеко не всеми. Так, результаты флоро-фаунистических исследований И. Г. Гмелина и Г. В. Стеллера на громадных просторах Российской Империи содержали материал о влиянии абиотических факторов на внутривидовую изменчивость организмов и заставляли задумываться о роли географической изменчивости в эволюции и о возможном пере-



Петр Симон Паллас

ходе внутривидовой изменчивости в межвидовую. Во введении к работе о морских животных Стеллер обсуждал проблему глубокого воздействия климата на изменчивость организмов (Steller, 1751). Он показал, что многие животные, оказавшиеся в новых условиях, иногда так резко меняют свой внешний вид, что могут быть приняты за новые виды. Однако, по мнению Стеллера, вновь приобретенные признаки не передаются по наследству и быстро утрачиваются при возвращении животных в прежние условия обитания.

Интерес к этим проблемам Г. В. Стеллер передал и С. П. Крашенинникову, который в опытах по выращиванию

семян шалфея, горца, василисника и др. пытался «показать, как травы на разных местах по разности климата вид свой переменяют» (Крашенинников, 1748. С. 77). Насколько глубоко проблема географической изменчивости и видообразования обсуждалась в те годы, свидетельствует тот факт, что Ч. Дарвин использовал труды И. Г. Гмелина при обсуждении этих вопросов столетие спустя (1991. С. 328).

Трудами К. Вольфа (1950) по тератологии и экспериментальными работами Й. Г. Кельрейтера по гибридизации растений фактически начиналось изучение механизмов внезапного формообразования. Так, полученные путем искусственного опыления двух видов табака *N. rustica* и *N. paniculata*, гибриды были стерильными, хотя и превосходили по ряду признаков родительские формы. Считая гибридизацию маловероятной в природе и указывая на пространственную разобщенность близкородственных форм как на специфический механизм изоляции растений, Кельрейтер вместе с тем доказал большие возможности гибридизации в выведении новых сортов культурных растений и получил более 50 гибридов (Kölreuter, 1761—1766).

В трудах П. С. Палласа была выдвинута оригинальная идея о длительной истории Земли, дано описание ископаемых остатков носорога, мамонта и предложена гипотеза о катастрофах как причинах их вымирания. Он проанализировал механизмы, препятствующие гибридизации в природе, в то же время отмечал широкие возможности межвидовых скрещиваний в образовании пород домашних животных и культурных растений. Паллас впервые предложил

гипотезу о происхождении многих домашних животных (собаки, козы, овцы) от разных диких предков.

Свои взгляды на возможность трансформации видов Паллас изложил в 1780 г. на торжественном заседании Академии наук (Pallas, 1784). Критикуя «странные», по его мнению, идеи Ж. Бюффона об образовании новых видов под влиянием изменений климата, пищи, почвы и предположения К. Линнея о гибридном возникновении видов в природе, Паллас впервые систематически изложил доводы против идеи беспредельной трансформации видов: 1) трудности появления межвидовых гибридов в природе и их бесплодие; 2) изменчивость только внешних признаков (волосистой покров, окраска, размеры и пропорции рогов и т. д.) под влиянием факторов среды; 3) исчезновение появившихся изменений при скрещивании их с исходными формами или при возвращении прежних климатических условий; 4) постоянство признаков многих видов, обитающих на громадных территориях с различным климатом; 5) отсутствие переходных ископаемых форм; 6) устойчивость многих видов в условиях одомашнивания (кошка, северный олень) и невозможность вывести новые породы путем особого ухода. Устойчивость видов, по мнению Палласа, поддерживается влиянием «неких генеративных сил», которые уравнивают трансформирующее влияние климата и пищи и противодействуют вырождению и деградации видов. Он был убежден, что «надо отказаться от мысли о происхождении видов путем их изменений» и утверждал: «Все виды, которые мы изучаем и знаем, возникли в один общий момент» (Pallas, 1784. P. 101). Впоследствии его доводы не раз использовались в трудах сторонников антиэволюционного катастрофизма. В то же время они объективно способствовали устранению ошибочных суждений трансформистов. Не случайно именно работы Палласа, а не его оппонентов (Линнея и Бюффона), Дарвин использовал в своих трудах.

Только к концу XVIII в. объем накопленных фактов стал достаточным для становления геологии как исторической науки. Но эта предпосылка могла быть реализована только на базе биостратиграфии, возникновение которой справедливо оценивают как подлинную революцию в геологии (Gertsen, 1984). На границе двух веков У. Смит предложил различать слои отложений прежде всего в соответствии с содержащимися в них специфическими фаунами. Была намечена определенная временная последовательность в сменяющихся геологических слоях. Установив громадную географическую протяженность отдельных слоев, Смит и другие создатели биостратиграфии показали, что различия между фаунами одного и того же слоя в разных частях земного шара меньше, чем различие остатков, найденных в одном и том же месте, но в разных слоях.

Знаменитые работы В. Смита, посвященные шкале осадочных образований Англии (Smith, 1815, 1816), публиковались в те годы,

когда Ж. Кювье и А. Броньяр уже создавали геологическую карту Парижского бассейна, на которой также было обозначено расположение слоев различного геологического возраста. Популярности катастрофизма, с одной стороны, способствовало активное участие Кювье, Броньяра и их последователей в создании биостратиграфии и разработке основ современной геохронологии. С другой стороны, только на базе геохронологии и биостратиграфических исследований стало возможным оформление катастрофизма в виде целостной концепции.

2. 3. Классический катастрофизм (Ж. Кювье)

Как было показано выше, истоки катастрофистских воззрений глубоко уходят в мифологию и натурфилософию. Однако целостное оформление этого учения произошло в начале XIX столетия в трудах Ж. Кювье. Именно данное Кювье объяснение грандиозных преобразований поверхности Земли, а также его трактовка причин и характера изменений органического мира стимулировали великий диспут между сторонниками катастрофизма и униформизма, который вот уже почти два века с переменной ожесточенностью идет в исторической геологии, палеонтологии, эволюционной теории и в смежных с ними научных дисциплинах. В этих спорах постоянно всплывает не только имя Кювье, но и значительная часть сформулированных им принципов и положений, охарактеризованных В. Уэвеллем (Whewell, 1832) как катастрофистские.¹ Эти принципы сразу после появления работ Кювье были подхвачены и развиты в трудах таких выдающихся представителей естествознания первой половины XIX в., как А. Броньяр, Ж.-Б. Эли де Бомон, Л. Бух, А. Гумбольдт, Л. Агассис, В. Букланд, А. Седжвик, А. Д'Орбиньи и многих других естествоиспытателей.

Учитывая, что авторы большинства современных концепций катастрофистского толка так или иначе рассматривают их как возрождение на эволюционной основе главных принципов учения Кювье о «революциях на поверхности Земли», целесообразно рассмотреть его аргументацию. Особо важно исследовать формирование и развитие этой концепции в аспекте социокультурного контекста деятельности Кювье, включая сюда не столько социально-экономическую обстановку во Франции того времени, сколько состояние философии, религии и науки.

¹ Следует отметить, что сам Кювье предпочитал использовать термин «революция», а не «катастрофа» или «переворот». Однако при переводе его работы стало традицией в других языках заменять слово «революция» выражениями «катастрофа», «катаклизм», «переворот».

2. 3. 1. Социокультурный контекст возникновения классического катастрофизма

Социокультурная среда оказала несомненное влияние на работу всех сторонников катастрофизма первой половины XIX в., хотя своеобразно преломилась в каждой из них в соответствии с индивидуальными особенностями их авторов. Все они были детьми своего времени, придерживались близких философских и религиозных взглядов, как правило, активно участвовали в общественной жизни своих стран. Они были широко образованными естествоиспытателями, обладали подчас энциклопедическими познаниями. Но интеллектуальная среда каждого из них обуславливалась и национальными особенностями. Это справедливо как для Франции, которая первая дала законченную концепцию катастрофизма и макросальтационизма, так и для Германии, Англии и США, где катастрофизм и сальтационизм приобрели более отчетливый теологический характер.

Общая обстановка во Франции того времени была обусловлена предшествующим веком Просвещения, Великой французской революцией и бурными социально-экономическими событиями первого десятилетия XIX в. Стартовавшее в Англии XVII в. освобождение от традиционной первенствующей роли религии во всех сферах духовной жизни, в том числе и в науке, приняло во Франции, которая заняла лидирующее положение в выработке нового взгляда на живую природу, характер подлинной революции. Достаточно вспомнить работы таких французских трансформистов, как Д. Дидро, Ж. Бюффон, П. Мопертюи и др.

Эпохой мощных интеллектуальных устремлений стала вторая половина XVIII в. Для философии были характерны попытки примирить и соединить противоположные системы Р. Декарта, И. Ньютона и Г. В. Лейбница, оказавшие сильное влияние на развитие естествознания. Все менее популярной становилась фундаменталистская традиция, связанная с безоговорочной верой в библейские откровения. В самой Библии находили все большее количество противоречий со знаниями о природе. Но и механистическая картина мира, сужая сферу действия сверхъестественных сил, не соответствовала полностью запросам обретающего зрелость естествознания. В рамках механистического мышления не находили объяснения такие явления как целесообразность строения и функций организмов, их приспособленность к внешней среде, коадаптация их органов, целостность индивида, запрограммированность и канализованность онтогенеза.

Теизм, т. е. вера в Бога, постоянно вмешивающегося в дела природы и творящего чудеса, вызывал скепсис у большинства философов и естествоиспытателей континентальной Европы. Но и недавно еще популярный деизм, согласно которому Бог создал только законы природы, действующие далее без его вмешательства, на-

таккивался на значительные трудности. Возникали весьма сложные вопросы. Могло ли провидение детально предвидеть взаимную прианность структур и функций организмов и их точное соответствие условиям существования? Каким образом в акте начального творения была предусмотрена согласованность всех дальнейших изменений, происходивших в неорганическом и органическом мире? Как можно объяснить установленным Творцом законом гармонии природы очевидные факты вымирания животных или наличия у них рудиментарных органов?

Отвечая на подобные вопросы, одни естествоиспытатели стремились как-то совместить креационистские и деистические интерпретации органического мира. Другие же полностью переходили на позиции атеизма, отвергая не только первоначальное творение, но и вообще существование Творца. Но никому из них не удавалось объяснить феномен целесообразности и телеопомичности в живой природе. Лавинообразное нарастание знаний об органическом мире шло в условиях интеллектуального кризиса, обусловленного конфликтами между теистической, деистической и атеистической идеологиями, каждая из которых не могла дать удовлетворительного естествонаучного объяснения жизни. Выйти за рамки этого конфликта и встать выше различных идеологий, базируясь лишь на строго проверяемых фактах, — такова была одна из главных теоретических установок Кювье. В связи с этим можно упомянуть недавнюю попытку интерпретации научных текстов Кювье с позиций литературной культуры того времени, которая показала, что он даже графически пытался указать на существенные различия между приводимыми им позитивными доказательствами и суждениями по аналогии (Rudwick, 1997a, 1997b).

Для понимания экстерналистских факторов возникновения концепции Кювье необходимо учесть также переворот в социально-политических и экономических науках того времени. Размываемая в естествознании вера в статичный и гармоничный мир всецело соответствовала осознанию исторического опыта, происходящего тогда в философии и общественных науках. Концепция общественного прогресса по существу стала доминирующей в сочинениях философов-просветителей, что не могло остаться безразличным и для специалистов по историческому естествознанию. Связь проблем прогрессивного развития в природе и обществе была очевидна. Менее очевидны конкретные формы осуществления этого влияния на становление эволюционного мировоззрения в биологии.

Следует учитывать, что все предшествующие Кювье попытки объяснить преобразования в органическом мире оказались безрезультатными. Это относится прежде всего к трансформистским высказываниям Ж. Бюффона, П. Мопертюи, Д. Дидро. Имеющиеся к тому времени факты могли быть интерпретированы скорее в духе сальтационистских, скачкообразных перечеканок органических



Жорж Кювье

форм, чем с позиции градуальных, постепенных преобразований. Тогда еще не было известно ни одного факта существования переходных форм между современными организмами и ископаемыми животными. Считалось, что каждая ископаемая фауна приурочена к строго определенному горизонту геологических отложений, резко ограниченных друг от друга. Лестница существ Г. В. Лейбница и Ш. Бюффона к тому времени также была уже оставлена, что затрудняло поиск причин, объясняющих прогрессивное развитие организмов.

Эволюционные высказывания, достаточно часто встречающиеся в трудах философов и ученых того времени, скорее были данью прежнему наивному трансформизму с его верой в самозарождение организмов и возможностью внезапного превращения видов, чем предтечей будущего эволюционизма. Трансформизм тогда уже окончательно оторвался от реальных фактов и черпал свою аргументацию преимущественно в натурфилософских рассуждениях, скомпрометированных бесплодными и спекулятивными гипотезами, неясностью понятий и выражений. Эти рассуждения зачастую строились на игре слов, на умозрительных аналогиях. Они оказывали «скорее вредное, чем полезное влияние на ход естествонаучного мышления» (Шимкевич, 1895. С. 174), и конечно не удовлетворяли естествоиспытателей, пытавшихся в своих обобщениях не уходить от наблюдаемых фактов. Ньютоновское выражение — «гипотез не измышляю» — становилось символом большинства

научных работ. Описание и наблюдение были главным методом исследований.

Столь же неудовлетворительной для большинства ученых оказалась и эволюционная концепция Ж.-Б. Ламарка, которая, по существу, была построена на мнимых факторах эволюции. Как писал А. А. Борисяк: «...в области основных принципов зоологии, в вопросах происхождения жизни и эволюции органического мира он (Ламарк) следовал своей фантазии, порой очень наивной» (1937. С. 30). «Закон градации» Ламарка был телеологическим принципом, воплощением изначально заложенного в самой жизни стремления к усовершенствованию организации.

Такая концепция, конечно, не могла устроить ученых, стремившихся к естественнонаучному объяснению природы. Но она не устраивала и теистически настроенных естествоиспытателей. Для них вера в Творца, постоянно вмешивающегося в дела природы, казалась не менее научной, чем постулат о Верховном существе, которое создало законы развития в начале истории органического мира, а затем отказалось от всяких попыток влиять на процессы осуществления своих замыслов.

Таким образом, катастрофизм Кювье формировался в тот период, когда ни одно из ранее возникших мировоззрений (теистическое, деистическое, механистическое) не удовлетворяло требованиям естествоиспытателей. Но и ранний эволюционизм был не способен дать ответы на возникающие проблемы. В условиях крушения наивного трансформизма требовалась концепция, способная как-то объяснить и устойчивость органических форм, и смену фаун в истории Земли. Такой концепцией и оказалась теория Кювье.

2. 3. 2. Основные принципы катастрофизма Ж. Кювье

Мысль о существовании каких-то «революционных» переворотов на поверхности Земли впервые была высказана Кювье в докладе, посвященном ископаемым слонам (Cuvier, 1796). Доказывая, что мамонт — вид, отличный от современных слонов, он объяснял его внезапное вымирание резким похолоданием в Северном полушарии. Через три года он вновь вернулся к этому вопросу и предложил собственную классификацию ископаемых и современных слонов (Cuvier, 1799). В отличие от К. Линнея, признававшего только один вид слонов, Кювье выделял четыре вида: два из них вымершие — мамонты и мастодонты. Он считал абсурдным предположение, что такие крупные млекопитающие могли бы сохраниться в неких неизвестных резервуарах. Уровень знаний о фауне млекопитающих в разных географических областях тогда был уже достаточно высок. Не случайно со времен Кювье

практически найдено всего четыре новых вида крупных млекопитающих: окапи, носорог на Яве, тапир на Суматре и кодыякский медведь на Аляске.

Работы Кювье по ископаемым слонам сразу привлекли внимание ученых. Его популярность еще больше возросла, когда вместе со своим другом А. Броньяром он приступил к изучению ископаемых остатков животных и растений в окрестностях Парижа. Проведенная реконструкция вымерших организмов открыла неизвестный дотоле мир вымерших организмов. Полученные им из разных стран окаменелости окончательно убедили Кювье в том, что процессы вымирания носили глобальный характер. С тех пор существование ископаемых фаун и громадного количества вымерших видов уже ни у кого не вызывало сомнения. Возникла задача как-то объяснить причины вымирания и резкую смену фаун при переходе из одной геологической формации в другую. Это и попытался сделать Кювье в своей теории катастроф.

Эта теория была впервые подробно изложена в 1812 г. как введение к четырехтомному «Исследованию об ископаемых костях» (Cuvier, 1812). Впоследствии оно было существенно расширено и вскоре было опубликовано в виде нескольких изданий отдельной книги под названием «Discours sur les révolutions du globe». С 4-го издания этой книги и был сделан перевод на русский язык «Рассуждений о переворотах на поверхности Земли» (Кювье, 1937), остающийся до сих пор главной публикацией на русском языке сочинений основателя палеонтологии.

Суть развиваемых Кювье взглядов заключалась в следующем. Он выделил четыре «действенные причины, которые вызывают изменение поверхности наших континентов» (Там же. С. 89): дожди, выветривание, море и вулканы. Эти действующие в настоящее время геологические факторы, по мнению Кювье, характеризуются небольшой энергией и могут вызвать только незначительные изменения в деталях рельефа Земли. Ими невозможно объяснить образование горных цепей, затопление целых материков — события, неоднократно происходившие в истории Земли. Отсюда следует вывод о том, что «напрасно искать среди ныне действующих на поверхности Земли тех причин, которые были бы достаточны, чтобы произвести перевороты и катастрофы, следы которых нам являет земная оболочка» (Там же. С. 97).

В органическом мире современные физико-географические изменения условий обитания вызывают внутривидовую изменчивость и локальные миграции животных. Между тем данные палеонтологии свидетельствуют о коренных изменениях состава флор и фаун. Стремясь объяснить крупные изменения поверхности Земли и ее органического населения, Кювье сформулировал основной принцип катастрофизма: **резкое отличие ныне действующих сил природы от сил, действовавших в прошлом.** «...Нить событий прервалась, ход природы изменился и ни одной из действующих

сил, которыми она пользуется теперь, не было бы достаточно, чтобы произвести прежнюю работу» (Там же. С. 88—89).

Для Кювье характерно стремление избежать оторванных от фактов теоретических спекуляций о конкретных катастрофических процессах. Они могли быть вызваны, по его мнению, и резкими изменениями климата, и землетрясениями или мощными извержениями вулканов, и внезапными трансгрессиями или регрессиями моря. Главное, что отличало их от современных событий — огромная интенсивность. Так, например, массовые находки замороженных трупов крупных млекопитающих свидетельствуют о возможности внезапных похолоданий, а смятые и перемешанные слои горных пород говорят о мощных тектонических пертурбациях. Катаклизмы, описанные Кювье, были более умеренными и реальными, нежели необъяснимое вмешательство сверхъестественных сил, постулированное позднее в концепциях Л. Агассиса и А. Д'Орбigny.

Кювье полагал, что беспристрастный анализ изменений поверхности Земли приводит к заключению, что они «не все были медленными, не все происходили постепенно, наоборот, большая часть катастроф, их вызвавших, была внезапной» (Там же. С. 82). Так, рассматривая причины оледенения, он пришел к выводу, что это «событие произошло внезапно, моментально, без всякой постепенности», то же, что «ясно доказано в отношении этой последней катастрофы, не менее доказательно и для предшествующих» (Там же. С. 83). Рассуждая таким образом, Кювье пришел к выводу о том, что преобразование Земли носит характер пульсаций, обусловленных внезапной сменой действующих сил.

Эпохи покоя земной коры, по мнению Кювье, чередовались с эпохами ее интенсивного движения, а каждая из них детерминировалась различными причинами. Если катаклизмы вызывались какими-то неизвестными в настоящее время силами природы, то после них наступал новый период медленных изменений, совершавшихся под влиянием обычных сил, действие которых мы наблюдаем и в современной природе. В связи с этим Кювье сформулировал второй основной принцип катастрофизма: **отсутствие связи между сменяющимися друг друга причинами.**

Кювье был убежден, что медленное и постепенное суммирование мелких изменений не могло привести к коренным преобразованиям лика Земли. Процессы же вымирания одних групп животных и появление на их месте других, мигрировавших из соседних районов, незатронутых этими катаклизмами, по его мнению, разрывались в течение коротких промежутков времени. Этим Кювье объяснял существование резких различий видового состава ископаемых животных в смежных отложениях. Признание **неравномерности скорости геологических процессов миграции животных** являлось третьим принципом катастрофизма.

Кювье не раз обвиняли в том, что свои обобщающие выводы он якобы строил, базируясь лишь на ископаемых, обнаруженных в

бассейне Парижа. При этом забывалось, что ему как ведущему палеонтологу того времени присылали для обработки материал из разных стран. Ископаемых остатков было столь много, что Ж. Кювье привлекал к их обработке учеников. Кроме того, он вел собственные раскопки в разных странах (Швейцарии, Италии, Германии). Таким образом, его выводы опирались фактически на весь материал, имевшийся в то время в палеонтологии.

Исходя из этих данных Кювье заключил, что на протяжении истории нашей планеты одни группы организмов исчезали, другие появлялись, общий же **ход этих изменений характеризовался возникновением все более высокоорганизованных животных** (Там же. С. 138—143). Хотя Кювье и не дал объяснения причин повышения уровня организации живых существ, само установление этого факта стало одним из важнейших постулатов классического катастрофизма.

Суммируя вышеизложенное, можно заключить, что в основе учения Кювье лежали следующие утверждения: во-первых, о резком отличии ныне действующих сил природы от сил, действовавших в прошлом; во-вторых, об отсутствии связи между сменяющимися друг друга причинами; в-третьих, о резкой неравномерности скорости геологических процессов; наконец, в-четвертых, о прогрессивном усложнении ископаемых животных по мере восхождения от древних геологических отложений к более современным.

Вместе с тем Кювье не находил фактов, которые могли бы подтвердить предположение о том, что «открытые и установленные новые роды ископаемых ... могли бы быть родоначальниками каких-нибудь современных животных, ставших отличными от них только под влиянием времени или климата» (Там же. С. 150). Имеющиеся в его распоряжении данные свидетельствовали в пользу доктрины постоянства видов и заставляли отвергнуть эволюционные построения Ламарка и других биологов как безосновательные натурфилософские фантазии. Гораздо более логичной казалась точка зрения, согласно которой виды неизменны.

Кювье считал, что разработанное им представление об организации как целостной системе, о соответствии строения и функций организма условиям внешней среды само по себе неопровержимо свидетельствует против эволюционных допущений. Тщательно исследовав корреляцию частей организма, он в итоге пришел к выводу, что существуют постоянные взаимоотношения между органами, на первый взгляд, даже и не связанными друг с другом, и что изменения одного органа оказывают влияние на все остальные. Обнаружив высокую степень целостности организмов, Кювье имел все основания считать, что всякое существенное их изменение может привести лишь к ее нарушению и к вымиранию вида. Такие изменения влекут за собой вымирание вида также и потому, что нарушают идеальную приспособленность каждого организма к условиям существования.

Для сохранения нормального функционирования организма необходимо скоррелированное изменение органов, а это возможно, по мнению Кювье, только при условии существования предустановленной целесообразности и гармонии в природе. Связь принципа корреляции с теорией неизменности видов и идеей о предустановленной гармонии была подмечена еще в 30-х годах XIX в. Так, В. Уэвелл писал, что изучение строения животных приводит к убеждению, что все органы устроены так, «чтобы они служили жизни и функциям целого организма. Части организма имеют единую цель, так же как и закон; мы можем изучать и конечные причины, точно так же, как и закон причинности» (Уэвелл, 1869, т. 3. С. 594). Согласно Н. П. Вагнеру, «Всю природу Кювье принимал за одно громадное гармоническое целое. Та же гармония, та же связь существует и в каждом организме, и здесь мы не можем отнять ни одного члена, не нарушая или не изменяя этой гармонии...» (1860. С. 53). Принцип ненарушимости гармонии тем самым «с необходимостью вел к признанию строгих рамок, за которые ни при каких обстоятельствах не может выходить изменчивость» (Russel, 1916. P. 39).

Связь принципа корреляций с идеей неизменности видов очевидна. Для нормального функционирования организма требуется скоррелированное изменение всех его органов и частей. Внутривидовая изменчивость была же незначительна и ненаправленна. Оставался возможным лишь механизм сальтационных преобразований. Но эта идея наивного трансформизма уже была неприемлема для Кювье, как и для большинства его современников. Трансформация же путем суммации мелких изменений казалась ему несовместимой с принципом корреляций (Maug, 1982a). Принцип корреляции вместе с теорией зоологических типов стал для Кювье теоретическим основанием концепции неизменности видов.

Наряду с теоретическими доводами Кювье привел также и факты, по его мнению, прямо опровергающие гипотезу эволюции. Он показал, что мумии животных, найденные в Египте, ничем не отличаются от современных животных. Если за пять тысяч лет ни один вид не изменился, то нет оснований считать их способными измениться в течении большего времени. Против эволюции видов, по Кювье, свидетельствовали также факты несходства видового состава фаун и флор в климатически аналогичных территориях, будь они географически столь удалены друг от друга, как Новая Зеландия и Британия, или же, напротив, так близки, как острова Ломбок и Бали (австрало-азиатское разъединение). В качестве прямого свидетельства постоянства видов им рассматривался и тот факт, что наряду со многими признаками, которые легко изменяются при перемене климата, пищи, освещения и других факторов среды, есть и такие признаки, как строение зубов, число и особенности строения костей и др., которые не обнаруживают при этом ни малейших изменений. Кювье проводил обширные сравнительно-ана-

томические исследования и всегда сталкивался с существованием постоянных признаков, противостоящих любым переменам. Волк и лисица, например, обитают на огромных территориях, сильно различающихся климатом, но многие признаки их черепов остаются неизменными. Кювье признавал, что размах изменчивости у домашних животных намного больше, чем у диких. Однако эта изменчивость касается только несущественных признаков. Даже у собак, которые под воздействием человека претерпели наибольшие вариации в окраске, в размерах тела, в форме ушей, носа, хвоста, головы, размерах головного мозга и т. д., «отношения костей остаются те же, и никогда форма зубов не меняется сколь-нибудь заметно» (Кювье, 1937. С. 148).

Исходя из таких данных, Кювье пришел к выводу о существовании твердых пределов изменяемости видовых признаков: «...у животных есть признаки, противостоящие всяким влияниям, будь то природные или со стороны человека, и ничто не показывает, что время может оказать на них большее влияние, чем климат, одомашнение» (Там же. С. 148).

Сильным доводом против изменяемости видов Кювье считал факт существования морфологических и физиологических hiatus между всеми видами, а также факт устойчивого и непрерывного воспроизведения организмами себе подобных в течение многих поколений. Поэтому в природе не встречаются «промежуточные особи между зайцем и кроликом, между оленем и ланью, между куницей и белодушкой» (Там же. С. 146). Мысль эту Кювье повторил и незадолго до смерти: «Если бы виды изменялись постепенно, мы должны были бы найти некоторые следы этих постепенных модификаций и... промежуточные формы. Этого же еще не случалось» (Cuvier, 1829. P. 110).

Уже тогда оппоненты Кювье, защищавшие идею эволюции живого, будь они более искушены в данных палеонтологии, могли бы в качестве контрпримера указать на изученную Ламарком серию третичных моллюсков. Можно было обратить внимание и на то обстоятельство, что реконструкции ископаемых животных Кювье проводил лишь по разрозненным остаткам, а по ним, конечно, нельзя было строить непрерывные серии. Кроме того, многие из описанных им таксонов были тупиковыми линиями в эволюции, как это было показано позднее. Однако возразить таким образом Кювье не смог бы и сам Ламарк, отвергавший, как известно, саму возможность вымирания видов без вмешательства человека.

Говоря о противниках Кювье, следует отметить, что в литературе укоренилась по существу неверная оценка знаменитого спора между ним и Жоффруа Сент-Илером. Его зачастую изображают как столкновение консервативного антитрансформиста с прогрессивным эволюционистом. На самом же деле основным предметом полемики была сугубо морфологическая проблема и при ее обсуждении столкнулись представители различных мето-

дологий в морфологии и систематике. Одержав победу, Кювье тем самым убедительно опроверг широко распространенную систему натурфилософского доказательства единства плана строения моллюсков и позвоночных животных. Прекрасное знание анатомии, твердая опора на надежные факты обеспечили ему успех в отстаивании концепции четырех различных типов строения. В свою очередь эта концепция была для него дополнительным аргументом, свидетельствующим о неизменности и дискретности видов, о невозможности существования промежуточных форм. Как верно отметил В. Колеман, «теория зоологического типа и концепция изменяемости видов были для Кювье несовместимы» (Coleman, 1964. P. 175).

Таким образом, каждый вид организмов, согласно точке зрения Кювье, может быть определен как «совокупность существ, принадлежащих к одной из тех форм, которые стойко сохранились с самого начала вещей, не выходя за свои границы» (Cuvier, 1829. P. 16). При этом «нет никаких доказательств, что все различия, наблюдаемые между организмами, могли быть созданы условиями среды. Все, что высказывалось в защиту этого мнения, гипотетично. Опыт приводит, по-видимому, к противоположному заключению: при современном состоянии Земли разновидности заключены в определенных довольно тесных границах, и как бы далеко не проникали мы в глубины древности, мы видим, эти границы теми же, что и ныне» (Там же. P. 9). Такой вывод казался бы противоречит данным палеонтологии, свидетельствующим о смене крупных таксонов в истории Земли. Для того чтобы совместить концепцию неизменности видов с признанием их историчности, Кювье и предложил свою теорию катастроф, стремясь не выходить при этом за рамки фактического арсенала современного ему естествознания.

2. 3. 3. Об отношении Ж. Кювье к концепции многократных творений и эволюционизму

Как бы предвидя обвинения в креационистском характере своей гипотезы катастроф, Кювье писал: «Я не говорю, что нужно было новое творение для воспроизведения ныне существующих видов: я говорю только, что они не существовали в тех местах, где мы видим их теперь, и что они должны были прийти из других мест» (1937. С. 150). Враг натурфилософских спекуляций Кювье и в этом вопросе оставался в рамках научного объяснения, не прибегая к помощи каких-то сверхъестественных сил.

Тем не менее, вопреки четким заявлениям Кювье, долгое время доминировала убежденность в неразрывной связи его взгля-

дов с креационизмом вообще и с концепцией многократных творений в частности. Этому заблуждению способствовали не столько труды эпигонов Кювье (А. Д'Орбigny и Л. Агассиса), сколько сторонники эволюционизма, стремившиеся ослабить влияние его работ (Дж. Джэд, Э. Геккель, К. А. Тимирязев и др.).

Так, например, Э. Геккель обрушился на теорию катастроф еще в 1868 г. в «Естественной истории миротворения», выдержавшей более десяти изданий и переведенной на многие языки. Геккель утверждал, что Кювье «пришел к ложному... представлению о последовательном ряде совершенно различных периодов создания... каждая революция прежде всего имела своим последствием полное уничтожение живущих тогда животного и растительного мира. По окончании же ее наступало совершенно новое творение органических форм. Новый мир растений и животных, во всех отношениях различный от предшествовавшего исторического периода, был раз за разом призван к жизни. Он снова населял земной шар в течение тысячелетий, пока внезапно не погибал при наступлении новой революции» (1908, ч. I. С. 52). Такое необъективное изложение взглядов Кювье объясняется тем, что в них Геккель усматривал главное препятствие для естественнонаучного описания видообразования. Теория Кювье, по его мнению, требовала обращения «к действию сверхъестественных сил, к вмешательству чудес в естественный ход вещей» (Там же. С. 53).

Массовое тиражирование взглядов Геккеля как одного из апостолов дарвинизма способствовало укоренению подобных оценок в широких кругах научной общественности. Вспомним хотя бы ошибочное утверждение К. Маркса о том, что даже лучший из геологов и палеонтологов Кювье «истолковывал факты совершенно превратно» (Маркс, Энгельс. Соч., т. 32. С. 44). Еще резче высказался Ф. Энгельс, утверждая, что теория катастроф «была революционна на словах и реакционна на деле», так как на место «одного акта божественного творения она ставила целый ряд повторных актов творения и делала из чудес сверхъестественный рычаг природы» (Там же. Т. 20. С. 352). К сожалению, эта мимоходом брошенная фраза была возведена в абсолют и догматизирована в советской литературе, отзвуки чего ощущаются вплоть до сегодняшнего дня (см.: Распицын, 1988).

Не только сторонники дарвинизма, но и сами неокатастрофисты нередко постулировали связь теории Кювье с креационизмом. Так, например, К. Циттель еще в конце прошлого века утверждал, что после каждой катастрофы «создаются особым творческим актом новые растения и животные, не стоящие ни в какой связи с существовавшими ранее и с теми, которые появились позднее» (1934. С. 19). Стремясь отвести от себя обвинения в креационизме, О. Шиндewolf доказывал принципиальное отличие своих взглядов от концепции Кювье, допускавшего якобы повторные творения (Schindewolf, 1963). Открытым защитником учения о божест-

венных вмешательств в природу считал Кювье и историк биологии Э. Лурье (Lurie, 1962).

Против традиционных обвинений Кювье в приверженности гипотезе последовательных актов творения, по-видимому, впервые выступил Ш. Депере. «В трудах Кювье, — подчеркивал он, — мы нигде не найдем слова „творение“ и достаточно внимательно прочитать его „Discours sur les révolutions du globe“ чтобы увидеть, что в голове великого ученого имелась лишь мысль о вторжении новых животных форм, неожиданно являющихся из неизвестных, отдаленных стран» (1921. С. 11). Для доказательства столь неожиданного для современников вывода Депере привел целую страницу цитат из трудов Кювье, которые ясно свидетельствовали, что «новые формы не сотворены на месте, а приходят из дальних стран» (Там же. С. 12). В соответствии с модной тогда гипотезой возникновения и исчезновения мостов между разными архипелагами и континентами миграция целых фаун и флор, по мнению Депере, могла быть объяснена достаточно просто. Он полагал, что основные положения теории катастроф Кювье сохранили значимость и до наших дней. Более того, недостатком ее является то, что в ней речь шла о быстрых преобразованиях только наземных фаун.

Аргументы Депере нашли многочисленных сторонников (Russel, 1916; Павлова, 1924; Павлов, 1924; Некрасов, 1926; Борисяк, 1937; Potonie, 1957; Colemann, 1964; Kühn-Shnyder, 1973; Канаев, 1976; Высоцкий, 1977; Завадский, Колчинский, 1977, и др.). Новым, пожалуй, было лишь указание на Агассиса и Д'Орбиньи, взгляды которых о повторных творениях были бесосновательно приписаны самому Кювье. Последний же, по утверждению М. В. Павловой, «не считает *новое творение* (une création nouvelle), чтобы создались существующие виды...» (1924. С. 30).

Вместе с тем многие авторы, отмечая обвинения Кювье в откровенно креационистских высказываниях, справедливо указывали на логическую связь между катастрофизмом и креационизмом. Теория повторных творений является таким же логическим выводом, своего рода доведением до абсурда теории катастроф, как в свое время теория вложения зародышей друг в друга явилась естественным выводом из теории преобразования каждого организма в готовом виде в яйце (Филипченко, 1977. С. 26). Теорию катастроф Ю. А. Филипченко считал сугубо спекулятивной и долго продержавшейся в геологии только благодаря авторитету Кювье. В отличии от него Д. Н. Соболев в целом высоко оценивал теорию Кювье, но считал нужным отметить: «В отношении законченности мысли и логической последовательности теория катаклизмов Кювье обладает двумя недостатками» (1937. С. 14). К ним относилось и отсутствие объяснения, «откуда же в конце концов берутся эти новые формы в тех местах, из которых происходит их расселение: изначального их существования, оставаясь на почве фактов, излагаемых

Кювье, допустить явно невозможно» (1927а. С. 14). По мнению Э. Майра, из имеющихся фактов Кювье мог сделать только два альтернативных вывода: или признать эволюцию фауны, или допустить, что «новая фауна создается заново после каждой катастрофы» (Maug, 1982а. Р. 370). Признать последнее Кювье не мог, так как это означало бы «вести теологию в науку, что Кювье не допускал» (Там же). Отказавшись от решения возникшей дилеммы, Кювье, по мнению Майра, уподобился страусу, спрятавшему голову в песок, и по существу проигнорировал щекотливую для него проблему.

Против любых попыток отделить катастрофизм от креационизма резко выступил Л. Ш. Давиташвили. Он считал несущественным, употреблял ли Кювье термин «творение» или нет, — поскольку он отрицал эволюцию, значит был креационистом. Из этого вполне допустимого вывода следовало неожиданное утверждение, что Кювье допускал и многократные акты творения. «Основная концепция его теории катастроф *включала* в себя идею повторного создания видов сверхъестественным путем» (1940. С. 9). Единственным аргументом при этом была вышеупомянутая фраза Энгельса. В соответствии с принятым в те годы у нас в стране способом доказательств, Давиташвили любезно, отличные от его собственной, оценки теории Кювье объяснил стремлением скрыть ее реакционный характер, возникшим «на почве растущей, в эпоху империализма, ненависти, питаемой к дарвинизму учеными приказчиками класса капиталистов» (Там же). С этих позиций он резко критиковал М. В. Павлову и А. А. Борисяка.

Как видно, демаркационная линия в оценках Кювье не связана ни со специальностью авторов, ни с их принадлежностью к дарвинизму или неокатастрофизму. Скорее, она обусловлена различиями в понимании степени влияния религии на научные труды Кювье и его отношение к эволюционизму. С момента выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина не раз уже пытались выяснить, почему Кювье, имея в своем распоряжении все палеонтологические и сравнительно-анатомические доводы в пользу эволюции, не только не стал родоначальником эволюционизма, но, напротив, был его наиболее серьезным оппонентом.

Суть проблемы заключается в следующем: что же именно — факты или предвзятые философские и теологические идеи лежали в основе антиэволюционизма Кювье? Встречающееся иногда утверждение о решающем влиянии религиозных убеждений на его научные взгляды должно быть отвергнуто. Он никогда и нигде не ссылался на Библию. Более того, его объяснения истории Земли и органического мира нередко вступали в противоречие с ее ортодоксальным толкованием. Так, он установил существование нескольких потоков и указал на отсутствие животных в древнейших отложениях. Поэтому вполне прав Колеман, утверждая, что Кювье четко разделял науку и религию, что теологические воззрения ни-

когда не вторгались в его научные работы (Coleman, 1964). Вопрос об отношении к Богу для него не был предметом публичных дискуссий. Более того, он отлично знал, что теология, как и всякая другая теоретическая концепция, могла быть только дискредитирована использованием ее при обсуждении вопросов, выходящих за сферы ее приложения. «Проблему же изменения видов Кювье всегда рассматривал как научную задачу, а не теологическую» (Там же. Р. 182). Будучи тверд в своих религиозных воззрениях, он не только не искал их подтверждения в науке, но, напротив, всегда стремился отделить научные взгляды от религиозных.

Антиэволюционизм Кювье был обусловлен прежде всего состоянием биологии того времени. Он не нашел доказательств эволюции в систематике, палеонтологии, сравнительной анатомии. Зная эволюционные построения натурфилософов Ф. В. Шеллинга и Л. Окена, биолога Ламарка, он находил их неубедительными. Предпочитая всегда факты домыслам, Кювье полагал, что схоластические рассуждения лишь дезориентируют ученых. Для него «открытие компаса, книгопечатания и паровой машины имели гораздо большее значение для развития цивилизации, чем все бесплодные спекуляции немецких метафизиков» (Литтров, 1869. С. 911).

По мнению Борисяка, именно противнику эволюционизма Кювье довелось «заложить фундамент фактов для будущей истории органического мира» (1937. С. 33). «Кювье не создал эволюционного учения, но он дал метод — точный научный метод, который опрокидывал натурфилософские абстракции и подготовлял почву для современного естествознания, а тем открывал путь и научному эволюционному учению. Не выходя за рамки фактов, отвергая беспочвенные построения эволюционистов-натурфилософов, Кювье прямо участвовал в создании научной базы эволюционизма. Возникновение последнего как научной теории стало возможным благодаря тому, что биология следовала по пути, который был указан Кювье: наблюдая так, как это делал Кювье, классифицируя так, как это делал Кювье» (Там же. С. 51). В конечном счете ему удалось сделать гораздо больше для понимания истории Земли и органического мира, чем всем фантастическим построениям тогдашних его противников-эволюционистов.

Для развития эволюционной теории особое значение имели следующие направления его научных исследований: внедрение сравнительно-анатомического метода изучения животных; усовершенствование методов классификации животных и построения их системы; создание палеонтологии позвоночных; установление геологической последовательности сменяющихся фаун; разработка принципа корреляции для понимания целостности организма и его использование при реконструкции ископаемых животных (Павлов, 1924; Соболев, 1927а; Борисяк, 1937; Coleman, 1964; Капаев, 1976, 2000; Воронцов, 1984, 1999, и др.). В сфере научных интересов

Кювье были и такие проблемы будущей эволюционной теории как пределы внутривидовой изменчивости, влияние внешних факторов на наследственную и ненаследственную изменчивость, дискретность и непрерывность в истории жизни, место человека в природе.

Учитывая вышесказанное, стоит, по-видимому, окончательно отказаться от суждений о катастрофизме Кювье как некоем обновленном издании креационизма, концепции постоянства видов, предустановленной гармонии и даже якобы реакционного диллювиализма (Гремяцкий, 1933; Давиташвили, 1940; Поляков, 1941; Тихомиров, Хаин, 1936; Берман и др., 1967). Нельзя согласиться и с теми, кто рассматривает победу Кювье в споре с Э. Жоффруа Сент-Илером как победу отсталых идеалистических и метафизических взглядов реакционера и консерватора Кювье над «предтечей» эволюционизма.

Нет, однако, оснований и для того, чтобы считать самого Кювье эволюционистом и даже отрицать его причастность к теории катастроф, как это пытался представить еще А. П. Павлов. Содержательный анализ взглядов Кювье он заключил совершенно неожиданным выводом, что великий французский ученый отнюдь «не был упрямым защитником внезапного появления новых форм жизни, каким его обыкновенно представляют» (1921. С. 50). Источником заблуждения, по мнению Павлова, явилось, скорее всего, название книги Кювье, а не самое ее содержание. Именно термин «переворот» смутил многих и послужил поводом для ошибочного зачисления Кювье в лагерь катастрофизма. Подлинными же создателями теории катастроф Павлов считал А. Гумбольдта и Л. Буха. Еще дальше пошел Б. Л. Личков, который был уверен, что «мысли Кювье являются первым зачатком эволюционной теории. Современники Кювье их не заметили... Д'Орбиньи их не понял, не заметил и Ч. Дарвин» (1965. С. 149). Более точны в своих оценках Р. Л. Берг и А. А. Ляпунов. Отнеся Кювье к числу непосредственных создателей эволюционной теории в биологии, они писали: «Его теорию катастроф или смен фаун и флор в данной ограниченной области можно назвать теорией эволюции при неизменности видов, теорией нарушаемой гармоничности природы в результате катастрофических событий общеземного масштаба» (1968. С. 6).

Конечно, многие аргументы Кювье, как уже было отмечено выше, были направлены скорее против конкретных выводов Ламарка и Жоффруа Сент-Илера, нежели против эволюционизма в целом. Последователь эссенциализма и концепции дискретности таксонов, он не мог согласиться с ламарковским принципом абсолютной постепенности и непрерывности преобразования органических форм. Поэтому же отверг он и лестницу существ, разделив весь животный мир на четыре типа. Кювье нигде не видел плавного и постепенного усложнения организации существ, но везде усматривал четкую дискретность и конкретную специализацию

целостных организмов. Его эссенциализм проявился и в трактовке вида.

Поэтому, говоря о теоретическом наследии Кювье, нельзя смешивать объективное значение его работ для развития эволюционной мысли с его подлинными взглядами, которые означали по существу выход за пределы естественной истории и становление новой эпистемы в науках о живом (Фуко, 1977). Он впервые освободил соподчиненность признаков от их таксономической зависимости, выводя их за рамки классификаций и поместив в разные уровни организации живого. Внутренняя связь признаков определялась их корреляционной зависимостью, создавая запреты в их перестройках и комбинациях. Отвергнув тезис о приспособляемости органов и признаков, Кювье снял тезис о их взаимозависимости. Главное внимание уделялось не столько органам, сколько осуществляемым ими функциям, число которых относительно невелико. Разнообразие структур отныне не воспринималось как набор независимых переменных, а как иерархическая система признаков, объединенных с целью реализации крупных функциональных единиц (дыхание, пищеварение, кровообращение и т. д.), управляющих друг другом и обеспечивающих «телесную целостность» организма.

Организм в своих видимых диспозициях подчинялся определенному плану, обеспечивающему доминирование наиболее важных функций. Животные образуют резко ограниченные друг от друга группы. Различия не заполняют разрывы между таксонами ничтожно малыми переходами. Отныне виды не располагались в виде непрерывной цепи существ, жизнь воспринималась как беспереходная и бесступенчатая и состояла из целостных единств анатомических связей и физиологических соответствий.

Разрушив лестницу существ и введя в биологию резкую прерывность, Кювье обусловил появление таких понятий как структурная и функциональная несовместимость, коадаптация органов и функций, их иерархичная соподчиненность, адаптация организма к внешней среде. В его трудах впервые были воссоединены многие элементы будущего эволюционного мышления. Прерывность форм в истории Земли вводила временной аспект в палеонтологию, создавая реальную историю органического мира, в котором все таксоны занимали строго определенное место в геохронологии. Объединение «фиксизма» с катастрофизмом в трудах Кювье стало первой попыткой выразить в рамках научного дискурса начала XIX в. историчность живой природы. Основатель теории революции в истории органического мира сам совершил глубочайший «кювьерианский» переворот в биологии, без которого была бы невозможна эволюционная теория.

При этом всегда и во всем Кювье оставался убежденным противником эволюционизма, хотя его труды и сыграли не последнюю роль в грядущей победе эволюционизма. В этом состоит величие и трагедия фигуры Кювье в истории эволюционного учения.

Таким образом, в теории катастроф была сделана попытка согласовать факт смены видов на протяжении истории Земли с признанием неизменности каждого из них. Сменявшие друг друга виды животных не были генетически связаны между собой, они появлялись не один из другого, а один после другого. В этой теории учитывались объективно существующие дискретность и устойчивость видов, но они были абсолютизированы. Справедливо отмечая неравномерность темпов геологических процессов и необратимый характер изменений в составе населения Земли, Кювье не сумел увидеть причины тому в ныне действующих силах природы и по сему вынужден был постулировать возможность вмешательства каких-то неизвестных природных агентов на определенных этапах геологической истории. Поэтому именно его и следует считать основателем научного катастрофизма.

Однако данное Кювье объяснение причин появления новых форм животных не удовлетворило ни креационистов, ни эволюционистов. Поскольку эволюционизм тогда казался окончательно опровергнутым, то решение данной проблемы искали в рамках основного Кювье катастрофизма. И здесь наметились три направления: 1) концепция внезапного преобразования крупных таксонов (сальтационистский трансформизм Э. Жоффруа Сент-Илера); 2) концепция непрерывного создания новых видов (креационистский микросальтационизм Ч. Лайеля); 3) концепция периодического уничтожения и воссоздания всей фауны в результате деятельности Творца (креационистский и теологический катастрофизм А. Д'Орбиньи и Л. Агассиса).

2. 4. Критика катастрофизма с позиций ламаркизма и макросальтационизм Этьена Жоффруа Сент-Илера

Несмотря на громадную популярность теории катастроф, она не раз подвергалась критике со стороны знаменитых современников Ж. Кювье — Ж.-Б. Ламарка и Э. Жоффруа Сент-Илера. В литературе этих ученых относят к представителям додарвиновского эволюционизма, а их концепции часто рассматривают как почти тождественные. Утверждается, что, развивая свою французскую версию трансцендентальной морфологии, Жоффруа Сент-Илер следовал Ламарку, в результате чего идея эволюции уже в 40—50-х гг. XIX в. приобрела многочисленных сторонников во Франции (Laurent, 1987). Против этого протестовал еще в начале нашего века Н. А. Холодковский, который справедливо писал: «Именно Жоффруа Сент-Илер пытался всячески обосновать мысль о том, что прямые воздействия внешней среды могут вызвать такие изменения, в результате которых возникают новые формы животных» (1915. С. 535). Причем если Ламарк абсолютизировал преемствен-

пость в эволюции и постоянно подчеркивал равномерность преобразований, то Жоффруа Сент-Илер считал, что «изменения могут идти не только путем постепенных переходов, а иногда и внезапно, путем крупных перемен» (Там же).

2. 4. 1. Униформизм Ж.-Б. Ламарка и катастрофизм

Научное наследие Ж.-Б. Ламарка было недавно подробно рассмотрено в ряде публикаций, посвященных 250-летию со дня его рождения (Burkhard, 1995; Jean-Baptiste., 1997; Lefèvre, 1999). В них впервые за долгие годы основное внимание уделялось его вкладу в ботанику, зоологию и палеонтологию беспозвоночных, историческую геологию и учение о биосфере, в разработку и усовершенствование биологической терминологии. Что же касается его эволюционной концепции, то она в основном критически оценивается теперь даже во Франции, где издавна Ламарка считали основателем эволюционной теории, а Дарвина лишь его удачливым эпигоном. Исключение составляет статья Л. Н. Серавина (1994), выступившего с апологией Ламарку, истолковывая многие положения его эволюционного учения с позиций биологических концепций XX в. (например, генетической ассимиляции К. Уолдингтона, стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена и т. д.).

Отсылая читателя к этим публикациям, мы далее остановимся лишь на позиции Ламарка, сделавшей его одним из главных оппонентов катастрофизма. Неприятие Ламарком взглядов Кювье связано не столько с его эволюционными взглядами, сколько с верой в существование единых законов развития природы, действующих без катаклизмов. В 1802 г. Ламарк (Lamarck, 1802) публикует книгу «Гидрогеология», в которой анализирует причины изменения поверхности земного шара. Основную роль в геологических процессах он отводил действию дождей, рек, приливов и отливов и т. д. Он показывает, как перемещаются океаны, меняется климат, преобразуется рельеф. Ламарк впервые на базе метода актуализма доказал возможность грандиозных преобразований путем суммации и накопления мелких изменений на протяжении громадных промежутков времени.

Отстаивая идею единых законов природы, Ламарк впервые сформулировал представление о биосфере, рассматривая жизнедеятельность организмов, в которых наиболее сильно действуют флюиды магнетизма и электричества, как главный геологический фактор. Живыми, по Ламарку, созданы все вещества на поверхности Земли. В лекциях 1800 г. Ламарк отметил, что у «живых тел обнаруживаются все сложные неорганические вещества, наблюдаемые в природе» (1955, С. 10) и что в местах, не заселенных организмами, минералы весьма однородны. В «Гидрогеологии» Ламарк все минералы

земной коры, включая даже граниты, рассматривал как продукты жизнедеятельности организмов.

Существование всеобщих катастроф, по мнению Ламарка, не только не доказано, но и противоречит всей совокупности известных геологии фактов. Катастрофы, существование которых можно допустить, являются местными и ограниченными по своему воздействию на ход событий. Они вызываются причинами, область влияния которых строго локализована. Природа, считал Ламарк, не нуждается в катастрофах, так как в ее распоряжении безграничное время, охватывающее тысячи и миллионы столетий, в течение которых суммация мелких изменений могла привести к грандиозным результатам. Тем самым он открыто выступал против библейских сказаний об ограниченности времени существования Земли и ее органического населения несколькими тысячами лет.

В «Философии зоологии» (1809) эти соображения были использованы для обоснования эволюционной концепции. Здесь самую апелляцию к всемирным катастрофам Ламарк рассматривал как попытку уйти от поиска решения сложных геологических и биологических проблем. Он сравнивал постулирование этих катастроф с признанием различных сущностей, отсутствующих на самом деле в природе. Подобные представления, по мнению Ламарка, были обусловлены «недостаточной изученностью естественных законов» (1937, т. 2. С. 19). Нежелание признать реальность эволюционных изменений организмов, в результате чего часть видов перешла в ископаемое состояние, вынуждало сторонников катастрофизма усматривать в различных катаклизмах причины перемещения и уничтожения «существовавших тогда видов» (1935, т. 1. С. 75).

Такие попытки Ламарк объявил противоречащими фактам. Вместо того чтобы «бездоказательно предполагать всемирную катастрофу... стоит лучше ознакомиться с ходом природы, чтобы найти объяснения всех наблюдаемых в ней явлений» (Там же. С. 76). Если исходить из принципа постепенности и преемственности, то «нет никакой необходимости предполагать какую-то всемирную катастрофу, которая пришла перевернуть все вверх дном и разрушить большую часть работы самой природы» (Там же). Что



Жан-Батист Пьер Антуан Ламарк

же касается местных катастроф (землетрясения, извержения вулканов, наводнения и т. д.), то они, по мнению Ламарка, всецело вписывались в общий ход природы, подчиняясь ее законам. В такой системе взглядов не оставалось места для периодических вмешательств сверхъестественных сил в ход природных процессов.

Отрицание возможности медленных и постепенных изменений в органическом мире Ламарк объяснял укоренившимися в науке предрассудками. Доказательством их существования и служила разработанная им гипотеза об едином общем законе развития природы, действием которого он объяснял прогресс организации от простейших до высших форм. Этот закон градации действовал, по его мнению, автономно от среды, непрерывно и постепенно, строго равномерно (пропорционально времени). Лежащая в основе его сила целенаправленно управляет усложнением организации и обуславливает неизбежный переход от одной ступени организации (черви, насекомые, рыбы, амфибии, птицы, четвероногие) к другой. Разнообразие же форм в пределах каждой из них объяснялось приспособлением организмов к внешней среде путем наследования приобретенных признаков. Географическая изменчивость и отсутствие реальных границ между видами служат доказательством того, что видообразование также идет путем суммации мелких изменений.

Постулируя целесообразность в живой природе как изначальную и абсолютную, Ламарк рассматривал процесс, совершающийся внутри вида на протяжении многих поколений как физиологический или волевой акт отдельно взятого организма. Он постулировал непрерывное самозарождение и утверждал, что в пределах первой ступени организации действует прямое приспособление и среда выступает непосредственной причиной разнообразия форм. Более совершенные, но еще «донервные» животные изменяются через питание. С появлением нервной системы среда вызывает изменения потребностей животных, их привычек, употребления того или иного органа, а в результате и адекватное изменение его формы, которое наследуется. В связи с этим Ламарк придавал особое значение упражнению и неупражнению органов как главной причине адаптивных преобразований у высших животных. Иначе он объяснял эволюцию пассивных образований, постулируя действие таких факторов, как «напряжение внутреннего чувства», «волевое усилие» и т. д.

Совершенствуя в течение десятков лет классификацию беспозвоночных, Ламарк вместо двух классов Линнея — насекомых и червей — устанавливает 10. В 1801 г. Ламарк издает первую обширную сводку по беспозвоночным, а в 1815—1822 гг. публикует капитальный семитомный труд «Естественная история беспозвоночных», содержащий описание всех известных в то время родов. Уже вскоре потребовалось второе издание, которое было выпущено в 11 томах в 1836—1845 гг. с дополнениями П. Дозайе и А. Мильн-Эдварса. Стремительно расширяющиеся знания о биоразнообразии современной и ископаемой фауны, о естественной системе и иерар-

хии организмов, о реальности видов и пределах их изменчивости, о роли в эволюции внешних и внутренних факторов, о направленности эволюции, о естественных причинах адаптациогенеза и т. д. — все это, воплощаясь в трудах Ламарка, было направлено против катастрофизма и закладывало основы градуалистических концепций эволюции.

Как известно, эволюционное учение Ламарка вначале встретило холодный прием, и большинство ученых было согласно с критикой его взглядов в трудах Ж. Кювье (Cuvier, 1812) и Ч. Лайеля (Lyell, 1832). Сам Дарвин уверял, что концепция Ламарка не оказала никакого влияния на него. Но после победы эволюционной идеи учение Ламарка было извлечено из забвения и использовано для борьбы с дарвинизмом. Реанимация учения Ламарка или его отдельных положений привела к возникновению неоламаркизма как важнейшего направления в эволюционной биологии. В борьбу идей нередко вмешивались философские и политико-идеологические факторы, ломавшие судьбу целых поколений и даже отраслей знаний.

Именно так произошло в СССР, где представления Ламарка были использованы для обоснования «советского творческого дарвинизма» Т. Д. Лысенко. В дни празднования столетнего юбилея «Философии зоологии» (13 июня 1909 г.) в Парижском Ботаническом саду был открыт памятник Ламарку, на котором высечены слова его дочери: «Потомство будет восхищаться Вами, оно отомстит за Вас, отец». Не всегда эта месть была справедлива, но никто не может отрицать, что Ламарк способствовал формированию новых отраслей естествознания и что влияние его трудов далеко выходит за пределы биологии.

Сыграли они ключевую роль и в истории противостояния альтернатив катастрофизма—униформизма, креационизма—эволюционизма, сальтационизма—градуализма, неокатастрофизма—селекционизма. Как отметил впервые Э. Майр (Mayr, 1972, 1982a) классический униформизм Ч. Лайеля сформировался под влиянием книги Ламарка «Гидрогеология», хотя сам Лайель этого не осознавал, а через Лайеля Ламарк оказал огромное влияние и на Дарвина (см. подробнее: Завадский, Колчинский, 1977). Для становления идейной оппозиции катастрофизма—эволюционизма не меньшее значение имели и восемь томов его «Мемуаров об ископаемых из окрестностей Парижа» (1802—1806).

2. 4. 2. Макросальтационизм Э. Жоффруа Сент-Илера

Если Ламарк критиковал катастрофизм с позиций униформизма, то Жоффруа Сент-Илер основной упор делал на доказательство возможности возникновения крупных таксонов путем внезапных изменений в эмбриональном развитии, возникающих под пря-



Этьен Жоффруа Сент-Илер

мым влиянием внешней среды. В своих трансформистских представлениях он впервые стал опираться на данные эмбриологии. «Возникновение новых органов он трактовал как процесс недоразвития — замедления развития, или, наоборот, переразвития — ускорения развития органов потомков по сравнению с родоначальным состоянием организации родителей» (Магвеев, 1968. С. 22).

Знаменитый спор, состоявшийся в 1830 г., между Кювье и Жоффруа Сент-Илером традиционно рассматривали как столкновение классического представителя концепции постоянства видов с одним из родоначальников эволюционизма в биологии (Вагнер, 1860; Уэвелл, 1869; Геккель, 1908; Lubosch, 1918; Поляков, 1941; Амлинский, 1955, 1970; Coleman, 1964; Берман и др., 1966, и др.). Так, например, Э. Геккель писал, что «Жоффруа в качестве главы французских натуралистов защищал естественную историю развития. Он доказывает изменимость органических видов, общее происхождение отдельных видов от общих первоначальных форм» (1908. С. 70). На самом же деле проблемы эволюции занимали в этом споре второстепенное место. В основном это была полемика о принципах объяснения строения животных и о воздействии функции на структуру (Мауг, 1982). Дискуссия по методологии и теории сравнительной анатомии лишь частично затрагивала проблемы эволюции. В своих ранних анатомических работах Жоффруа Сент-Илер ничего не писал о возможных трансформациях видов. Лишь

в 1825 г., установив сходство юрских ископаемых рептилий с современными крокодилами, он высказал мысль о возможной трансформации рептилий под влиянием внешней среды. Суть же знаменитого спора касалась возможности сведения плана строения всех животных к одному архетипу.

Кювье, как известно, решительно возражал против попыток Жоффруа Сент-Илера и его учеников Лоранса и Мейнана опенить как тождественное по плану строение даже таких, разительно отличающихся организмов, как головоногие моллюски и человек. Строгая приверженность Кювье фактам позволила ему довольно просто опровергнуть легковесные сопоставления, при которых членистоногие сравнивались с позвоночными, ориентированными якобы спиной к земле, когда краб, например, приравнивался к рыбе с жаберными крыльями, разросшимися в сторону груди и т. п. Правда, сам Жоффруа Сент-Илер пытался уверить при этом, что «наблюдает только факты и не идет дальше», что стремится быть «историком того, что есть» (цит. по: Шимкевич, 1895. С. 179).

Однако поиски доказательств единства плана строения стали для него подлинной идеей фикс, толкающей к насилию над фактами. Хитиновые кольца членистоногих назывались им разросшимися позвонками, вобравшими в себя все другие внутренние органы, а роль первой системы в процессе преобразования плана строения сводилась к притяжению к себе всех остальных органов. В итоге любая комбинация органов казалась правомерной, если, по оценке Жоффруа Сент-Илера, она соответствовала принципу равновесия. Но для остальных свидетелей спора суждения Жоффруа Сент-Илера казались фантастическими.

Выступая с позиций механистического трансформизма, Жоффруа Сент-Илер критиковал естественную геологию, учение о конечных причинах и отрицал их значимость в объяснении целесообразности в органическом мире. Его не устраивали конечные причины, якобы предопределяющие строение организмов и их отношения с окружающей средой в соответствии с теми функциями, которые им предназначено выполнять в природе. По словам В. Уэвелла (1869), Жоффруа Сент-Илер боялся навязывать природе какую бы то ни было цель. Оспаривая выдвинутые Кювье принципы соответствия организма среде и принцип корреляции органов, он утверждал, что не знает животных, которые должны были играть какую-то роль в природе. Выведение причин из действия, по мнению Жоффруа Сент-Илера, вызвано злоупотреблением понятия целевых причин. Высменывая подобные попытки, он писал: «Я где-то читал, что, так как рыбы живут в среде, которая плотнее, чем воздух, то их движущие силы рассчитаны так, чтобы дать им возможность двигаться даже при этих обстоятельствах. При таком способе умозаключений, увидав человека, который ходит на костылях, должны сказать, что он с самого начала предназначен был, к несчастью, иметь парализованную ногу» (цит. по: Уэвелл, 1869. С. 600).

Исходя из теории единого плана строения и возможности его резких модификаций, Жоффруа Сент-Илер вместе с тем сформулировал в общих чертах основную идею будущего эволюционного макросальтационизма. В становлении его взглядов важную роль сыграл второй том «Философии анатомии», опубликованный в 1822 г., и посвященный уродствам человека. Здесь, по-видимому, впервые указывался механизм внезапных превращений органических форм, приводящих к возникновению уродств. Они, согласно Жоффруа Сент-Илеру, возникают в результате остановки эмбрионального развития отдельных органов или благодаря срастанию зародышей в случае двойных уродств. Указывая на единство плана строения «монстров» с нормальными организмами, Жоффруа Сент-Илер, тем самым развивал мысль об отсутствии принципиальных различий между нормой и патологией. В уродках он видел реальный путь трансформации особой одного класса в другой, осуществляющейся за счет внезапно возникающих отклонений «уродливой формы» от типичного плана строения. Эта мысль оказала впоследствии большое влияние на разработку проблем видообразования и макроэволюции. Достаточно сослаться, например, на книгу В. М. Шимкевича «Уродства и происхождение видов» (19076), хотя еще К. Вольф (1950) пытался использовать тератологические данные для развития эволюционизма. Начиная с Жоффруа Сент-Илера, тератология стала интенсивно разрабатываемой областью биологии, к которой обращались за аргументами как сторонники селекционизма, так и его противники.

Жоффруа Сент-Илер обратился к данной проблеме в тот период, когда она практически еще не была исследована научными методами. Факты существования врожденных аномалий, как правило, объяснялись «игрой природы», негативными зрительными впечатлениями, испытанными матерью во время беременности. «дурным глазом» и т. д. Появление уродов, еще во времена Амбураза Парэ (конец XVI в.) «рассматривалось как народное бедствие, предвещавшее войну или голод» (Жоффруа Сент-Илер, 1970. С. 358). Допускалось также, что уродства изначально заложены в зародышах. В специальном параграфе своего труда Жоффруа Сент-Илер подробно разбирает и опровергает эти расхожие объяснения причин возникновения монстров.

Основное внимание он уделит четырем типам уродств у человека, и прежде всего «уродствам, вызванным: 1) отсутствием мозга (apencéphale); 2) опухолями мозга (netencéphale); 3) гипертрофией мозга (hyperencéphale) и, наконец, 4) развитием мозга вне черепа (podencéphale)» (Там же. С. 356). Неудачи прежних попыток научного объяснения уродств Жоффруа Сент-Илер усматривал в том, что исследование органов производилось без учета их общего положения в организме. Ключом к поиску истины он считал теорию единого типа с ее четырьмя правилами или принципами: «теория аналогов, принцип связей, избирательное средство органических

элементов и принципы уравнивания органов» (Там же. С. 322). Сами различия между организмами для него не были случайными, так как «своеобразие каждого органа связано со своеобразием других органов по определенному закону и что природа и назначение каждого существа в нашем мире в целом определяется сочетанием особенностей, характеризующих эти существа» (Там же. С. 321).

Различные патологические отклонения в строении человеческого организма казались Жоффруа Сент-Илеру лишь модификациями идеального состояния человека как абстрактного родового существа. Подобная попытка найти гомологию между уродками и нормальными организмами, по мнению И. И. Капаева (1963, 2000), дала хорошие научные результаты. Изучая аномалии мозга и черепа у аненцефалов, Жоффруа Сент-Илер показал, что они состоят из тех же материалов, что и мозг, и череп у нормального человека, однако эти материалы сильно искажены и видоизменены. Причинами этих искажений могут быть разнообразные травмы в период беременности, нарушения обмена веществ, задержка развития отдельных органов, сращивание зародышей и т. д. Для него монстр был изначально нормальным зародышем, но, поскольку он развивался в каких-то особых условиях внутриутробного развития, произошли отклонения от нормы. Уродство рассматривалось им как некий частный случай обычного эмбриогенеза.

Повреждения плода в чреве матери Жоффруа Сент-Илер сравнивал с повреждениями, возникающими у взрослых форм под влиянием сильных воздействий внешних факторов. Только при очень сильных воздействиях эмбриогенез прерывается. В тех же случаях, когда возникает возможность как-то нейтрализовать воздействие среды путем компенсирующих изменений, то «формируется новое разнородное целое», которое «состоит из некоторого числа связанных между собой элементов, претерпевших одни и те же воздействия и выполняющих одни и те же функции» (Жоффруа Сент-Илер, 1970. С. 363). Как у животных, так и у растений уродства возникают под прямым воздействием среды. В целом общее направление тератологических исследований Жоффруа Сент-Илера оказалось верным, хотя они неизбежно содержали в себе немало ошибочных и упрощенных суждений, что объяснялось историческим состоянием только формирующихся тогда эмбриологии и биологии развития.

Не ограничившись общими рассуждениями о причинах возникновения уродств, Жоффруа Сент-Илер 10 апреля 1826 г. сообщил в Королевской Академии наук о своих попытках экспериментально вызвать отклонения в процессах эмбрионального развития цыпленка. Для этого яйцо подвергалось воздействию высоких температур, изменялось его положение, скорлупа покрывалась воском и т. д. В результате у цыплят удалось получить ряд уродств. Искусственное вызывание уродств, по мнению ученого, имело большое значение и для познания родственных связей между ископаемыми

и современными организмами. Тем самым он закладывал основы метода тройного параллелизма в познании родственных отношений между группами животных, впоследствии в четком виде сформулированного Л. Агассисом (Agassis, 1850).

Фактически Жоффруа Сент-Илер впервые встал на путь экспериментального изучения эмбриогенеза, который лишь в XX в. стал важнейшим способом изучения закономерностей индивидуального развития и их влияния на филогенетические преобразования (Spremann, 1938; Филатов, 1939, 1941).

В 1831 г. Жоффруа Сент-Илер вновь вернулся к вопросу о роли внешних воздействий, вызывающих резкие отклонения эмбрионального развития, как причине появления новых форм. На этот раз его суждения были оформлены в виде эволюционной концепции, получившей впоследствии название жоффруизма. Она была изложена в мемуаре «О степени влияния окружающей среды на изменение животных форм — вопрос, касающийся происхождения видов телеозавров, а также животных современной эпохи», опубликованном в 1833 г. Здесь он попытался предложить конкретный механизм возникновения различий между животными несмотря на единство их плана строения. Его объяснение носило сугубо механистический характер.

Отметив постоянные колебания условий внешней среды, факторы которой нередко в самых различных направлениях воздействуют на организмы, Жоффруа Сент-Илер подчеркивал, что это может по-разному сказаться на их развитии. Он не сомневался в «существовании этой явственно выраженной действенной силы, способной вызвать изменения, которые, не переходя определенного предела, могут все же нарушить образование и развитие зародыша» (Жоффруа Сент-Илер, 1970. С. 481). Изучение метаморфозов в эмбриогенезе могло объяснить происхождение полуэллиптической формы головы у лягушки, которая «проходя стадию головастика, была сначала в некотором отношении рыбой» (Там же. С. 483). Приводимый им пример хорошо характеризует суть попыток использовать ранние этапы эмбрионального развития для объяснения особенностей взрослых форм.

Особое значение в изменении организмов Жоффруа Сент-Илер придавал дыханию как физиологическому процессу, прямо зависящему от содержания кислорода в воздухе. При этом им допускались как постепенные, так и резкие преобразования, связанные с воздействием «дыхательной среды». В первом случае незначительные «модификации (среды), постепенно накапливающиеся на протяжении веков, налагаются одни на другие и в конечном итоге как-то суммируются. В результате для некоторых систем органов выполнение дыхательной функции становится затруднительным и даже совершенно невозможным. Это вызывает необходимость в ином устройстве органов дыхания, дыхательная функция действительно создает их» (Там же. С. 487). Во втором случае резкие из-

менения в содержании кислорода способны привести к быстрому повышению уровня организации животных и даже скачкообразно превратить рептилию в птицу. Повышение насыщенности воздуха кислородом, по мнению Жоффруа Сент-Илера, интенсифицировало дыхание, вследствие чего повышалась температура крови, усиливалась первая и мышечная деятельность и, наконец, из чешуи ящера формировались перья. Вот как он описывал этот весьма фантастический процесс. «Тип ниже организованных яйцеродящих животных дал начало более высоко организованной ступени или группе птиц отнюдь не путем незначительного процесса изменения, но для этого достаточно было какой-нибудь возможной случайности, незначительной по существу, однако чреватой неисчислимо важными последствиями» (Там же).

Попытался он охарактеризовать и конкретный механизм подобного внезапного превращения рептилии в птицу. «Допустим, — рассуждал Жоффруа Сент-Илер, — что легочный мешок рептилий на ранней стадии подвергся сжатию в середине так, что все кровеносные сосуды оказались в грудной, а дно мешка — в брюшной полости. Это создавало бы условия, благоприятствующие организации птиц: воздух альвеол, находящихся в брюшной полости, будет при этом оттеснен мышцами нижней части живота так, что она направит к дыхательным сосудам сжатый воздух, качественно отвечающий воздуху, выходящему из наших поздрей, т. е. воздуху более богатому кислородом при меньшем объеме и, следовательно, при повышенной интенсивности в процессе сгорания. Помимо того, дальнейшим следствием этого первого изменения явятся повышение теплотворности крови, ее более яркая окраска, повышение ее прозрачности, усиление мышечных движений, превращение покровных чешуек и т. д.» (Там же. С. 487—488). Я намеренно привел столь обширные выдержки из сочинения Жоффруа Сент-Илера, чтобы наглядно продемонстрировать натурфилософичность способа его рассуждений, несмотря на присущее ему стремление использовать методы экспериментального изучения эмбриогенеза. Утверждение о возможном скачкообразном превращении ящера в птицу у Жоффруа Сент-Илера было столь же бездоказательным, как и у его последователей.

«Анализ» превращения рептилий в птиц Жоффруа Сент-Илер завершает вполне современно звучащим выводом о том, что освобождение науки от предрассудков позволит в последовательности стадий индивидуального развития увидеть общую картину истории органических форм. Моделью филогенетических преобразований для него служили данные экспериментов над процессами метаморфоза головастика, приведенных в 1824 г. его коллегой Эдвардом. Эдвардс, комбинируя влияние света и кислорода, показал возможность задержки превращения головастика во взрослые формы путем удержания их под водой. Жоффруа Сент-Илер был уверен: «...то, что в этом эксперименте было произведено в малом масштабе, при-

рода осуществляла в большем масштабе по отношению к протею, обитающему в подземных водах» (Там же. С. 490), который, будучи лишен свободного воздуха и света, навсегда остается на стадии личинки.

Недоразвитие, выражающееся в выпадении анцестральных конечных стадий и замедлении предшествующих им преобразований, в конечном счете приводит к переходу прежде эмбриональных черт во взрослое состояние. Выделив этот процесс, Жоффруа тем самым положил начало многочисленным исследованиям, в которых задержка онтогенеза с приобретением способности к размножению рассматривалась как важный механизм прогрессивных преобразований (см.: Козо-Полянский, 1937; Шмальгаузен, 1946б; Тахтаджян, 1954, 1983; Завадский, Жердев, 1971, и др.). Впоследствии это явление многократно было описано в эволюционно-биологической литературе под различными названиями: ретардация (Э. Коп, А. Гайетт), неотения (Ю. Кольман), эпистаз (О. Йекель), фетализация (Л. Больк), педоморфоз (У. Гарстанг), отрицательная анаболия (А. Н. Северцов), предварение признаков (Л. С. Берг), протерогенез (О. Шиндевольф) и мн. др.

В ходе превращения головастика в лягушку, по мнению Жоффруа Сент-Илера, на наших глазах происходит преобразование одного класса животных в другой, т. е. рыбы в амфибию. Это и есть, по его мнению, модель образования новых форм. Усматривая параллелизм между индивидуальным и филогенетическим развитием, Жоффруа Сент-Илер весьма близко подошел к знаменитому закону параллелизма онтогенеза и филогенеза, сформулированному Э. Серром, и получившему эволюционное объяснение в биогенетическом законе Э. Геккеля—Ф. Мюллера (1940).

Как видно, все рассуждения Жоффруа Сент-Илера о резких воздействиях внешних условий на процессы индивидуального развития, о причинах появления уродов, о механизмах метаморфозов в онтогенезе и т. д., несмотря на всю их наивность с точки зрения современной биологии служили для обоснования оригинальной идеи о том, что именно в индивидуальном развитии надо искать ключ к объяснению возникновения новых форм. Впоследствии эта идея получила фундаментальное обоснование и развитие в теории филэмбриогенезов А. Н. Северцова (1910). В настоящее время она активно обсуждается в работах по биологии развития, опирающихся на данные молекулярной генетики (Рэфф, Кофмен, 1986; Корочкин, 1982, 1999).

Нашла она сторонников и у современников Жоффруа Сент-Илера. Так, Я. Кауп (Каур, 1829) также допускал внезапные превращения пресмыкающихся в птиц. При этом он писал, что мощный костяной покров ихтиозавра якобы превращался в перья, голова — в клюв, плавники — в крылья и т. д. Правда, позднее Кауп отказался от своих наивных взглядов.

Поднятые Жоффруа Сент-Илером проблемы тератологии были в дальнейшем рассмотрены в фундаментальном труде его сына,

который систематизировал огромный фактический материал об уродках (Geoffroy St.-Hilaire, 1837).

На уродства как важный механизм возникновения новых форм указывал также Р. Чемберс. Правда, в отличие от Жоффруа Сент-Илера во внезапном появлении новых видов он видел не столько свидетельство формообразующего действия внешних условий, сколько доказательство того, что «подобное усовершенствование родительского вида может быть объяснено только реализацией некоего очень мудрого планирования» (Chambers, 1844. P. 232—233). Без такого допущения для него оставалась непонятной удивительная целесообразность крупных изменений. Такая трактовка явно лежала в русле телеологического эволюционизма.

Телеологическое объяснение макросальтационных изменений было дано и в работе К. Бэра «Всеобщий закон природы, проявляющийся во всяком развитии», опубликованной впервые в 1824 г. и повторно изданной уже после выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина. В ней возможность внезапного преобразования организмов доказывалась не только на эмбриологическом материале, но также и ссылками на отсутствие переходных форм. В следующей главе мы подробнее рассмотрим подобные телеологические и телеологические сальтационистские концепции, так как многие высказанные в них идеи были замечены только после победы эволюционной идеи в биологии.

В догенетическую и доэкологическую эпоху вполне убедительно звучали и натурфилософские рассуждения А. Шопенгауэра (Maug, 1982a), который, ссылаясь на Ш. Боннэ и Р. Оуэна, писал о внезапном образовании новых таксонов. Он уверял, что это подобно возникновению уродств и что благодаря этому пара родительских особей может произвести новый вид, род, семейство, отряд и даже тип.

Подобные представления до сих пор находят своих сторонников. Так, например, Л. И. Корочкин и А. Б. Ивановский (1983. С. 45) по существу дословно повторяют аргументацию Жоффруа Сент-Илера, подхваченную в последарвиновский период А. Келликером (Kölliker, 1864) о том, что из яйца рептилий могла вылупиться первая птица.

Предложенный Жоффруа Сент-Илером механизм образования новых типов организации использовался как сторонниками, так и противниками дарвиновской теории эволюции. Но если сторонники селекционизма в крупных эмбриональных изменениях видели лишь один из источников, далеко не самый главный, создания материала для действия отбора, то их противники именно во внезапных эмбриональных изменениях и в возникновении уродств усматривали причины пробелов в палеонтологической летописи, особенно отсутствия переходных форм в основании стволов многих таксонов.

Труды Жоффруа Сент-Илера стали источником для многих макросальтационных концепций эволюции. Но в додарвиновскую

эпоху его теория не паша многочисленных сторонников. Доводы Кювье и Лайеля о неизменности видов большинству естествоиспытателей тогда казались более убедительными.

Существуют и другие причины слабого влияния жоффруизма на взгляды современников. Жоффруа Сент-Илера трудно назвать последовательным эволюционистом. Будучи денстом, он отнюдь не защищал теорию естественного происхождения всех органических форм. Скорее, это была концепция о путях реализации потенциалов, заложенных изначально в единый тип строения животных. Его рассуждения о скачкообразных преобразованиях рептилий в птицу скорее были отзвуками господствовавшего еще недавно пашивного трансформизма, чем предвестниками собственно эволюционных идей. Они были основаны на мысли об эмерджентном пути реализации уже имеющихся возможностей. Его стремление связать сальтационные преобразования организмов с такими же крупными и резкими изменениями среды строилось в большей степени на натурфилософских рассуждениях, чем на хорошо обдуманных и систематизированных фактах.

Данное обстоятельство следует иметь в виду, так как еще сравнительно недавно концепция Жоффруа Сент-Илера, по нашему мнению, неоправданно сближалась с дарвинизмом. Между ними отмечалось по сути единственное расхождение. Так, Т. Морган утверждал, что «его теория отличается от взглядов Дарвина в одном очень важном отношении: Жоффруа Сент-Илер считает окружающую среду непосредственно производящей изменения в организме, в то время как Дарвин обращается в основном к случайным изменениям как материалу для эволюции» (1936. С. 179). Однако именно это различие имеет принципиальный характер: изменения, на которых концентрирует внимание Дарвин — наследственные, описанные же Сент-Илером нарушения эмбрионального развития являются морфозами, они ненаследственны и не могут служить материалом для эволюции.

Если помнить об этом, то как злую насмешку истории можно расценить тот факт, что в пашей стране в течение десятилетий под именем «дарвинизм» фактически проповедовался жоффруизм, лишь в малой степени дополненный заимствованиями из ламаркизма. При этом для Т. Д. Лысенко и его сторонников именно идея скачкообразного превращения одних видов в другие оказалась особенно привлекательной. И в этом его взгляды практически не отличимы от современных сальтационистских, оперирующих данными молекулярной генетики.

Во Франции же судьба жоффруизма и ламаркизма изначально была иной, чем в остальном мире. Французы гордились своими великими соотечественниками. После выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина еще почти сто лет во Франции явно доминировал эволюционизм в форме ламаркизма или жоффруизма (Назаров, 1974). Только за последние два-три десятилетия ситуация

изменилась коренным образом и новым поколениям французских школьников рассказывают о мудреце из Дауна и излагают концепцию естественного отбора, оставляя в стороне антиэволюционные доводы Кювье и те причины эволюции, о которых писали Жоффруа Сент-Илер и Ламарк. Французы стали даже более заинтересованы в дарвинистской интерпретации эволюции, чем представители англосаксонского мира. Совсем не случайно, что именно в Париже издали фундаментальный трехтомный словарь о дарвинизме и эволюции, где можно найти сведения по этому вопросу от первых шагов идеи эволюции в биологии до сегодняшнего дня (Dictionary..., 1996).

2. 5. Катастрофизм, униформизм и микросальтационизм

Работы Ж. Кювье и У. Смита положили начало «золотому веку в геологии» (Oldroyd, 1996). В эти годы успешно разрабатывались методологические проблемы, создавались теоретические конструкции, многие из которых и поныне составляют основу конкурирующих направлений геологического знания. Фактически это было время появления первого поколения геологов, уверенно читавших летопись геологических событий, запечатленных в горных породах и ископаемых остатках. За короткое время они выделили основные стратиграфические слои: кембрий в 1835 г. (А. Седжвик), силур в 1835 г. (Р. Мурчисон), девон в 1839 г. (А. Седжвик, Р. Мурчисон), карбон в 1822 г. (У. Конибир, У. Филлипс), пермь в 1841 г. (Р. Мурчисон), триас в 1834 г. (Ф. Альберти), юру в 1829 г. (А. Броньяр), мел в 1822 г. (Ж. Омалиус д'Алла), кайназой, мезозой и палеозой в 1841 г. (Дж. Филлипс).

Почти все названные авторы были сторонниками катастрофизма и их успехи в стратиграфии обеспечивали этому направлению прочные позиции в геологии и палеонтологии. Но они были все же сильно поколеблены уже в первой трети XIX в. в трудах К. Гоффа и Ч. Лайеля. Была создана униформистская концепция, которая была построена на принципах, коренным образом отличавшихся от принципов катастрофизма. Но автор униформизма Ч. Лайель остался в рамках концепции неизменности видов. Поэтому вместо катастрофизма Кювье, объясняющего причины вымирания и появления целых групп организмов, Лайель предложил по существу такую же катастрофистскую концепцию, согласно которой внезапно появлялись не целые флоры и фауны, а отдельные виды. Такой подход было предложено назвать антиэволюционным микрокатастрофизмом (Майр, 1975. С. 12). Анализу критики катастрофизма с позиций униформизма и разбору микросальтационизма посвящен данный раздел. Но вначале необходимо сказать несколько слов о наиболее популярных в геологии первой трети XIX в. катастрофистских концепциях.

2. 5. 1. Катастрофизм в геологии

А. Гумбольдт, вероятно, был одним из наиболее популярных естествоиспытателей XIX в. Его громадный авторитет в немалой степени способствовал популярности катастрофизма. В период доминирования непутизма Гумбольдт вновь пробудил интерес к вулканам, как главным причинам изменений на поверхности Земли (Павлов, 1921; Towards..., 1998). Он указывал, что вулканы образуют более или менее обширные группы, располагаясь иногда в виде горных цепей или вулканических островов. Причины вулканических извержений, как и землетрясений, Гумбольдт связывал с эндогенными процессами, ответственными за внезапный и грандиозный характер происходивших в прошлом изменений. Ряды или цепи вулканов своим положением показывают трещины и разрывы, проницающие в глубины Земли.

Эти идеи были далее развиты в теории «поднятия кратеров» Л. фон Буха (Buch, 1825). Придавая ведущее значение в геологических процессах вулканическим подземным силам, он связывал с их действием образование горных цепей из пластов, смятых в складки под давлением поступающей из недр земли магмы. Указав на связь приподнятых и изломанных пластов с кристаллическими породами, Бух имел веские основания именно в вулканизме усматривать причины орогенеза.

Бух дал развернутое описание эпохи подлинных геологических катастроф, во время которых быстро возникали целые горные цепи, ряды и кольца вулканов, огромные массы лавы выливались на поверхность Земли, морская вода затопляла материка, вырывая гигантские долины. По сравнению с этими событиями современные геологические процессы казались Буху не имеющими отношения к коренным преобразованиям в истории Земли. Именно в его работах гипотеза катастроф в геологии достигла своего апогея. Так, обсуждая вопрос о происхождении глыб или вулканических камней, разбросанных по равнинам и холмам, он предлагал довольно сложную гипотезу о том, что они были разнесены и разбросаны колоссальными грязевыми потоками, хлынувшими с гор в момент их поднятия. Отдельные критические выступления против гипотезы Буха не нашли широкой поддержки среди научной общественности.

Развитие катастрофизма в геологии в первой половине XIX в. завершил французский геолог Ж.-Б. Эли де Бомон (Elie Beaumont de, 1835, 1852). Если работы Гумбольдта и Буха были связаны с гипотезой «кратеров поднятия», то Эли де Бомон исходил из небулярной гипотезы Канта—Лапласа о происхождении солнечной системы. Суть выдвинутой им контракционной гипотезы заключалась в том, что охлаждение внутренних недр Земли приводит к сокращению ее внешних оболочек. Эти сокращения идут периодически и приводят к образованию в местах сжатия поверхностной оболочки Земли мощных гор.

Таким образом, всеобщие катастрофы в гипотезах Гумбольдта, Буха и Эли де Бомона были приурочены к эпохам интенсивного вулканизма и мощного горообразования. Внезапные поднятия горных цепей для них были прямыми следствиями неравномерного проявления эндогенных процессов.

Мы посчитали необходимым вкратце упомянуть эти геологические концепции, так как они продолжают оказывать существенное воздействие и на современную геологию и палеонтологию. Достаточно упомянуть, что контракционная теория Эли де Бомона способствовала формированию теории геосинклиналей в трудах Дж. Холла, Дж. Дана, Дж. Ле-Конта, Э. Зюсса и мн. др. (Хомизури, 1976). Ссылки на орогенетические революции — излюбленный аргумент и многих сторонников неокатастрофизма в биологии, начиная с Э. Зюсса (Suess, 1863) и кончая Е. А. Ивановой (1958). Находит поддержку и высказанная Эли де Бомоном, а вскоре поддержанная и У. Конибиром (Conybeare, 1830), мысль о том, что интенсивность геологических процессов постепенно снижалась. Эта идея о затухающей мощности действующих сил природы составляла суть эволюционно-биологических взглядов А. Виганда (Wigand, 1871), Р. Маттея (Matthey, 1954), Дж. Броу (Brough, 1958).

Если Гумбольдт, Бух и Эли де Бомон в своих гипотезах опирались прежде всего на геологические доводы, то были и такие сторонники катастрофизма, которые в нем усматривали опору для своих теологических воззрений (Gillispie, 1951, 1996). Социально-культурный аспект дискуссий между сторонниками катастрофизма и униформизма в геологии был впервые раскрыт в классической книге Ч. Джиллспая «Творение и геология. Изучение отношения научной мысли, естественной теологии и общественного мнения в Великобритании в 1790—1850» (Gillispie, 1996), опубликованной впервые в 1951 г. Автору удалось показать, что эти дискуссии не были столкновениями религии с наукой, религиозные расхождения были внутри самой науки. Некоторые из ведущих ученых были одновременно и деятелями церкви. Все они верили в божественное провидение и во вмешательство его в процессы природы. Только одни эти вмешательства относили в отдаленные времена, а другие полагали, что они происходили не раз. Наиболее ортодоксальных позиций придерживались В. Букланд (Buckland, 1836), В. Уэвелл (Whewell, 1832), А. Седжвик (Sedgwick, 1831, 1845), Э. Хитчок (Hitchock, 1859) и др. Так, например, Букланд пытался трактовать все геологические события в духе первых глав Библии. Отказ от катастрофизма, по его мнению, вызвал бы подлинное замешательство в сознании естествоиспытателей и в конечном счете неминуемо завел бы их в тупик. Отрицание существования катастроф для него было равнозначно отрицанию существования Бога. Хитчок пытался уверить, что ископаемые остатки свидетельствуют не о постепенном развитии, а о дискретных повторяющихся вмешательствах Творца. «Геология, — по мнению Хитчока, — показывает боже-

свенную руку, прерывающую цепь событий и вновь дающую им старт» (Hitchcock, 1859. P. 564—565).

Однако столь откровенное стремление искать в Библии решение геологических проблем находило все меньше сторонников. Напротив, оно стимулировало поиски доказательств против теории катастроф. Все чаще геологи начинали вспоминать о возражениях катастрофистским объяснениям, выдвинутых еще в начале века Ж.-Б. Ламарком (Lamarck, 1802). Суть их сводилась к трем пунктам: во-первых, действующих сейчас сил достаточно, чтобы вызвать грандиозные изменения на поверхности Земли; во-вторых, катастрофы почти не всеобщий, а локальный характер; в-третьих, подлинная история Земли значительно длилнее шести тысяч лет, указанных в Библии.

2. 5. 2. Критика катастрофизма с позиций униформизма

Начало систематической критике катастрофизма положил конкурс, объявленный по инициативе И. Блюменбаха в 1818 г. Геттингенским Королевским обществом. Тема конкурса была сформулирована так: «Основательное и глубокое исследование об изменениях поверхности Земли, известных в истории, и применение которых может дать сведения о них при изучении революций на Земле, лежащих вне пределов истории». Как отмечалось в сообщении, поводом для конкурса послужил вывод о том, что все «части поверхности Земли и ее слоев образовались одновременно и одним и тем же способом, но что они часто изменялись и после своего возникновения. И хотя мы сейчас в состоянии определить относительный возраст сменяющихся отложений и различить ряд катастроф на Земле, однако, мы не в состоянии определить время, когда происходили эти преобразования, или отрезки времени, которые разделяли две революции» (цит. по: Schmidt, 1918. S. 191).

Первая премия в 1821 г. была единодушно присуждена К. фон Гоффу (Высоцкий, 1959). Впоследствии многие авторы считали Гоффа даже основателем униформизма, а Лайеля лишь его удачливым продолжателем (Whalther, 1893—1894; Zittel, 1899; Reich, 1905). И действительно, в 1822—1834 гг. Гофф дал всестороннее обоснование метода актуализма, сыгравшего решающую роль в утверждении униформистской концепции в геологии (Hoff, 1822, 1824, 1834).

Цель своего труда Гофф видел в изучении ныне действующих сил природы, чтобы установить, «являются ли они единственными процессами», приводящими с течением времени к крупным изменениям на поверхности Земли, или же были какие-то «особые революции, следов которых нет в исторических свидетельствах» (Hoff, 1822. S. 7). При этом он не отождествлял современные процессы с событиями прошлого, а только видел в ныне действующих

силах ключ к познанию далекого геологического прошлого. И хотя в его сочинениях еще чувствовалось влияние Буха и Гумбольдта, Гофф нигде не говорил о всеобщих и грандиозных катастрофах, но, напротив, подчеркивал их локальный характер и ограниченность вызванных ими последствий. В заключительном томе своего сочинения, который был опубликован уже после выхода в свет «Принципов геологии» Ч. Лайеля, Гофф писал, что исторические свидетельства, а также наблюдения за современными процессами не дают сведений «о когда-то совершавшихся превращениях (катастрофах) земной коры и уничтожениях органического мира» (Hoff, 1834. S. 252). В конечном счете, для него оказался неприемлемым основной принцип катастрофизма о существовании в прошлом особых по характеру и интенсивности процессах и силах природы.

Ранние работы Ч. Лайеля были не случайно отвергнуты Лондонским геологическим обществом (Dean, 1997). Не отчаявшись от первых неудач, он довольно скоро предлагает фундаментальный труд «Принципы геологии». Концепция катастрофизма была отвергнута в трудах Лайеля резкой критике (Lyell, 1830, 1832). Он четко сформулировал основной недостаток катастрофизма — отрицание преемственности между современными силами и законами природы и законами геологического прошлого, показав, что тем самым закрывается путь к познанию истории Земли. Утверждения катастрофистов о периодическом вмешательстве в процессы природы каких-то внезапно и глобально действующих могучих сил Лайель относил к числу предрассудков, препятствующих развитию геологии. Подводя итоги критическому анализу истории геологии, он писал, что только на начальных этапах изучения земной поверхности можно было бы предполагать, что в отдельные периоды истории Земли действовали какие-то особые причины, по своему характеру и интенсивности резко отличавшиеся от современных. В действительности же «многие явления, долгое время считавшиеся доказательством какой-то таинственной, необычайно действующей причины, были окончательно признаны за необходимые следствия законов, ныне управляющих материальным миром» (Лайель, 1866, Т. 1. С. 69). Критиковал он также гипотезы непунистов и вулканистов о громадной интенсивности вулканических и гидрологических факторов на ранних стадиях развития Земли.

Главная идея Лайеля — доказательство тождественности сил и причин, управляющих современными преобразованиями Земли с силами и причинами далекого геологического прошлого. Основные документы истории Земли — осадочные отложения, по мнению Лайеля, показывают единообразие процессов образования осадков во все периоды истории Земли. В тех же случаях, когда осадки отличаются между собой по сложению и минералогическим свойствам, это может быть объяснено как результат того, что древние породы метаморфизированы.

Изложив многочисленные данные о грандиозных результатах, вызываемых современными факторами — гидрологическими (дожди, реки, подземные ключи, морские течения, приливы и отливы) и «огненными» (извержения, землетрясения), Лайель приходит к следующему выводу: «Одной и той же совокупности общих... причин достаточно для произведения посредством их различных комбинаций бесконечного разнообразия геологических процессов, памятники которых сохранились в земной коре» (Lyell, 1830. Vol. 1. P. 75).

Под неизменностью сил природы Лайель подразумевал не только их качественную однородность, но и то, что не менялась их интенсивность. Он писал, что «опрометчиво было бы предполагать, что в отдаленные времена глубоко скрытые действия подземной теплоты превосходили соответствующие действия внутренней теплоты в наше время» (Лайель, 1866, т. 1. С. 185). Столь же необоснованным он считал предположение о том, что в прошлые времена «воды океана... изливались огромными валами на сушу, смывали целые материки, прорывали долины и переносили песок, гравий и эрратические валуны на большие расстояния» (Там же. С. 178).

Лайель считал, что общая совокупность энергии геологических процессов на Земле всегда остается постоянной. По его мнению, Земля всегда находилась в состоянии динамического равновесия и поэтому изменения в одном регионе с необходимостью должны были компенсироваться противоположными изменениями в другом. В итоге совокупность всех скоростей геологических процессов остается в целом неизменной, так как ускорение в одном регионе с необходимостью вызывает замедление подобного процесса в другом и наоборот.

Вместе с тем он допускал, что возможны значительные изменения скоростей процессов выветривания, эрозии, осадкообразования и т. д. Не отрицал он также, что землетрясения, извержения вулканов нередко вызывают на поверхности земного шара громадные пертурбации за короткий отрезок времени. Но такие изменения, по мнению Лайеля, охватывали только отдельные районы и никогда не носили глобального характера. Общая совокупность всех изменений остается во все времена постоянной, так как постоянна интенсивность главных законов преобразования Земли (Lyell, 1830. Vol. 1. P. 312—314).

Положение о постоянстве сил природы было неразрывно связано с признанием непрерывности и медленности их действия. Согласно с этими принципами, процессы изменения в целом, т. е. на всей поверхности Земли, не прекращались ни на минуту, а монотонно совершались шаг за шагом в течение тысячелетий. К выводу о непрерывном и постепенном преобразовании рельефа земной поверхности, климата, физико-географической среды, особенностей географического распределения организмов Лайель пришел на основании изучения геологических осадков и ископаемых, сохранив-

шихся в различных горизонтах третичного и четвертичного периодов. В итоге он сформулировал положение о том, что «в течение веков, как утверждают геологи, не прерывалось действие одних и тех же постоянных законов геологических процессов» (Там же. P. 75).

Суммирование мелких изменений на протяжении громадных периодов времени Лайель рассматривал как основной механизм преобразований в неорганической природе. Только так можно объяснить, как отдельные, ничтожно малые изменения влекут за собой колоссальные результаты. Он привел много примеров того, как незначительные мелкие изменения, накапливаясь в течение долгого времени, ведут к образованию речных долин, крупных островов, к изменению очертаний материков, к возникновению или разрушению горных цепей и т. д.

Защита принципа суммирования мелких изменений требовала отказа от общепринятых в то время представлений об истории Земли. В связи с этим Лайель придавал большое значение обоснованию тезиса о «всемогущем влиянии времени» на происходящие в природе процессы. От продолжительности времени в значительной степени зависит масштаб и характер происходящих преобразований, т. е. чем более значителен промежуток времени суммирования мелких изменений, тем более грандиозны результаты.

Выступал Лайель и против связанного с катастрофизмом принципа определенной направленности преобразований на поверхности Земли и прогрессивного усложнения ископаемых организмов по мере восхождения от древних геологических отложений к современным. Далее мы подробнее остановимся на аргументах Лайеля против поступательного характера развития органического мира. Здесь же укажем, что он не принимал и распространенную в те годы гипотезу о развитии всей поверхности Земли от некоего начального состояния. Развитию, по мнению Лайеля, были подвержены лишь отдельные физико-географические регионы, в целом же Земля и ее органический мир оставались одними и теми же на протяжении всей геологической истории. Геология не может проникнуть в прошлое дальше тех времен, когда начали действовать современные силы, т. е. к так называемому догеологическому состоянию Земли. Указывая на отсутствие данных о ранних стадиях развития Земли, Лайель считал любые гипотезы о ее происхождении спекулятивными и недостойными внимания геологов. Особенно ожесточенно он выступал против космогонических гипотез Канта и Лапласа.

Ключ к познанию истории Земли Лайель искал среди сил, действующих в настоящее время (Lyell., 1998). Главную ошибку многих своих предшественников Лайель усматривал в стремлении найти причины преобразований земной коры среди сил, непохожих на современные. Сам он сконцентрировал усилия на доказательстве универсальности актуализма как метода исторических ес-

гественнонаучных исследований. Знание современных причин и законов позволяет объяснить любой процесс в истории Земли и живой природы, тем самым человек становится способным «проследить события бесчисленных веков, предшествовавших созданию человека» (1866, т. I. С. 229).

Сам Лайель еще не пользовался терминами униформизм и актуализм, но из его трудов следует, что он практически не отличал униформизм как учение о постоянстве действующих сил природы от актуализма как метода познания причин явлений прошлого на основании использования знания о ныне действующих законах. Он подчеркивал, что только твердая уверенность в «схождении или тождестве древней и настоящей системы земных изменений» даст возможность в «каждом факте, указывающем на причины, повседневно действующие, увидеть ключ к истолкованию какой-нибудь тайны в прошедшем» (Там же. С. 228). В конечном счете теория униформизма выступала как метод, а метод актуализма давал веские доказательства в пользу самой теории. При этом актуализм был тесно связан с историческим методом. Эти методы использовались Лайелем как взаимодополняющие. Экстраполяция современных факторов и причин на геологическое прошлое позволяла исследовать особенности изменений поверхности Земли в прошедшие эпохи, а тем самым объяснить и современный рельеф, соотношение суши и моря, климатическую зональность, географическое распределение растений и животных и т. д.

Таким образом, в основе лайелевской критики катастрофизма лежали следующие принципы:

1) постоянство действующих сил природы. Причем постоянной принимается также и общая интенсивность их действия на протяжении всей геологической истории Земли;

2) непрерывность и медленность действия сил природы. Отсюда следовало, что темпы преобразований лика Земли были примерно одинаковы во все геологические эпохи, однако, они могли весьма меняться в отдельных регионах;

3) суммирование мелких изменений в течение громадных промежутков времени;

4) потенциальная обратимость геологических изменений и отрицание поступательного характера истории Земли.

Как видно, это были принципы, полностью противоречащие принципам катастрофизма Кювье. Не случайно вокруг «Принципов геологии» сразу возникла ожесточенная дискуссия, впоследствии обозначенная в истории геологии как борьба катастрофистов и униформистов (Саппон, 1960; Равикович, 1961, 1965, 1969). Его противники В. Букчанд, А. Седжвик, Р. Мурчисон и др. стремились доказать, что катастрофизм подтверждается громадным числом геологических и палеонтологических фактов, демонстрирующих существование резких отличий в отложениях разных формаций и внезапных преобразований флоры и фауны. Особенно содер-

тельными были критические суждения В. Уэвелла, который главное внимание уделил не столько конкретным проблемам геологии, сколько теоретическим постулатам Лайеля (Уэвелл, 1869).

Как указывал Уэвелл, в концепции Лайеля он не нашел убедительных доказательств исторической тождественности сил, преобразующих поверхность Земли, и постоянства их мощности. «Ссылка на время с тысячами землетрясений, которые должны были низвергнуть и положить на бок цепи гор, тогда как явления указывают, что эти изменения были внезапны, а не постоянны, неприлична и неизвинительна для геолога, который утверждает, что прежде всего надо обращаться к известным причинам» (Там же. С. 799). Лайель, по мнению Уэвелла, на самом деле не изучал причины в их действии, а произвольно выбрал некоторые из современных процессов в качестве таковых причин. Указывал он также и на неопределенность термина «однородность» применительно к причинам геологических изменений, так как не было критерия, с помощью которого одни крупные землетрясения, извержения вулканов, наводнения и т. п. можно было бы считать обычными и вписывать их в нормальный ход событий природы, другие же рассматривать как катастрофические. Нельзя доказать и то, что в прошлом не могло быть других сил, кроме ныне известных. Каждое поколение ученых, замечает Уэвелл, вносит свой вклад в познание причин и законов природы, поэтому странно утверждать, что все законы уже познаны. В силу того что наше знание ограничено во времени и пространстве, нельзя допустить, что установлены все законы, по которым совершалась естественная история (Whewell, 1832). Вполне вероятно, что будущие поколения геологов откроют причины, действующие с начала истории Земли, но неизвестные нам ныне.

Следует отметить, что постепенно эти теоретические споры были введены в русло обсуждения конкретных геологических проблем и вскоре выяснилось, что позиции катастрофистов и униформистов в трактовке причин оледенения, образования речных долин, вулканических островов и т. п. настолько близки, что к 50-м гг. XIX в. стало в отдельных частных случаях трудно отличить сторонников той или иной концепции (Саппон, 1960). Впоследствии именно униформизм стал основой дарвиновской теории эволюции, в которой всегда приоритет отдавался суммации мелких изменений, а не внезапным преобразованиям флоро-фаунистических комплексов и «перечеканкам» органических форм. Но в то время известному сближению катастрофистов и униформистов в немалой степени способствовал тот факт, что в биологии Лайель не только не принимал эволюционистскую точку зрения, но по существу придерживался позиции геологического катастрофизма. Для Лайеля, как и для его оппонентов, эволюционизм долгое время был неприемлем и по религиозным соображениям (Клавер, 1997).

2. 5. 3. Микросальтационизм Ч. Лайеля

Для многих было удивительным, что основатель исторической геологии Лайель до опубликования книги Дарвина «Происхождение видов» стоял в биологии на антиэволюционных позициях. И только в «Геологических доказательствах древности человека» (Lyell, 1863), и особенно в 10-м издании «Принципов геологии», опубликованном в 1866, он признал научную обоснованность биологического эволюционизма и даже, хотя и с оговорками, присоединился к учению об естественном отборе. Этот факт нередко оценивают, как показатель непоследовательности теоретических взглядов Лайеля, порожденной живучестью научных предрассудков. Хорошо известно высказывание Ф. Энгельса о том, что теория «Лайеля еще более несовместима с допущением постоянства органических видов, чем все предшествующие ей теории. Мысль о постепенных преобразованиях земной поверхности и всех условий жизни на ней приводила непосредственно к учению о постепенном преобразовании организмов и их приспособлении к изменяющейся среде, приводила к учению об изменчивости видов. Однако традиция является могучей силой не только в католической церкви, но и в естествознании. Сам Лайель в течение долгого времени не замечал этого противоречия, а его ученики и того менее» (К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20. С. 352). Н. Г. Чернышевский объяснял парадоксальный, с его точки зрения, факт антиэволюционных взглядов большинства биологов середины XIX в., принимавших геологическую концепцию Лайеля, тем, что «и в научных, как в житейских делах, последовательность образа мыслей приобретает большинством людей не скоро» (1888. С. 87).

Подобные оценки не учитывают тот факт, что, несмотря на тесную связь органического мира с физико-географическими условиями, влияние абиотических факторов на географическое распределение растений и животных и на их эволюцию не носит характер прямой детерминации. Наличие видов-космополитов, а также реликтовых форм, сохранившихся неизменными на протяжении десятков и даже сотен миллионов лет, свидетельствует о том, что преобразование климата, рельефа земной поверхности, гидрологического режима не порождают непосредственно эволюцию органического мира. Сочетание концепции развития неорганического мира с антиэволюционными взглядами в биологии алогично только с точки зрения ламаркизма или точнее жюффруизма, допускающего непосредственное воздействие окружающей среды на преобразования организмов.

Нередко в литературе встречаются и противоположные взгляды на причины антиэволюционной позиции Лайеля. В частности, утверждается, что ими являются его униформистские убеждения (Ward, 1943; Борисяк, 1973, и др.). Однако главный принцип униформизма — постоянство причин (сил, вызывающих изменения), — как это показал весь последующий опыт развития эволю-



Чарльз Лайель

ционной теории, использовался во многих эволюционных концепциях как правильных, так и ошибочных (Завадский, Колчинский, 1977). Все дело заключалось в том, какие причины принимались — реально существующие или мнимые.

Не соглашаясь с теми, кто усматривает причины антиэволюционных взглядов Лайеля в униформизме, Майр полагает, что они объясняются прежде всего влиянием «естественной теологии» Пейли и Бриджютера, владевших умами многих английских ученых того времени, и «типологическим» мышлением, основанном на философском учении о существовании неизменных сущностей вещей. Это учение было названо К. Поппером эссенциализмом (Popper, 1950). Естественная теология, по мнению Майра, пропитывает биологические главы «Принципов геологии» Лайеля. Следуя же философии эссенциализма, Лайель, по Майру, считал, что существенные признаки не могут изменяться, так как «вся природа состоит из неизменных типов, созданных в определенное время, а типы — это сущности морфологического порядка» (Майр, 1975. С. 11).

Действительно, история катастрофизма в первой половине XIX в. свидетельствует о сильном влиянии геологии и философии на взгляды ученых. Однако не оно имело решающее значение. Как показал еще А. Грей в 1861 г., теория эволюции Дарвина несколько не подрывает оснований естественной геологии. Придерживаясь эволюционных взглядов, вполне возможно предполагать, что «явления или процессы действуют по принципам, созданным в самом начале, без всякого последующего вмешательства Божества, или же можно думать, что время от времени происходит непосредственное вмешательство Творца; или же, наконец, что все изменения происходят благодаря постоянному воздействию верховной силы» (Грай, 1861. Р. 31). В этом с ним был полностью согласен Лайель, который в 1863 г. в книге о геологических доказательствах древности человека считал вполне совместимым убеждение в постепенном преобразовании органических форм с естественной геологией (Лайель, 1864). Возможность подобного симбиоза он продемонстрировал и в 10-м издании «Принципов геологии».

Ниже мы постараемся показать, что аргументация Лайеля в пользу дискретности и неизменности реально существующих видов основывалась прежде всего на данных систематики, палеонтологии, сравнительной анатомии, биогеографии и на результатах разведения домашних животных и культурных растений. При этом в его работах мы не нашли прямых ссылок на Пейли (Paley, 1802), взгляды которого действительно были популярны среди теологически настроенных естествоиспытателей Англии. Более того, отдельные высказывания в духе креационизма у Лайеля встречаются только тогда, когда, опираясь на научные ресурсы биологов того времени, он не мог объяснить появление новых видов и их удивительную приспособленность к окружающей среде. К концу своего жизненного пути Лайель дал прекрасный пример того, что в науке новая идея все же чаще побеждает только тогда, когда приводятся веские доказательства в ее пользу. В момент же написания «Принципов геологии» наука не располагала еще такими доказательствами в пользу эволюционной теории.

Общебиологическим вопросам Лайель посвятил второй том «Принципов геологии». Логически первой и центральной он считал при этом проблему вида. В противоположность Ламарку и Жоффруа Сент-Илеру, Лайель защищал положение о реальном существовании устойчивых и дискретных видов. Как и все ученые того времени, он признавал, что в рамках вида могли происходить приспособительные изменения, но они имеют определенный предел, как было доказано еще К. Линнеем и Ж. Кювье. Даже наиболее крупные изменения животных и растений при культивировании их человеком, по мнению Лайеля, не выходили за рамки внутривидовых различий. Пределы изменчивости домашних животных predeterminedены первоначальной способностью их диких предков к подобным изменениям. Не видел Лайель оснований и для того, чтобы

допустить возможность появления новых видов в результате межвидовой гибридизации. Анализируя опыты Дж. Гантера, Й. Кельрейтера, У. Герберга, А. Вигмана и др., он приходит к выводу, что даже под охраной человека такие гибриды не сохраняются на протяжении нескольких поколений. Отсутствие же гибридных форм в природных условиях и резкое снижение их плодовитости в искусственных условиях ясно подтверждает положение об устойчивости видов.

Лайель не находил доказательств преобразования видов и в палеонтологии (Gardiner, 1998). И сейчас полные ряды ископаемых форм являются большой редкостью, а тогда их не было совсем. Ископаемые формы в смежных отложениях настолько отличались друг от друга, что утверждение Ламарка о наличии преемственности между ними казалось явной натяжкой. Одновременное существование в современном мире животных с различным уровнем строения казалось также свидетельствовать против допущения постепенного развития живой природы.

Лайель выступил против применения принципа прогрессивизма к объяснению истории органического мира. Стремясь объяснить отсутствие высокоорганизованных животных в низших геологических слоях, он выдвинул гипотезу о неполноте палеонтологической летописи, которая благодаря Ч. Дарвину прочно укоренилась в эволюционной теории. Именно в несохранности большинства звеньев филогенетических линий сторонники градуализма усматривают по-прежнему главный аргумент против различных скаляционных концепций эволюции, в том числе и самых новейших типа концепции «прерывистого равновесия» С. Гоулда и Н. Эдриджа (Gould, Eldredge, 1977).

На первый взгляд кажется удивительным, что создатель эволюционной концепции в геологии отказался доверить свидетельству геологической летописи, которая, по его мнению, сохранила лишь отдельные следы происшедших в прошлом событий. Но его выводы основывались на фактах метаморфизма горных пород, на периодических находках в более древних отложениях таких ископаемых организмов, которых прежде традиционно относили к позднейшим формациям. Указывая на большую сохранность морских форм, Лайель вместе с тем подчеркивал, что и в случае их отсутствия все же был бы неоправдан вывод о том, что морских животных тогда вообще не было. В качестве примера он в своей президентской речи в 1851 г. назвал результаты драгирования вокруг берегов Англии, когда было найдено немало морских млекопитающих, но не нашлось ни одного ракообразного. Если всецело доверять полученному результату, то тогда можно было бы «сделать вывод, что ракообразных нет в море» (цит. по: Wilson, 1970. Р. 36).

Лайель писал о том, насколько губительным для концепции прогрессивного развития оказалось бы нахождение хотя бы одного млекопитающего в слоях, где ранее они не встречались. Такой па-

ходкой показалось ему ископаемое млекопитающее, похожее на опоссума (*Didelphis*), найденное в отложениях, которые прежде считались исключительно «веком рептилий». Это дало ему повод объявить, что с идеей прогресса в органическом мире покончено навсегда (Lyell, 1832. P. 173). Последовавшие за этим открытия в палеонтологии, среди которых особенно важным стала находка археоптерикса в юре, также считавшейся царством ископаемых рептилий, казалось подкрепляли его мысль о том, насколько ошибочно судить об отсутствии той или иной группы животных в данный геологический период, базируясь только на отрицательных данных. Археоптерикс, по мнению Лайеля, позволял надеяться на открытие новых форм «в пластах уже в настоящее время хорошо знакомых нам, не говоря уже о совершенно новых формациях, постоянно открываемых геологией» (Лайель, 1864. С. 436). Несмотря на отсутствие прямых данных он допускал и существование низших сумчатых млекопитающих в мезозое — «вторичной эпохе», которая называется «периодом рептилий» (Там же. С. 386). Указывал он и на преобладание в этот период рептилий, которые по своему строению должны быть признаны более прогрессивными, чем современные змеи и крокодилы. Соглашался он и с доводами Дж. Гукера о том, что нет строгой параллели между сложностью строения ископаемых растений и специализацией их органов с последовательностью растительных организмов в палеонтологической летописи.

Именно поэтому он с удивлением относился к той, как он говорил, наивности сторонников идеи прогрессивного развития органического мира и катастрофистов, которые с таким безграничным доверием относятся к палеонтологической летописи. «Их доверие к полноте летописи заставляет их смотреть на все нерывы в ряду органических существ или в последовательности пластов с ископаемыми, как на доказательство существования прыжков в самом ходе природы, — признаков прерывающегося действия творящей силы или внезапных катастроф, опускавших земную поверхность» (Там же. С. 391). И даже в случае большей непрерывности и полноты палеонтологической летописи, она все же остается фрагментарной в силу особенностей осадкообразования и фоссилизации остатков животных и растений.

Надо сказать, что доводы Лайеля об отсутствии восходящего ряда в ископаемых организмах не производили большого впечатления на его оппонентов. Их больше интересовала общая последовательность появления ископаемых форм в геологических отложениях, а не приуроченность конкретной группы к тому или иному горизонту. В своем неприятии принципа усложнения органических форм по мере перехода от древнейших слоев к более молодым Лайель в чем-то напоминал другого великого естествоиспытателя, правда XX в., — А. Эйнштейна, который в течение тридцати лет отвергал квантовую механику, хотя она была уже давно принята

научным сообществом. И, подобно Эйнштейну, Лайель вынужден был незадолго до смерти признать свою ошибку. В 1866 г. он принял прогрессивизм и заявил: «Палеонтологические исследования привели нас впервые к выводу, что беспозвоночные животные процветали до позвоночных и что молодые классы рыб, рептилий, птиц и млекопитающих в своем появлении расположены в той же последовательности, как они соотносятся друг с другом по степени совершенства их организации» (цит. по: Gertsen, 1984. P. 291). Это изменение во взглядах было обусловлено прежде всего успехом дарвиновского «Происхождения видов».

До выхода же этой книги и в сходстве зародышей животных, находящихся на разных ступенях систематической иерархии, и в параллелизме эмбриональных стадий высших животных со взрослыми формами низших Лайель не видел достаточных оснований для принятия идеи о постепенном превращении видов и тем более о возможном прогрессивном развитии в органическом мире (Лайель, 1866, т. 2. С. 311—312). Ссылаясь на работу Э. Серра, он писал, что в процессе эмбриогенеза отдельных органов (например, головного мозга у человека) не наблюдается простого повторения строения соответствующих органов ниже стоящих форм (рыб, пресмыкающихся, птиц и примитивных млекопитающих), существует лишь их весьма отдаленное сходство.

Затруднения, возникающие при классификации видов, Лайель объяснял недостаточным уровнем развития систематики. Трудности неизбежно порождались резким увеличением числа классифицируемых видов, отсутствием точных знаний о морфологических и физиологических особенностях растений и животных на различных стадиях индивидуального развития, наличием ряда общих признаков у близких видов и т. д. Правда, в начале 60-х гг. он вынужден был признать справедливость ламарковского утверждения об отсутствии четкой границы между видами и разновидностями. «Чем больше форм мы узнаем, — писал Лайель, — тем менее возможным представляется определить, что мы подразумеваем под разновидностью и что под видом» (Лайель, 1864. С. 374).

В первых же изданиях «Принципов геологии» критически проанализировав аргументы Ламарка и других биологов в пользу эволюции, Лайель пришел к категоричному выводу, что в органическом мире «господствуют следующие законы: во-первых, организация особей способна видоизмениться под влиянием внешних причин в известных пределах; во-вторых, эти изменения иногда могут передаваться их потомству; в-третьих, существуют пределы внутривидовой изменчивости, т. е. потомки никогда не могут уклониться от родительского типа; в-четвертых, каждый вид происходит от одной первоначальной группы и никогда не скрещивается с потомством какой-либо другой группы; в-пятых, каждому виду суждено существовать в течение долгого времени» (Lyell, 1832. Vol. 2. P. 23).

При этом он утверждал, что долговечность видов «в классе моллюсков гораздо значительнее, нежели в классе млекопитающих» (Lyell, 1833. Vol. 3. P. 48). В дальнейшем он обобщил это наблюдение: «...закон, управляющий изменениями органических существ, состоит в том, что чем ниже их положение в постепенной лестнице созданий или чем проще их строение, тем постояннее их форма и организация» (Лайель, 1864. С. 426). Нетрудно увидеть в этом обобщении предвосхищение тезиса об ускорении темпов преобразований с повышением уровня строения организмов. Да и сам Лайель хорошо осознавал близость своей точки зрения с рассуждениями Дарвина о причинах более высоких скоростей эволюции у сухопутных и высокоорганизованных животных по сравнению с морскими и низкоорганизованными.

В англэволюционный период своего творчества Лайель, как многие биологи того времени, считал, что виды не только не изменяются, но и не могут изменяться, так как каждый организм в совершенстве приспособлен к внешним условиям и является высокоцелостной системой со сложными коррелятивными связями и отношениями между органами и функциями. Поэтому всякое существенное изменение отдельных органов нарушало бы состояние приспособленности к среде и разрушало бы коррелятивные связи, внося дисгармонию в отношении организма к среде, сводя до нуля его шансы на выживание. Равновесие численности видов, нуждающихся в одних и тех же условиях существования, поддерживается ожесточенной конкуренцией между ними. Прежде чем любой вид сможет приспособиться к изменившимся условиям, он будет, как полагал Лайель, вытеснен другим видом, мигрирующим из областей с условиями существования, подобными изменившимся. Здесь уже не обошлось без апелляции к Верховному существу. О высокой степени приспособленности каждого вида к определенным условиям существования свидетельствовали работы А. Декандолья, А. Гумбольдта, Дж. Гукера по географии растений, которые обильно цитировались в изданиях «Приципов геологии» 40—50-х гг.

Вместе с тем Лайель признавал, что история органического мира представляет собой длинный ряд следующих друг за другом эпох, в каждую из которых Земля населялась разными видами. Критикуя Ламарка за отрицание процессов вымирания видов, Лайель в то же время резко восставал и против гипотезы Д. Брокки об уменьшении жизненной энергии как причине вымирания видов, т. е. против теории запрограммированности срока существования вида.

Ведущей причиной вымирания видов, по Лайелю, является неблагоприятное воздействие биотических факторов. Он отмечал, что появление в сообществе нового вида способно не только нарушить сложившееся равновесие организмов, но и вызвать вымирание некоторых из них. Причиной вымирания могут служить также изменения физико-географических условий. Вымирание одних

видов может в свою очередь стимулировать появление новых видов. Признавая, что вымирание и смена видового состава в каждом географическом регионе представляют собой медленные и постепенно идущие процессы, Лайель пытался объяснить, откуда появляются «новые» виды, занимающие места вымерших, и был вынужден допустить вмешательство сверхъестественной силы. Это противоречило его взглядам в области исторической геологии, откуда им такие силы были изгнаны. Утверждая, что виды неизменны, он вынужден был объявить заранее предопределенными области их распространения, их экологические связи, приспособленность к конкурентам, хищникам, источникам питания и даже срок их вымирания.

Таким образом, Лайель, отбирая прежде всего факты, свидетельствующие об устойчивости и неизменности видов, и не найдя естественнонаучного объяснения смены видов на протяжении геологической истории, был вынужден прибегать к креационистским и по сути дела катастрофистским толкованиям. Как справедливо указывала А. И. Равикович, «появление видов путем акта творения... само по себе является катастрофой» (1961. С. 77). Но у Лайеля эти катастрофы не носили глобального характера. Создавая новые виды, Творец делал это без пароксизмов, однообразно и как-то незаметно.

В этом его взгляды практически полностью совпадали с высказываниями ученика Л. Агассиса Дж. Ле Конта, который в данных геологии видел доказательство того, что «каждый вид введен путем прямого чудесного вмешательства высшего разума» (Le Conte, 1858. P. 168). Критикуя подобные взгляды, Дарвин писал: «Тот, кто верит в отдельные и бесчисленные акты творения, может сказать, что в этих случаях Творцу было угодно, чтобы существо известного типа заняло место существа другого типа, но мне кажется, что это было бы простым повторением факта, только более высоким слогом» (Дарвин, 1939в. С. 401).

Оценивая биологические воззрения Лайеля в области биологии, Дж. Симпсон писал, что согласно им, «существовали повторные создания видов, но внутри этого повторяющегося созидания сохранялся status quo» (Simpson, 1970. P. 69). Изменения в органическом мире, по словам Симпсона, сводились Лайелем к тому, что существует последовательное вымирание одних видов и появление новых. Такие взгляды Симпсон правильно охарактеризовал как особую форму креационизма, согласно которой Творец постоянно участвует в создании новых видов, которые по уровню своей сложности не отличаются от предыдущих. Сходная оценка высказана и Э. Майром: «Лайель расходится с Кювье только в том, что превращал катастрофы в события, касавшиеся скорее отдельных видов, чем фауны в целом» (1975. С. 12).

Однако сам Лайель не замечал сходства своей теории создания видов с катастрофизмом. В письме к Дж. Гершелю от 1 июня 1836 г.

он писал: «Когда я впервые пришел к взгляду о последовательности вымирания видов и о создании новых и о продолжении этого процесса в течение бесконечного прошлого и будущего ...эта идея поразила меня как самое великое, что я когда-либо возымел в мыслях» (Lyell, 1881. Vol. 1. P. 469).

Через четверть века он вновь вернулся к этому вопросу. «Я попытался в то время указать (и, как мне кажется, это была первая систематическая попытка в этом направлении) на законы, управляющие исчезновением видов, с целью доказать, что медленные, но непрерывные изменения и ныне происходящие в физической географии, вместе с переселением растений и животных в другие области, могли в течение веков повести за собой утрату некоторых из этих видов и даже совершенное вымирание целой флоры и фауны, и далее, что места, остающиеся таким образом от времени до времени пустыми, тотчас замещаются другими формами, приспособленными к новым условиям, — иногда переселением из других местностей или иногда созданием новых» (Лайель, 1864. С. 378).

В 1868 г. Э. Геккель, отмечая идейное влияние Лайеля на эволюционные взгляды Дарвина, писал, что Лайель доказал «беспрерывный ход исторического развития и показал смену различных друг за другом следующих состояний природы» (1908. С. 96). Характерна реакция самого Лайеля на это выступление. В письме к Геккелю он поблагодарил за признание его приоритета в защите «закона непрерывности» в органическом мире, насколько это было возможным без принятия теории трансмутации видов Ламарка. Лайель подчеркивал, что он впервые доказал возможность постепенного вымирания видов под влиянием изменений климата и других физико-географических условий, а также конкуренции с другими видами. Его взгляды, отмечал Лайель, были направлены против гипотезы Эли де Бомона о внезапных поднятиях горных цепей и представлений Д'Орбиньи и Агассиса о «внезапных исчезновениях обитателей Земли и прихода на смену в следующем геологическом периоде совершенно отличного комплекса» (Lyell, 1881. Vol. 2. P. 437). Тем самым, считал Лайель, он проложил путь к принятию эволюционной концепции в биологии, а Дарвина оставалось лишь собрать свидетельства преемственной связи между вымирающими и вновь появляющимися видами и доказать, что новые виды возникли благодаря эволюции, а не специальному творению.

Из этого письма видно, что в 30—50-е гг. Лайель принимал лишь вымирание одних видов и появление на смену им других, но не преобразование одних видов в другие. И даже присоединившись к учению Дарвина, Лайель излагал его в последнем издании «Принципов геологии» в весьма осторожных выражениях: «Если бы когда-либо могло стать вероятным, что виды изменяются благодаря варьированию и естественному отбору...» (цит. по: Борисьяк, 1973. С. 198).

Таким образом, до выхода в свет «Происхождения видов» Лайель не имел фактов и веских теоретических аргументов в пользу преобразования органических форм. Стремясь же как-то объяснить возникновение новых видов, он так же, как и его идейные противники в геологии, прибег к допущению многократного вмешательства творца в процессы органического мира. Отличие заключалось только в том, что большинство сторонников катастрофизма допускали внезапное появление целых фаун и флор, а Лайель писал лишь о внезапном появлении и постепенном расселении отдельных видов. Есть все основания охарактеризовать такую систему взглядов как микрокатастрофизм или, точнее, как микросальтационизм, поскольку речь идет не столько о внезапном уничтожении отдельных видов, сколько о внезапном их возникновении. Впоследствии идея внезапного порождения видов составит суть мутационной концепции Г. де Фриза (Vries, 1901—1904), которая, правда, была уже полностью свободна от элементов теологии и креационизма, столь характерных для учения Лайеля.

2. 6. Креационистский (теологический) катастрофизм

Оставшееся необъяснимым в трудах Ж. Кювье периодическое обновление органического мира на границах геологических периодов побуждало даже его последователей искать причины смены ископаемых флор и фаун. Пробел в теории катастроф попытался исправить уже коллега Кювье по палеонтологическим изысканиям в районе Парижа А. Броньяр (1829а, 1829б, 1838), который на примере истории ископаемой растительности посчитал необходимым признать повторные акты творения (Rudwick, 1997b). Вскоре к его усилиям присоединились палеонтологи А. Д'Орбиньи (D'Orbigny, 1849, 1850, 1852), Л. Агассис (Agassiz, 1833—1843, 1838—1842, 1840, 1840—1842, 1842, 1850, 1857—1862, 1860, 1973, и др.), А. Седжвик (Sedgwick, 1845) и др., работы которых оказали огромное влияние на развитие палеонтологии, так как благодаря им в научный оборот было введено большое количество ранее неизвестных ископаемых форм.

Теория катастроф, казалось, стала базироваться на более разнообразном материале. Если Кювье свои выводы строил преимущественно на данных о наземных ископаемых животных, то теперь рассуждения о внезапных пертурбациях дополнялись фактами о резких преобразованиях наземной растительности и обитателей морей. Все это побуждало апологетов катастрофизма в своих выводах идти дальше Кювье. Заимствовав его вывод о внезапных истреблениях организмов, В. Букланд, А. Броньяр, А. Д'Орбиньи и др. приняли положение о неизбежности повторных актов творения (мультикреационизм). Особенно настойчиво эти взгляды отстаивал

Агассис, который не только встал открыто на позицию креационизма, но и разработал, по существу, оригинальную концепцию геологического катастрофизма или мультикреационизма, появление которой по иронии судьбы по времени совпало с публикацией дарвиновской теории.

Несмотря на триумфальное шествие дарвинизма, Агассис до конца своих дней остался верен креационизму и геологическому катастрофизму, приводя все новые и новые аргументы, призванные показать научную несостоятельность трансформизма. В итоге в его трудах оказались затронуты практически все основные вопросы биологии XIX в. В них обсуждались принципы естественной систематики и проблема реальности таксономических групп, история органического мира и закономерности географического распределения организмов, взаимоотношения организмов с окружающей средой и общая экономика природы, проблема эмбрионального развития и т. д. Фактически его труды стали своего рода энциклопедией антиэволюционизма.

В последние годы наблюдается явное возрастание интереса к трудам Агассиса. Публикуются работы, освещающие различные стороны его научной деятельности, и их значение для решения актуальных проблем биологии, в том числе и эволюционной теории (см., например, Mayr, 1959; Lurie, 1960, 1962; Hull, 1973; Kuhn-Schwyder, 1973; Riedl, 1975; Winsor, 1976, 1979; Patterson, 1981a; Dexter, 1987; Rieppel, 1988; Колчинский, 1994, и мн. др.). Вот почему основное место в этом разделе отведено анализу трудов Агассиса. Но вначале кратко остановимся на работах других также мало известных у нас в стране сторонников катастрофизма А. Броньяра и А. Д'Орбиньи.

2. 6. 1. Катастрофические смены растительности

Французский палеонтолог Аристид Броньяр (1802—1876) в 1829 г. был избран иностранным членом-корреспондентом Петербургской Академии наук. Возможно поэтому он оказался единственным среди представителей анализируемого здесь направления в катастрофизме, чьи труды были изданы на русском языке. Давние традиции русского естествознания, тяготеющего к трансформизму и эволюционизму (П. Ф. Горянинов, Я. К. Кайданов, Э. Эйхвальд, М. А. Максимович, К. Ф. Рулье и др. см. об этом: Райков, 1951—1959; Микулинский, 1961; Георгиевский, 1983; Георгиевский, Халипа, 1996) обуславливали непопулярность креационистских воззрений в России. На русский язык не было переведено ни одной биологической работы Д'Орбиньи, Агассиса, Седжвика и других сторонников геологического катастрофизма.

В серии статей об итогах изучения ископаемых растений и их распределения в различных геологических отложениях А. Броньяр

предложил все ископаемые формы растительности распределить по четырем геологическим периодам, в пределах которых не было существенных изменений флоры. Первый период, если использовать современную геохронологию, охватывал древнейшие слои вплоть до верхнего карбона. Второй простирался до нижнего триаса. Третий начинался со среднего триаса и заканчивался в середине мела. И четвертый период простирался до конца третичных отложений.

Уже в первой статье Броньяр предполагал, что в основе выделенных периодов лежат внезапные катастрофы, уничтожившие все прежде существовавшие формы, так как неизвестны виды, переходящие из одного периода в другой. Отмечал он и прогрессивное усложнение растений по мере перехода от древнейших отложений к современным. «Можно допустить, что между растениями, как и между животными, древнейшие существа предшествовали сложнейшим и что природа постепенно творила существа все более и более совершенными» (1829. С. 405). Броньяр впервые отмечал параллелизм в коренных преобразованиях флоры и фауны. Так, например, амфибии и рептилии появляются одновременно с голосеменными, а млекопитающие и птицы с покрытосеменными растениями. Интересно отметить, что Броньяр ставил вопрос о сопряженном характере преобразований между растениями и животными. Опережая широкое распространение взглядов о преобладающем влиянии живого вещества на окружающую среду, он еще в 20-х гг. XIX в. писал о том, что первичные растения очистили атмосферу от углекислого газа и обогатили ее кислородом, создав тем самым условия для появления и распространения наземных позвоночных. Нетрудно в этих суждениях увидеть прообраз столь популярных в наши дни идей о саморегулирующей функции живого вещества, создавшего и поддерживающего необходимые для себя условия существования (Вернадский, 1926, 1965; Lovelock, 1979; Лапо, 1987; Квасов, 1989, и мн. др.).

Хотя Броньяр и понимал гипотетичность любых обобщений в палеоботанике, создателем которой он стал вместе с Э. Ф. Шлотгеймом и К. М. Штернбергом, все же он придерживался концепции креационистского катастрофизма. Подробно эти взгляды он изложил в книге «Tableau des terrain qui composent l'écorce du globe» (1829), в которой доказывалась идея о существовании до потопы неких сил природы, более мощных чем современные. Под влиянием этой книги И. Ф. Паррот в 1834 г. отправился, задолго до современных научных креационистов, к горе Арарат, чтобы найти там остатки Ноева ковчега.

Через несколько лет Броньяр еще отчетливее сформулировал свои катастрофические воззрения (1838). С их изложения он начинает статью о современном состоянии знаний об ископаемых растениях «История земной коры, — писал Броньяр, — как и история народов, составлена из периодов спокойствия, которые бы-

ли, вероятно, довольно продолжительными, потому что в течение их поверхность земли и воды, отчасти ее покрывавшие, населялись различными животными, и из переворотов, во время которых действовали (факторы, причины — Э. К.), изменяя поверхность, воздвигали горы, потопляли земли, прежде возникавшие из воды и осушали дно морское; наконец, осаждали на первобытные породы материалы новых пластов, которые, захватывая остатки животных, уничтоженных переворотами, сохранили эти драгоценные памятники, по которым, мы по протяжении стольких тысячелетий узнаем древних обитателей земного шара и порядок, в котором они появились в нем» (1838. С. 192). Броньяр подчеркивал громадное значение палеоботанических исследований, позволяющих узнать первых обитателей суши. Он всецело был согласен с Кювье в том, что «каждый период спокойных состояний имел собственную растительность, более или менее отличительную и изобилующую, смотря по обстоятельствам, имевших влияние на развитие существ, ее составляющих, ...но почти всегда отличную от растительности предыдущей и последующей» (Там же. С. 193). Как и Кювье он не сомневался в том, что ископаемые остатки всегда принадлежат к вымершим видам.

В указании конкретных причин внезапных катастроф Броньяр был более осторожен, чем Кювье. Если последний в качестве такой причины обычно называл наводнения, то Броньяр, ссылаясь на существующий уровень геологических знаний, считал невозможным назвать конкретную причину. Однако он был согласен с Кювье, что эти изменения всегда носили внезапный характер, допуская даже их глобальное распространение. Во время каждой катастрофы исчезали все виды и роды, характерные для прежнего геологического периода. Так, на смену ископаемым формам плаунов, хвощей и папоротников в карбоне пришли их новые виды, которые затем уступили доминирующее положение голосеменным. В свою очередь последние в середине мелового периода должны были уступить доминирующее положение цветковым растениям. Каждый период обновления флоры, по мнению Броньяра, был связан с новыми актами творения. Однако он ограничивался только самыми общими замечаниями по этому вопросу. Развернутое же изложение эти взгляды нашли в трудах А. Д'Орбиньи и Л. Агассиса.

2. 6. 2. Концепция повторных творений А. Д'Орбиньи

Теория повторных актов творения была подробно изложена в трудах Алсидо Д'Орбиньи (1802—1857) «Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphique» (1849, 1952) и «Le problème de paléontologie stratigraphique universelle» (1850). В них на основе богатого палеонтологического материала (в том числе и собранного самим Д'Орбиньи во время экспедиции в Южную Амери-

ку), охватывавшего более 18 тысяч ископаемых видов, доказывалась абсолютная неизменность видов и коренное обновление фауны при переходе от одного яруса к другому (Henri, 1997). Следы первого акта творения Д'Орбиньи усматривал в силурийском периоде, после которого он насчитывал 27 эпох, когда жизнь полностью уничтожалась и возрождалась заново.

Суть этой креационистской доктрины катастрофистского толка заключалась в следующем. В начале каждой выделяемой Д'Орбиньи эпохи возникало большое число видов, принадлежащих к самым различным таксономическим группам. Ни один из этих видов не существовал в предшествовавший период, что свидетельствует о внезапном и повсеместном исчезновении прежней фауны. Подобно Кювье он не мог найти среди ныне действующих сил природы причин коренных изменений в органическом мире. Только грандиозные геологические пертурбации, мощные дислокации земной коры, орогенезы и великие трансгрессии и регрессии океанов могли иметь столь губительные глобальные последствия для органического мира. «...Всякий раз, когда система гор внезапно появлялась из-за уровня океана, существовавшая фауна уничтожалась в процессе движения как в пунктах дислокации, так и в местах, ими незатронутых. Новый период ее существования обнаруживался через значительный период покоя» (D'Orbigny, 1852. P. 135). «Двадцать семь раз, — писал французский палеонтолог, — отдельные акты творения последовательно заселяли всю Землю растениями и животными после каждой геологической эпохи, полностью обновлявшей весь органический мир. Этот достоверный и неопровержимый факт можно только констатировать, не пытаясь проникнуть в связанную с ним сверхъестественную силу» (Там же. P. 251).

Следует отметить, что, в отличие от Л. Агассиса, Д'Орбиньи в самих факторах уничтожения органических форм не видел ничего таинственного. Вмешательство Творца необходимо было лишь при создании новых форм. Это было необходимо прежде всего для поддержания «ансамбля природы». Именно поэтому «все организмы были созданы одновременно, так как они взаимосвязаны. Этот факт заставляет нас верить, что организмы создавались одновременно» (Там же. P. 284).

Подобные теоретические соображения автор подкреплял тщательным анализом состава каждого разреза, которые, как правило, содержали представителей всех классов животных и растений. Прделанные им математические расчеты по юрским и меловым отложениям морских беспозвоночных казалось подтверждали теоретические рассуждения, так как число видов, переходящих из одного яруса в другой, не превышало одного процента. Такие захождения ископаемых форм в смежный ярус объяснялись случайным заносом раковин мертвых моллюсков, уцелевших после предшествовавших катастроф.

Эти, на первый взгляд, строгие, претендующие на математическую точность формулировки, на самом деле были далеки от действительного состояния дел. В их основе лежали субъективные критерии описания ископаемых видов, которые и по сей день в палеонтологии определяются главным образом на основе индивидуального опыта систематиков. В этих условиях можно было произвольно объявлять разными видами сходные формы из смежных отложений, так как по признакам, выбранным в качестве критерия их различия, нельзя было сказать имеет ли палеонтолог дело с отдельными видами или разновидностями. Не случайно второстепенные отличия в строении раковин аммонитов, пластинчатожаберных и других беспозвоночных нередко абсолютизировались и на их основе шло дробительство ископаемых форм. Субъективность в определении ископаемых видов, отсутствие четкой границы между видами и разновидностями, расплывчатые представления о границах внутривидовой изменчивости делали весьма шаткими все расчеты Д'Орбини. Фактически лишь нахождение фоссилий в разных отложениях служило в спорных случаях основой для отнесения сходных форм к разным видам. Так возникал порочный круг в доказательствах. Неизменность видов доказывалась тем, что в смежных отложениях якобы находят только разные виды и их различие постулировалось указанием на встречаемость их в разных геологических слоях.

2. 6. 3. Теологический катастрофизм Ж. Л. Агассиса

Если Д'Орбини ограничился лишь самыми общими замечаниями о теологическом характере процессов обновления фаун, то Жан Луи Агассис (1807—1873) попытался разработать целостную естественнонаучную концепцию, призванную обосновать теорию теологического катастрофизма. До конца своих дней он оставался непримиримым противником эволюционизма, полагая, что именно его взгляды наиболее соответствуют фактам. В его неприятии теории Дарвина многие видели нечто мистическое.

Со своей стороны первые эволюционисты зачастую усматривали в его трудах лишь «поразительную систему нелепостей» (Геккель, 1908. С. 57), порожденных стремлением антропоморфизировать процессы природы. Но даже столь строгий судья Агассиса, как Геккель, был вынужден признать, что Агассис «своими прежними естественнонаучными работами во многих отношениях подготовил появление Дарвина, особенно своей деятельностью в области палеонтологии» (Там же. С. 58).

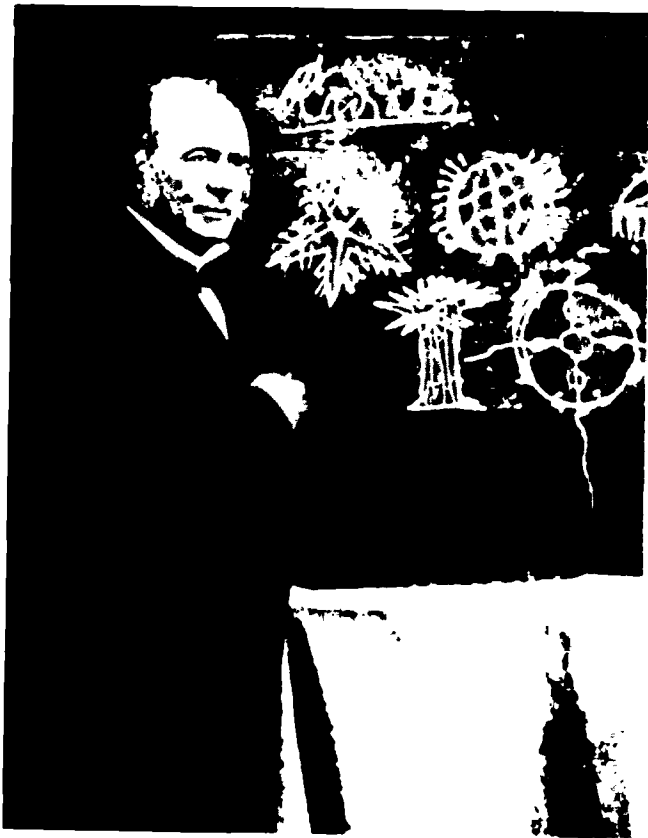
Более внимательны к трудам Агассиса современные эволюционисты. Так, Э. Майр считал грубейшей ошибкой видеть в вводных главах «Вклада в естественную историю Соединенных Штатов» (Agassiz, 1857), где было изложено теоретическое кредо Агассиса,

лишь анахронизм и философские спекуляции, окрашенные в теологические тона (Maug, 1959). Он отмечал, что благодаря феноменальной памяти, знанию языков и удивительной широте научных интересов Агассис превратил эти главы в наиболее полные сводки тогдашних знаний по эмбриологии, палеонтологии, систематике, биогеографии. Как подчеркивает Майр, в своем споре с эволюционистами Агассис «опирался не на худшие аргументы» (Там же. Р. 182).

Но для отечественного читателя сам Агассис и его труды практически неизвестны. За исключением «Геологических очерков», переведенных и изданных В. О. Ковалевским в 1867 г., книги и статьи Агассиса ни разу не издавались на русском языке. Они практически ни разу не были объективно изложены в отечественной литературе. Исключение составляют несколько страниц в книге Ф. Ролле «Учение Дарвина „О Происхождении видов“» (1865). Тем более не предпринимались попытки как-то оценить его взгляды с позиций сегодняшнего дня. Все это заставляет внимательно относиться к творчеству этого выдающегося естествоиспытателя середины XIX в.

Обращение к теории Агассиса имеет не только историко-научный интерес, если принять во внимание усиление в последние десятилетия позиций «научного креационизма» (Morris, 1977). В его рамках делаются попытки показать, что современное естествознание всецело подтвердило библейскую легенду о сотворении Вселенной и органического мира. Странники «научного креационизма» утверждают, что изменчивость органических форм никогда не выходит за рамки вида, следовательно, неизвестно ни одного факта видообразования. Вопреки данным антропологии, палеонтологии и археологии они пытаются доказать, что трилобиты и динозавры существовали одновременно с человеком. Вновь возрождаются проекты поиска «Ноева ковчега» и следов всемирного потопа. Регулярно собираются симпозиумы, объединяющие приверженцев научного креационизма (см. Brush, 1981; Godfrey, 1982; Cole, 1982). В последнее десятилетие научный креационизм дошел и до России.

Для опровержения эволюционизма при этом обычно используются аргументы, уже не раз выдвигавшиеся противниками дарвинизма. Среди них гипотезы о глобальных катастрофах, салвационные концепции видообразования и возникновения надвидовых таксонов, в том числе и самые новейшие, — прерывистое равновесие, горизонтальный перенос наследственной информации, мутации регуляторных генов, отсутствие переходных форм между крупными таксонами, указание на недостаточную частоту мутаций для формирования сложных адаптаций под воздействием естественного отбора, запрограммированность мутационного процесса и т. д. Объективная направленность большинства филогенетических преобразований, по мнению современных креационистов, свидетельствует о строгой обособленности главных типов (архетипов) в



Жан Луи Рудольф Агассис

мире животных и растений. Подобную дискретность пытаются объяснить как явное доказательство периодических вмешательств высших сил в естественный ход событий. И этими вмешательствами объясняют наиболее крупные преобразования в органическом мире, различные трактовки которых уже давно разделяют неокатастрофистов и дарвинистов, точнее сальтационистов и градуалистов (см., подробнее: Георгиевский, Орлов, 1988; Татаринов, 1988б).

Теория научного креационизма получила за рубежом распространение лишь в кругах, далеких от биологии. В нашей стране, ввиду долгой пропаганды атеизма, ученые не приобрели привычку разделять знание и веру и, наоборот, сами становятся инициаторами введения в вузах обязательного курса телологии к удивлению своих зарубежных коллег. В связи с этим интересно посмотреть, как аналогичные взгляды обосновывались еще на заре эволюционной биологии и почему они тогда не получили поддержку, хотя их

апологетом выступал крупнейший естествоиспытатель и энциклопедист XIX в. Л. Агассис, научная деятельность которого оказалась связана и с Новым светом, и со старой классической Европой. Его креационизм был обусловлен сложным комплексом социокультурного, философско-методологического, религиозного и научного характера. Но вначале несколько слов об основных этапах творческого пути Агассиса.

Творческий путь Ж. Л. Агассиса

Еще в детские годы Агассис поставил перед собой цель стать первым естествоиспытателем своего времени (Agassiz E., 1885). Получив блестящее образование в ряде университетов Германии, Агассис до конца своих дней сохранил характерные черты немецкого естествоиспытателя XIX в. С одной стороны, это поразительная скрупулезность в исследованиях, преданность фактам и наблюдениям, а с другой стороны, приверженность натурфилософии, склонность к платонизму и к целостному взгляду на природу как на продукт действия неких творческих сил. Как метко заметил его современный биограф, в своих трудах Агассис пытался совместить эмпиризм с идеализмом (Lurie, 1962).

Короткое пребывание в Париже (1831—1832) и несколько месяцев совместной работы с Ж. Кювье предопределили дальнейшую судьбу Агассиса. Не зря его впоследствии называли американским Кювье. Преклонение Агассиса перед Кювье было столь велико, что и через десятки лет после знакомства с ним он называл Кювье «величайшим зоологом всех времен и народов» (Agassiz, 1857. P. 179).

В дальнейшей его деятельности выделяются два основных периода. С 1832 по 1846 г. Агассис — профессор в университете Невшателя. В этот период он продолжил труды Кювье по обработке ископаемых рыб и зарекомендовал себя как крупнейший палеонтолог и пионер гляциологии. В 1846 г. Агассис переезжает в Америку, которая фактически стала его второй родиной. На этот период приходится пик его теоретической, педагогической и организационной активности. По его инициативе был создан знаменитый музей сравнительной анатомии в Гарвардском университете и подготовлен четырехтомный «Вклад в естественную историю Соединенных Штатов» (Agassiz, 1857—1862).

Уже первые научные труды Агассиса принесли ему всемирную известность. Начиная с 1833 г. выходят пять томов «Исследований по ископаемым рыбам» — «Recherches sur les poissons fossiles» (Agassiz, 1833—1843), в которых был выполнен тщательный анализ анатомии, биогеографии, систематики и стратиграфии более 1700 ископаемых видов рыб. Вместе с другими палеонтологическими трудами Агассиса по иглокожим и моллюскам (Agassiz, 1838—1842; 1840—1842) они закрепили за ним славу ведущего палеон-

толога, признанного научной элитой того времени (А. Броньяр, Г. Бронн, В. Букланд, Л. фон Бух, Ч. Лайель, Р. Мурчисон, А. Седжвик и др.). В этих работах он стремился показать, что стратиграфическое распределение ископаемых свидетельствует о порядке творения, что давало ему право уже здесь заявить себя сторонником теологического катастрофизма. Особое значение для развития биологии имело то, что при построении естественной классификации рыб Агассис впервые сопоставил данные сравнительной морфологии и анатомии с данными палеонтологии и эмбриологии, что впоследствии закрепило за ним славу одного из создателей метода тройного параллелизма, сыгравшего столь важную роль в доказательстве эволюции и реконструкции филогенеза.

В эти же годы Агассис разрабатывал знаменитую концепцию оледенений, в которых видел ведущую силу, преобразующую поверхность Земли и ее органическое население. Его труды по теории ледников «*Études sur les glaciers*» (1840) и «*Système glaciaire*» (1847), основанные на результатах многочисленных полевых исследований в Альпах, Англии, Германии и Шотландии, казалось подтверждали его идеи о глобальном характере катастроф. Несколько позже (1850), обдумывая соотношение истории появления и исчезновения таксонов в палеонтологической летописи со сменой стадий эмбриогенеза, установленных в 1827 г. К. Бэр, Агассис предложил выделить четыре типа отношений между ископаемыми формами, сменяющимися друг друга в геологических отложениях. Так возникло учение о пророческих, синтетических, эмбриональных и прогрессивных типах ископаемых, на котором мы остановимся далее.

Таким образом, уже к началу работы над «Вкладом в естественную историю Соединенных Штатов» (Vol. 1—3, 1857—1862), составившим веху в развитии естествознания в этой стране, сформировались основные положения теоретических взглядов Агассиса, которые он изложил в первом томе под названием «*Essay on classification*». Если цель всего многотомного труда, по определению Агассиса, состояла в том, чтобы пробудить интерес к изучению способов жизни современных животных, их географического распределения, естественного сходства, внутренних структур, эмбрионального развития, а также ископаемых остатков, то «Очерк классификации» излагал концепцию теологического катастрофизма, разработанную к тому времени Агассисом. Именно этой концепции было суждено стать квинтэссенцией антиэволюционизма.

Агассис очень гордился своим теоретическим трудом, рассматривая его как свод непреложных истин, дающих окончательные ответы на вопросы, обсуждавшиеся тогда в биологии. Поэтому он посчитал необходимым выпустить «Очерк классификации» отдельной книгой, которая по иронии судьбы вышла в Лондоне в 1859 г. за два месяца до «Происхождения видов». На скорейшей публикации отдельного издания настаивали Букланд, Оуэн и Седжвик, которые знали, что Дарвин в эти месяцы лихорадочно гото-

вил к печати свою знаменитую работу. Английские почитатели Агассиса верили, что его труд сокрушит идею эволюции.

В этом был уверен и сам Агассис, который не обратил внимания на советы Букланда, Оуэна и Седжвика как-то учесть недавно опубликованные статьи Ч. Дарвина и А. Уоллеса. В издании 1859 г. Агассис вновь ограничился прежней сноской: «Я надеюсь, что недалеко тот день, когда зоологи и ботаники перестанут участвовать в обсуждении физических доктрин, более или менее превалирующих сейчас, относительно происхождения и существования живых организмов. Вероятно придет время, когда мои сегодняшние усилия могут показаться борьбой с ветряными мельницами, однако, я не буду сожалеть о том, что тратил столько сил на убеждение своих коллег в правильности своих взглядов» (Agassiz, 1859. P. 94). Он считал своим долгом «протестовать и сейчас, и впредь против распространявшегося в некоторых странах фанатизма, который вопреки фактам влияет на научные доктрины» (Там же).

Каково же было удивление Агассиса, когда в конце 1859 г. он получил в подарок «Происхождение видов» и письмо Ч. Дарвина от 11 ноября 1859 г. (Fr. Darwin, 1887), в котором выражалась скромная надежда, что Л. Агассис найдет время изучить сей труд, хотя изложенные в нем взгляды, скорее всего, посчитает ошибочными (цит. по: Lurie, 1960. P. 253—254). С беспокойством Агассис начал читать присланную книгу, так как сразу заметил коренное отличие дарвиновского подхода и метода доказательств от всех предшествующих эволюционных концепций.

Однако доводы Дарвина не убедили ни его, ни подавляющее большинство научной элиты США, включая прежде всего членов Национальной Академии (Numbers, 1998). И это позволяло Агассису вначале чувствовать себя «на коне». Однако Дарвину удалось старые, отвергнутые научным сообществом идеи преподнести в такой социально приемлемой форме и таким языком, что даже все ученики Агассиса со временем приняли эволюционную доктрину (Hull, 1973). В конце жизни, оставаясь на антиэволюционных позициях, Агассис вынужден был признать, что «дарвиновские доводы опирались прежде всего не на метафизику и что свой предмет Дарвин излагает в соответствии с лучшими традициями науки» (Agassiz, 1973. P. 434). Это обеспечило успех теории Дарвина, которая, к удивлению Агассиса, оказалась не временным заблуждением, как он был уверен в 1860 г., а завоевала многочисленных сторонников. Для Агассиса особенно обидно было, что среди тех, кто признал теорию Дарвина, оказался и его сын — Александр Агассис, крупный американский зоолог и океанограф, который при изучении иглокожих у побережья США использовал палеонтологические и эмбриологические методы своего отца для доказательства эволюционной идеи. Сам же Агассис был уверен, что Дарвин «даже не сделал наилучшего предположения, возможного при современном состоянии наших знаний» (Там же. P. 445).

Но к вынужденному признанию успеха Дарвина Агассис пришел только через 14 лет после первого знакомства с теорией естественного отбора. В 1860 же году он пытался уверить себя и научную общественность, что это просто «научная ошибка, обусловленная неверностью фактов, ненаучностью метода и вредной тенденцией в мышлении» (Agassiz, 1860. P. 154). Гипотезу Дарвина он первоначально пытался сравнить с натурфилософией Л. Окена и мучительно не мог понять, почему она привлекает такое внимание со стороны серьезных исследователей. Но доводы Агассиса против дарвинизма, построенные на креационизме, не находили поддержки даже среди противников дарвинизма, большинство из которых стало искать аргументы против теории естественного отбора уже в рамках эволюционизма.

С открытой критикой теории Дарвина Агассис впервые выступил в третьем томе «Вклада в естественную историю Соединенных Штатов» (1860). В этом же году вышла специальная статья, излагающая его отношение к дарвинизму (Agassiz, 1860). Но все было тщетно. Ученые не прислушивались к доводам Агассиса. Сам Дарвин назвал эту статью слабым метафизическим и теологическим нападением Агассиса (Darwin, 1887. P. 123) и удивлялся, что тот не смог написать что-либо лучшее (Там же. P. 124). Лишь среди обществности США, где традиционны были религиозные взгляды фундаменталистического толка, публичные лекции Агассиса с критикой дарвинизма находили горячий прием. Характерно, что его последняя статья против эволюционизма была опубликована уже не в научном, а в популярном издании (Agassiz, 1874). Обещанное же им обширное опровержение теории Дарвина так и не увидело свет.

Причина настойчивой борьбы Агассиса против эволюционизма и его поражение в этой борьбе заключалась в том, что, впитав в молодости дух эпохи Кювье, он уже не мог воспринять происшедшие в биологии перемены. По словам Э. Майра, он стал «жертвой совершенства своего образования» (Maug, 1959. P. 193).

Основу теоретических воззрений Агассиса составляли естественная теология, креационизм, вера в предустановленную Творцом гармонию и эссенциализм (Agassiz, 1857).

Исходные принципы антиэволюционизма Агассиса

Цель исторического естествознания для него заключалась в постижении первичных принципов бытия, установленных Верховным существом. Везде и во всем он находил доказательства рационального устройства мира. Прежде всего это проявлялось в совершенстве приспособлений организмов к среде и коадаптации их органов, географическом распространении животных и растений, что «не могло быть результатом действия слепых сил» (Там же. P. 22). В соответствии с учением В. Пейли об естественной теологии,

Агассис полагал, что исследование гармонии в природе — самый надежный путь к познанию замыслов Творца, чья премудрость казалась ему более понятной, чем целесообразный результат ненаправленных сил природы.

И выделенные Кювье четыре типа (архетипа) животных были для Агассиса решающим свидетельством существования планирующего Разума. В самой способности зоологов различать систематические категории он видел доказательство того, что все они «являются созданием рефлектирующего разума, обдуманно установившего категории существования» (Там же). Классифицируя организмы по типам, классам, семействам и родам, систематик постигает тем самым ход творения, так как различные таксоны являются ступенями воплощения творческого плана, который развивается от общего к частному. Реализуя свой замысел, Творец создал вначале четыре типа животных, затем внутри них наметил классы и завершил этот процесс созданием отдельных видов. Тем самым вид воплощает идею в наиболее развитой форме. В связи с этим он называл свою систему эволюционной, понимая под эволюцией прежде всего реализацию замыслов Творца, ведущую к увеличению разнообразия форм в рамках изначально установленного типа.

Как верный ученик Кювье Агассис отводил систематике центральное место в историческом естествознании. Из всех предложенных к тому времени классификаций он наилучшей считал систему Кювье, поскольку «ни один натуралист не обладал способностью столь ясно и глубоко проникать в общие отношения животных» (Agassiz, 1860. P. 146). Преимущество естественной классификации Кювье он усматривал в том, что именно ее таксоны воплощают категорию мышления Творца, познание которого возможно благодаря тому, что и мышление человека подчиняется тем же законам. Он не мог понять, почему божественное мышление может казаться таинственным. Ведь никто не удивляется мышлению человека.

Агассис хорошо осознавал, что многим натуралистам его взгляды могли казаться метафизическими и ненаучными, поскольку в рассуждениях о постижении замысла Творца смешивались задачи науки и теологии. Рассматривая науку как средство поиска эмпирических доказательств божественного предопределения, он опирался на типологическое мышление и эссенциализм, истоки которого уходили в философию Платона и Плотина. Таксономические единицы были для него реальны лишь как категории мышления, как идеальные планы творения. С этих позиций он критиковал и современные ему концепции видообразования, и саму возможность допущения образования новых видов. Виды, считал он, не могут изменяться, поскольку «они не существуют материально, а существуют лишь как категории мысли, подобно роду, семейству, классу, типу и царству животных» (Там же. P. 142). Реальность

вида определяется его соответствием идеальным сущностям. Поэтому виды в принципе не могли переходить друг в друга, «базируясь на отношениях, ...которые исключают идею общего происхождения» (Там же. Р. 143). «Виды, роды, семейства и т. д. существуют как мысли, индивиды как факты» (Там же. Р. 153). В качестве идеальных сущностей виды способны существовать даже и после исчезновения их материальных носителей, возможно как результат периодических катастроф, разражающихся на поверхности Земли.

Мы подробно остановились на этих рассуждениях Агассиса потому, что типологическое мышление, обусловленное эссенциализмом в трактовке вида, и сейчас широко распространено в систематике. Особо открыто ему следует идеалистическая морфология, базирующаяся на философии неоплатонизма. Так, А. Нэф, подчеркивая центральное значение идеи «типа» для морфологии, писал: «Тип для нас только мысленная форма, идея природного существа, которая в сфере религиозных представлений, как это подчеркивал еще Л. Агассис, говорит нам о творческой идее Бога» (Naef, 1919. S. 482). Тип, по мысли Нэфа, играет роль «исходной формы», из которой путем многочисленных метаморфоз происходит множество сходных форм и индивидов. Аналогичные идеи развивал и Э. Дакке (Dacque, 1921, 1935). И хотя в рамках современного дарвинизма не раз заявлялось, что архетипы и «подобные морфологические верования не имеют места в науке, поскольку не несут никакой эвристической ценности» (Simpson, 1961. Р. 49), немало современных исследователей думает иначе (Meuyen, 1973). В связи с этим особый интерес представляют работы А. А. Любищева, связанные с попытками анализа различных типов реальности при обсуждении теоретических вопросов систематики (1982).

Как истинный воспитаник немецкого идеализма и платоновской философии Агассис искал в мире, скорее, единство, чем многообразие. Типологическое мышление допускает лишь изменчивость организмов, а сущность видов признавалась постоянной. Для него термин «варietet» означал совсем другое, чем для Ч. Дарвина и А. Уоллеса, работавших с современными группами. Если последние в разновидностях (варьететах) могли увидеть зарождающиеся виды, то для него изменчивость индивида не могла сказаться на сущности вида. Всякий систематик знает, как сложно отделить видовые признаки от индивидуальных. Для Агассиса этих сложностей не существовало. Подобно Кювье и Лайелю он был уверен, что видовые признаки абсолютно неизменны.

Таким образом, теоретические построения Агассиса базировались на убеждении, что естественная история «обнаруживает не только мысль, но предопределение, силу, мудрость, величие, предвидение, всевидение, провидение. Одним словом, все эти факты восхваляют единого Бога, которого человек может знать, чтить и любить; естественная история должна со временем стать анализом мыслей создателя Вселенной, поскольку они проявля-

ются в царствах растений и животных также, как и в неорганическом мире» (Agassiz, 1857. Р. 135). Подобная вера в естественную теологию, естественно, не позволяла Агассису присоединиться к доводам в пользу эволюции. И это неудивительно, ведь даже естествоиспытатели типа Т. Гексли и Дж. Гукера, не обремененные идеализмом и теологией, не сразу смогли принять теорию естественного отбора.

Критика эволюционизма

В трудах Агассиса нередко можно встретить понятия «эволюция», «прогресс», «низшие и высшие формы», «варьетет» и т. д. Но эти понятия он употреблял в прежнем, доэволюционном значении. Более того, борьбу с эволюционизмом он полагал одной из важнейших задач подлинной науки (Morris, 1997). С немецкой пунктуальностью он разобрал и опроверг все доводы в пользу эволюции, выдвинутые к тому времени в трудах Ж. Бюффона, Э. Жоффруа Сент-Илера, Ж.-Б. Ламарка, Р. Чемберса и др. Вооруженный данными биологии середины XIX в., он легко разделался с натур-философскими рассуждениями додарвиновских эволюционистов о стремлении организмов к совершенству, о прямом формообразном влиянии внешней среды, наследовании приобретаемых признаков и т. п.

В 1857 г. Агассис уверял, что возможны только три способа для объяснения возникновения новых видов: 1) случайное появление их под действием физических законов; 2) порождение видов в результате творческих законов, установленных творцом; 3) создание видов в результате прямого вмешательства мыслящего Творца. Только последний путь для Агассиса был научно объяснимым. В том же году его американский ученик Дж. Ле Конт утверждал: «...Насколько позволяют судить данные геологии, каждый вид был внедрен благодаря прямому вмешательству разумного существа» (Le Conte, 1857. Р. 168).

Постепенное преобразование органических форм казалось ему полностью невозможным, так как нарушалась бы предустановленная гармония природы. Именно поэтому внутривидовая изменчивость всегда строго ограничена онтогенетической программой, что особенно хорошо видно у организмов со сложным метаморфозом. В качестве примера он приводил обычно асцидий, чьи жизненные формы отличаются резче, чем классы в других типах, но из поколения в поколение в онтогенезе все равно чередуются одни и те же формы. Он высмеивал утверждения о возможности порождения новых типов в эмбриогенезе, так как метаморфоз «обладает постоянством и неизменностью всех других способов эмбрионального роста, и неизвестен ни один механизм, который вел бы к переходу от одного вида к другому» (Agassiz, 1874. Р. 440).

Вслед за Палласом и Кювье, признавая большие успехи селекции в выведении новых сортов растений и пород животных, Агассис вместе с тем указывал, что неизвестно ни одного случая возникновения нового вида в культуре. Напротив, интенсивная селекция обычно ведет к вырождению, стерильности, а в конечном счете и к вымиранию селективируемой линии. К тому же исходным материалом для селекции чаще всего служили крупные изменения, а не мелкие наследственные флуктуации. Такие крупные «перечеканки» органических форм представлялись Агассису подлинным творением.

Агассису не потребовалось много усилий, чтобы расправиться с доводами жоффруистов и ламаркистов о решающем влиянии внешней среды на эволюцию организмов. Касаясь вопроса о влиянии климата и других физико-географических факторов на изменчивость организмов, он показал поразительную способность организмов противостоять внешним воздействиям. Различные организмы могли существовать в одних и тех же условиях: даже в капле воды можно одновременно найти столь отличные друг от друга организмы, как водоросли, микроорганизмы, ракообразные. Бессилие внешних влияний он усматривал и в том, что одни и те же формы обитают в различных географических областях. К тому же он считал, что в целом физико-географическая обстановка не изменялась на протяжении всей геологической истории, в то время как представители той или иной таксономической категории надвидового ранга резко отличались друг от друга. Таким образом, распределение видов во времени и пространстве для Агассиса предопределено свыше, а не являлось результатом борьбы за существование, как к тому времени это уже было признано в биогеографии. Следует учитывать, что в конце 50-х гг. произошли фундаментальные изменения в биогеографии растений и животных, которая благодаря трудам Дж. Гукера и Т. Гексли и коллеги Агассиса по Гарвардскому университету А. Грея становилась эволюционной. В их трудах была показана ведущая роль внешних условий в миграции и географическом распределении видов. Агассис же продолжал объяснять распределение видов божественным предопределением их будущего ареала. Даже в рамках своей концепции оледенения он отводил внешним условиям только роль фактора, уничтожающего органический мир.

Сомневался Агассис и в эффективности действия естественного отбора, который отнюдь не обеспечивает всегда выживания наиболее приспособленных. Указывал он и на возможность противоречия, заключающегося в несовпадении векторов полового и естественного отборов, так как привлекательность для полового партнера может быть не всегда скоррелирована с повышенной жизнеспособностью. С позиций типологического мышления доводы Агассиса против отбора были безупречными. Статистическими процессами он, конечно, не мог объяснить ни возникновение це-

лесообразности, ни появление новых существей. Сам термин «отбор», согласно Агассису, предполагает наличие «цели», а такую цель могло ставить только разумное существо, «сила же, которой Дарвин объяснял порядок в природе, не могла ничего предполагать» (Agassiz, 1860. P. 147). В связи с этим аналогия естественного и искусственного отбора была для него методологически ошибочной.

В своих работах Агассис повторил фактически все доводы о неизменности видов, собранные к тому времени Кювье, Лайелем и другими натуралистами. Вместе с тем он признавал большие успехи селекции в выведении новых сортов растений и пород животных, хотя это и не привело к возникновению новых видов в культуре. Напротив, интенсивный отбор обычно ведет к вырождению, стерильности, а в конечном счете и к вымиранию селективируемой линии. Что же касается подлинного новообразования при доместикации, то здесь исходным материалом, по мнению Агассиса, были крупные наследственные изменения, а не внутривидовые флуктуации. А такие крупные «перечеканки» органических форм были для него подлинным творением, а не результатом эволюции в условиях культуры.

Рассматривая виды как идеальные конструкции, Агассис в принципе не мог принять идею Дарвина о постепенном преобразовании видов. Более того, он находил противоречие в высказываниях Дарвина, связанное с его утверждением, что термин «вид» является производным, придуманным ради удобства для обозначения группы сходных особей (Дарвин, 1939в). В связи с этим Агассис ставит ехидный вопрос: «Если виды не существуют совсем, как уверяют сторонники трансмутационной теории, то как они могут изменяться? И если существуют только индивиды, то, как изменчивость, которую мы наблюдаем у них, может доказать изменчивость видов» (Agassiz, 1860. P. 143).

Такие возражения базировались на реальных трудностях при поиске критериев вида, отмеченных еще Дарвином в трудах по систематике усонюгих. В своих высказываниях о реальности вида он исходил из других соображений, чем Агассис. Для него вид был и качественно определенным в пространстве образованием, способным к воспроизводству, и произвольно выбранным сегментом в филогенезе сменяющихся форм. Для Агассиса же вид был не материальной системой, а лишь категорией мышления. По отношению к конкретным биологическим видам он, скорее, был номиналистом, а не реалистом. И здесь его аргументация уже отличалась от доводов других антиэволюционистов, начиная с К. Линнея, который был реалистом (см.: Уэвелл, 1869).

Ниже мы подробнее остановимся на палеонтологических и эмбриологических доводах Агассиса против идеи эволюции. Здесь же отметим некоторые особенности его критики эволюционизма. Он безусловно обладал способностью выискивать слабости в фило-

софских и естественнонаучных аргументах эволюционистов. Это проявилось в отмеченной им противоречивости высказываний Дарвина о реальности вида, о соотношении внутривидовой изменчивости и стабильности вида, о неопределенной изменчивости и наследовании приобретаемых признаков. Указывал он и на спорность аналогий между искусственным и естественным отбором.

Однако его критика была крайне субъективной. Он очень выборочно использовал труды своих противников и единомышленников, не столько следуя беспристрастно за фактами, сколько факты подгоняя под свои воззрения. Так, например, он полностью замалчивал труды Дж. Гукера о географическом распространении и изменчивости растений. Классический труд Ч. Лайеля, положивший начало современной геологии, Агассис пренебрежительно называл простым учебником. Работы Т. Гексли цитируются с единственной целью, чтобы упрекнуть его в непонимании законов К. Бэра. В то же время трудам единомышленников (Дж. Дана, Ж. Кювье, Р. Оуэн и др.) уделялось самое пристальное внимание.

В этой манере ведения дискуссии Агассис явно проигрывал Дарвину, добросовестность которого в рассмотрении всех доводов «за и против» своей концепции стала образцом нового способа ведения полемики в естественнонаучных исследованиях. Можно сказать, что не только по идейному содержанию, но и по манере изложения Агассис принадлежал «веку минувшему», а не «веку будущему». Правда, он сам был абсолютно уверен в безупречности своего метода, провозглашая себя верным учеником Кювье и последовательным противником всякой натурфилософии и метафизики.

Палеонтология и эволюция

Палеонтология занимала особое место в критике Агассисом эволюционизма, что обуславливалось прежде всего его громадной эрудицией в этой области.

Главным палеонтологическим доводом против эволюционизма для Агассиса был факт существования четырех типов животных на протяжении всей палеонтологической летописи. Не видел он и увеличения разнообразия органических форм. В частности, он указывал, что в эоценовых отложениях Парижского бассейна насчитывается 1200 видов моллюсков, тогда как вся современная фауна моллюсков включает 600 видов. Даже, если допустить мысль о тропическом характере эоценовой фауны в окрестностях Парижа, то и тогда она, по мнению Агассиса, оказывается богаче современной.

В палеонтологии он находил прямые опровержения идеи видообразования. «Ни об одной из первоначальных форм жизни, которые натуралисты называют видами, неизвестно, что она изменилась во время какого-нибудь геологического периода» (Agassiz, 1857. P. 51). Он не мог принять теорию трансформации видов, так

как не знал «ни одного факта, свидетельствующего о том, что хотя какой-либо вид среди многих тысяч форм, найденных в серии фоссилизированных остатков, действительно мог бы быть предком современного вида» (Agassiz, 1860. P. 144).

Резкая дискретность таксонов и отсутствие переходных форм были излюбленными доводами Агассиса против эволюционизма. В качестве примера он приводил резкие отличия между рептилиями и птицами, которые были в числе главных архетипов среди позвоночных. Правда, ему вскоре пришлось убедиться в уязвимости этого примера, так как уже на следующий год был открыт, а в 1864 г. описан Р. Оуэном археоптерикс, который до сих пор используется в качестве доказательства существования переходных форм между столь крупными таксономическими единицами как классы. Но Агассис отверг подобную интерпретацию этой находки. Для него археоптерикс был самостоятельным классом, а не промежуточной формой, и представлял одну из ступеней реализации общего архетипа позвоночных.

Открытие А. О. Ковалевским сходства в эмбриональном развитии асцидий и позвоночных обескуражило Агассиса. Образование хорды у личинок асцидий рассматривалось тогда многими, в том числе и самим Дарвином, как доказательство происхождения позвоночных от некоей группы животных, близких к асцидиям. Казалось, было найдено промежуточное звено между позвоночными и моллюсками, к числу которых Агассис вслед за Кювье относил асцидий. Тем более ему, вероятно, было бы интересно узнать, что асцидии отнюдь не являются переходной формой между беспозвоночными и позвоночными, так как сами относятся к типу хордовых. Если учесть, что основные типы животных дивергировали еще в докембрии и палеонтологическая летопись ничего не сохранила из этих событий, то возражение Агассиса об отсутствии переходных форм не потеряло своей актуальности. «Наше невежество о происхождении главных типов сегодня столь же велико, как и во времена Агассиса» (Mayr, 1959. P. 189).

Большое внимание уделял Агассис и доказательству того, что «нижнее по структуре отнюдь не означает более раннее во времени ни в типе позвоночных, ни в других типах» (Agassiz, 1874. P. 444). Вся история «геологических смен организмов», по мнению Агассиса, свидетельствует о том, что наиболее прогрессивные формы среди рыб, к числу которых он относил акул, ганойдных, встречаются в древнейших из известных тогда отложениях силура, девона, а низшие представители рыб (ланцетник и миксини) отсутствуют в этих слоях. Здесь следует отметить, что ланцетники сейчас включены в подтип бесчерепных, а миксини — в класс круглоротых. Эти доказательства Агассис строил на весьма субъективных критериях высоты организации. Правильно отмечая, что сокращение числа рождаемых потомков является важным критерием прогрессивности форм, Агассис только по наличию живо-

родности у акул считал их прогрессивнее костистых рыб. И ганоидных рыб он ставил выше костистых, принимая во внимание лишь большую подвижность черепа по отношению к туловищу. На основе только этого признака Агассис сближал ганоидных рыб с рептилиями и птицами.

Прошедшие годы поколебали эту аргументацию Агассиса. Примитивные формы хордовых были найдены в отложениях, не содержащих еще акул и ганоидных рыб. Костистые рыбы считаются сейчас эволюционно более продвинутыми, чем акуловые и ганоидные. Однако поставленная Агассисом проблема внезапного появления целых групп рыб, в том числе и костистых, со времен Дарвина вызывает оживленные дискуссии среди палеонтологов и ихтиологов (Patterson, 1981a). Если же учесть общее состояние палеонтологии в дарвиновский период, то следует согласиться с Э. Кюн-Шнидером в том, что у Агассиса «не было веских оснований для изменения антиэволюционных взглядов» (Kühn-Schnyder, 1973. S. 80). Внезапное появление основных типов беспозвоночных в протерозое до сих пор остается необъяснимым (Соколов, Федонкин, 1988). Не утихают споры и по проблемам коренных преобразований органического мира на границах большинства геологических периодов (см.: Палеонтология..., 1983; Татаринев, 1987). Тем более имеющийся тогда палеонтологический материал однозначно свидетельствовал в пользу внезапных обновлений флор и фаун. И нельзя ставить Агассису в вину, что он не видел причин для иной интерпретации установленных им фактов. Палеонтология еще не могла дать фактов в пользу градуализма и эволюционизма. Да и сейчас внезапное появление вендской фауны и основных типов позвоночных в позднем докембрии остается необъясненным.

Тройной параллелизм и учение о пророческих, эмбриональных, синтетических и прогрессивных типах

Агассис высказал мысль о соответствии трех рядов явлений — эмбриогенеза, таксономической градации и палеонтологического ряда форм. Параллелизм онтогенеза и систематической иерархии, согласно Агассису, проявлялся во внешней форме и в последовательности структурных изменений. По существу он стал основателем метода тройного параллелизма в филогенетических построениях, успех которых в выяснении взаимоотношений между таксонами в значительной степени зависит от комплексности использования данных из разных отделов эволюционной биологии (Winsor, 1976). Одновременно его считают и основателем кладистической систематики (Riedl, 1975; Rieppel, 1988), так как иерархическую классификацию он строил независимо от эволюционного процесса.

Большое внимание Агассис уделял закономерностям онтогенеза, придавая эмбриологии особую роль в установлении таксономического ранга животных. Он высоко ценил эмбриологические труды К. Бэра, усматривая в них хорошо обоснованную концепцию эволюции, под которой им понимался исключительно онтогенез, выражающийся в закономерном повторении из поколения в поколение одних и тех же стадий. Процесс онтогенетического развития был для него строго запрограммирован и в нем он не видел оснований для принятия каких-либо представлений об историческом развитии организмов. Это следует учитывать, так как некоторые из высказываний Агассиса звучат крайне современно. Так, указывая на параллелизмы истории группы и онтогенеза входящих в нее организмов, он писал: «Фазы развития всех животных соответствуют порядку смены их вымерших представителей в прошлые геологические эпохи... Наиболее старые представители каждого класса могут рассматриваться как эмбриональные типы из соответствующих семейств и отрядов ныне живущих форм» (Agassiz, 1857. P. 115—116).

Это высказывание звучит ультрасовременно и вполне эволюционно. В нем легко увидеть принципы рекапитуляции. Но Агассис вкладывал в него иной, отнюдь не эволюционный смысл. История типа для него была лишь прообразом истории индивида, свидетельствующей о том, что «направляющая мысль, которая управляла последовательностью всех организмов в прошлые времена, проявляется вновь в комбинации фаз в развитии современных представителей тех же самых типов» (Там же. P. 115).

Для утверждения метода тройного параллелизма большое значение имело учение Агассиса о четырех типах среди представителей древних групп (пророческий, синтетический, эмбриональный и прогрессивный) (Agassiz, 1850, 1857, 1859), которое также трактовалось не в эволюционном смысле, а как очередное доказательство «действия одного и того же разума во все времена и на всей поверхности Земли» (Там же). В изучении эмбриогенеза он видел возможность узнать не только прошлое, но и будущее таксона. Подобно этому среди ископаемых форм можно увидеть как бы «зародыши» будущих прогрессивных групп. Этих «предшественников» будущего он назвал пророческими типами, приводя в качестве примера птеродактиля как пророческий тип для птиц, а ихтиозавра — для дельфинов. Наличие таких типов он объяснял тем, что «план любого создания рассматривается задолго до того, как оказался осуществленным» (Agassiz, 1857. P. 116).

Пророческие типы, соединяющие в своих чертах признаки различных отрядов, которые впоследствии встречаются только раздельно, Агассис называл синтетическими. Сюда им отнесены панцирные рыбы и ихтиозавры. Последние соединяют в себе признаки рептилий и дельфинов. Впоследствии под синтетическим типом обычно понимался общий предок или примитивная форма. Но у

самого Агассиса синтетический тип может существовать одновременно с более развитыми по сравнению с ним формами.

В числе эмбриональных типов Агассис называл группы, которые как бы являлись зародышевыми стадиями впоследствии появившихся родов, отрядов и семейств. Фактически и они были пророческими, но только в пределах одного и того же архетипа, а не разных. Так, древнейшие рыбы представляют из себя эмбриональный тип современных высокоорганизованных рыб, мастодонт — слонов и т. д.

И наконец, прогрессивными типами Агассис называл такие ряды форм, где признаки совершенствуются безотносительно к эмбриогенезу. Сюда он, например, относил гониатитов, цератитов и аммонитов, у которых в ходе палеонтологической летописи усложняются и развиваются лопасти.

Несмотря на некоторую нечеткость классификации Агассиса легко увидеть, что большинство из выделенных им типов как раз свидетельствует об эволюционных отношениях между сменяющимися формами. Не случайно различные компоненты этой классификации не раз использовались для обоснования различных концепций эволюции. Если синтетические формы, как я уже говорил, стали прообразом примитивной формы, общего предка, то представление о пророческих формах заняло видное место в трудах А. П. Павлова (Pavlov, 1901), Д. Н. Соболева (1914, 1924) и Л. С. Берга (1922а), развивавших идеи о «филогенетическом ускорении», «предварении признаков», «проторогенезе» и т. д. Однако сам Агассис учение о пророческих, синтетических, эмбриональных и прогрессивных типах истолковывал в антиэволюционном духе, лишь как очередное доказательство «действия одного и того же разума во все времена и на всей поверхности Земли» (Agassiz, 1857. P. 116).

Крупные метаморфозы в онтогенезе, по мнению Агассиса, как раз свидетельствовали против теории Дарвина, который «хотел бы нас уверить, что требуются, якобы, миллионы лет, чтобы вызвать сколь-нибудь заметное изменение, тогда как более крушные изменения буквально происходят на наших глазах, в краткие периоды времени в процессе роста животных» (Agassiz, 1860. P. 146).

Теория глобальных катастроф

В конечном счете эмбриология, как и палеонтология, стала для Агассиса дополнительным источником доказательств сформированной им ранее теории катастроф и повторных актов творения, которая сочеталась здесь с признанием прогрессивного ряда в истории органического мира.

Как верный ученик Кювье, он никогда не сомневался в том, что геологические формации разделены между собой какими-то

глобальными катастрофами. Отличья ископаемых в смежных слоях столь значительны, что их нельзя объяснить действием обычных сил природы. Всецело придерживаясь принципа прогрессионизма, он выделял восходящее направление в сменяющихся группах. Даже оставляя в стороне беспозвоночных, где трудно в ископаемых остатках выделить прогрессивную линию, он признавал по меньшей мере четыре эпохи, названные соответственно царствами рыб, рептилий, зверей и человека. Древнейшие организмы были обитателями морей и лишь с каменноугольного периода начался выход животных на сушу. Приняв прогресс ископаемых форм, Агассис отклонял всякие попытки естественнонаучного объяснения этого явления, непостижимого разумом человека, который и был конечной целью творения. История понималась им не как постепенное развитие органических форм, а как отражение актов творения.

Имеющийся в распоряжении Агассиса палеонтологический материал уже не позволял принять гипотезу Кювье о миграции новых групп из регионов, незатронутых катастрофой. К тому времени были описаны десятки тысяч ископаемых животных и растений. Геохронология, разработанная первоначально на результатах изучения геологических напластований в Европе, в целом подтвердилась и при геологических исследованиях на других материках, что также свидетельствовало о глобальном характере катастроф. Да и число горизонтов, содержащих специфические флоры и фауны, достигало уже несколько десятков. Поэтому для Агассиса каждая геологическая формация начиналась с актов творения. Растения и животные каждой формации не имеют генетической связи с организмами других формаций, а являются лишь частями некоей общей цели. Эпохи, по Агассису, разделены непроходимыми пропастями. Ни одно животное, ни одно растение не происходит от организмов предыдущих формаций. Постепенность в совершенствовании позвоночных есть результат деятельности творца, который, прерывая ход жизни на определенной стадии истории Земли, вновь начинал создавать организмы с той же точки с целью довести разнообразие органического мира до состояния, необходимого для достижения главной цели творения, — человека.

Понимая трудности в объяснении творения животных в виде взрослых форм, Агассис прибег к гипотезе, согласно которой животные были созданы в виде яиц, и что внешние условия, необходимые для их развития, уже существовали до их появления. Однако и подобное упрощение ни в коей степени не могло хоть как-нибудь согласовать гипотезу творения и данные эмбриологии. Сам Агассис вынужден был отметить насколько сложны процессы эмбриогенеза животных, яйцо которых образуется в особых органах; впоследствии оно должно быть оплодотворено и пройти все метаморфозы эмбрионального развития. С эмбриологической точки зрения произведение яйцеклетки без родителей столь же нелепо как непосредственное создание творцом высших форм растений и живот-

ных. Вот почему даже сторонники катастрофизма и креационизма (Дж. Филлис, В. Уэвелл, Дж. Дана и др.) не могли согласиться с Агассисом. Они указывали, что палеонтология ничего не может сказать о творении живых существ. Так, Дана вынужден был признать, что «способ создания живых существ, по-видимому, сейчас уже больше чем когда-либо, не является предметом научного исследования» (Dana, 1858. P. 208).

В работах Агассиса не учитывался и тот факт, что определенный процент форм, в каждой формации был идентичен с видами, известными из более древних отложений. Оставлены без внимания и персистирующие формы, практически неизменные на протяжении всей палеонтологической летописи. Особенно много таких форм было среди беспозвоночных, у которых Агассис не мог установить прогресса в череде сменяющихся форм. Но и в этих случаях он утверждал, что виды только внешне идентичны, в то время как сущности их различны. Это было своеобразным предположением о существовании видов-двойников, изучение которых занимает значительное место в современной эволюционной теории.

Игнорировал Агассис и тот факт, что ни флора, ни фауна никогда не бывают ни однообразными, ни всеобщими для разных геологических отделов одной и той же формации. Напротив, разнообразие видов увеличивается и уменьшается на протяжении всей формации. Это хорошо видно на трилобитах, которые на протяжении палеозоя прошли этапы: увеличения числа родов и видов, затем постепенного их сокращения и окончательного вымирания. Такие факты прямо свидетельствовали против внезапного, насильственного уничтожения всей флоры и фауны.

Знаменитые исследования Агассиса по гляциологии (Agassiz, 1840, 1847) были вершиной его успехов в области геологии и палеонтологии. Вопреки широко распространенным тогда взглядам о дилuviальных отложениях как результате всемирного потопа, Агассис вместе с Венцем и Шарпантье впервые показал, что эрратические камни и отшлифованные поверхности скал являются результатом мощного распространения и таяния ледников.

Казалось, это могло бы привести его к эволюционным взглядам. Ведь процессы наступления и таяния ледников, как известно, способствовали массовым миграциям организмов. Попадая в разные условия существования, они могли претерпевать адаптивные преобразования.

Но для креациониста Агассиса такое объяснение оказалось неприемлемым. В ледниках, он по словам Лурье, увидел «великий плуг творца, разрушающая сила которого явно свидетельствует о сверхъестественном вмешательстве» (Lurie, 1962. P. XIX). «Смерть, — писал он, — установлена мощным создателем, который уничтожал всю предшествовавшую жизнь единым мощным ударом. Для того, чтобы возникли новые поколения, более адаптивные, чем прежние, был только один путь — уничтожить прежнюю жизнь» (Цит. по:

Kühn-Schnyder, 1975. S. 53). Глобальные ледники, по мнению Агассиса, покрывали практически всю поверхность Земли за исключением экваториального пояса.

Однако теория ледниковых катастроф Агассиса не выдержала проверки временем, хотя сейчас и признано, что мощные оледенения не раз резко меняли всю географическую обстановку (Личков, 1945; Лунгегаузен, 1963; Квасов, 1989, и др.). Однако ни разу физико-географические условия не вышли за рамки параметров биосферы. Температура не опускалась до величин, которые могли бы прервать ход жизненных процессов. «Земля ни разу не замерзала полностью...» (Квасов, 1989. С. 152). Сама жизнь выступает в качестве регулятора биосферных процессов, контролируя путем фотосинтеза газовый состав атмосферы и не позволяет колебаниям температуры выйти за рамки, опасные для жизни (Вернадский, 1926; Lovelock, 1979; Квасов, 1989; Квасов и др., 1983). Суть этой регуляции заключается в том, что в условиях теплого и влажного климата возрастает интенсивность фотосинтеза, в результате чего происходит снижение концентрации CO_2 в атмосфере и гидросфере и похолодание. В свою очередь похолодание негативно сказывается на фотосинтезе. Поэтому громадные массы CO_2 , выделяющиеся при магматических процессах, ведут постепенно к повышению температуры, росту фотосинтетической активности. Так начинается следующий цикл саморегуляции газового состава атмосферы и температурных условий.

Не подтвердилось и утверждение Агассиса о кратковременности периодов похолодания. Ледниковые периоды захватывали нередко 12—15 лет (Чумакова, 1984). Сами же оледенения всегда носили ограниченный характер. Даже в условиях мощных оледенений всегда сохранялись станции для переживания растений и животных.

Здесь идеи о глобальных катастрофах, уничтоживших все живое, и о повторных актах творения, имплицитно уже содержащиеся в трудах Кювье, получили окончательное теологическое и эмпирическое обоснование. Однако было бы неверно искать причины тому в его религиозности фундаменталистского толка. Представления о Творце, который десятки раз прерывал ход жизни на Земле, уничтожая всех ее обитателей и каждый раз начиная заново создавать организмы с целью довести разнообразие органического мира до состояния, необходимого для осуществления кощечной цели творения — создания человека, противоречили Священному писанию о создании растительного и животного мира в 3-й и 5-й день творения не меньше, чем теологические построения его всегдашних оппонентов — эволюционистов с их верой в законы эволюции, созданные Богом. Уместно вспомнить, что сам Дарвин, видимо, допускал подобный симбиоз эволюционизма с естественной теологией, заканчивая свой труд словами о Творце, вдохнувшем жизнь в одну или ограниченное число форм, из которых «развилось и продолжает развиваться бесконечное множество самых пре-

красных и самых изумительных форм» (Дарвин, 1991. С. 419). Классическим примером того, что глубокие религиозные убеждения не препятствовали принятию идеи эволюции может служить научная деятельность такого апостола дарвинизма как А. Грей, который еще в 1860 г. утверждал, что теория эволюции ни в коем случае не подрывает естественной теологии (цит. по: Gray, 1963. P. 182). Позднее он уверял, что некий целенаправляющий духовный элемент каким-то образом действует при создании новой полезной вариации, а затем уже естественный отбор отмечает неудачных и неприспособленных (Gray, 1876).

Не случайно в теологии католицизма первоначальные попытки отвергнуть идею эволюции на базе прежних доводов о постоянстве видов и об аморальности идей о происхождении человека от животных, вскоре сменились попытками ассимилировать идею эволюции с теологической концепцией о Боге как изначальной причине и цели всей органической эволюции (Энциклика папы Пия XII). Но для самого Агассиса оказался закрыт этот путь синтеза эволюционизма и теологии, который впоследствии был успешно осуществлен в трудах П. Тейяра де Шардена.

Основные итоги обсуждения трудов Агассиса

С учетом всего вышесказанного неубедительно выглядят традиционные попытки объяснить креационизм Агассиса простой приверженностью теологии. Как и его кумир, Кювье, Агассис столкнулся с потребностью согласовать устойчивость видов и несомненный факт смены флор и фаун в истории Земли. Это, возможно, и стало главной причиной его гипотезы о многократных актах творения. Такой подход обусловлен тогдашним состоянием естествознания. Строгая приверженность данным эмбриологии и палеонтологии в сочетании с эссенциализмом в трактовке вида и идеями о предустановленной гармонии и провиденциализмом, согласно которому любые изменения в мире рассматриваются как осуществление божественного плана, типологическим мышлением и представлением об абсолютной дискретности таксонов, вынесенной из эмбриологии убежденностью в запрограммированности процессов развития сделали его непримиримым противником эволюционизма. И дарвиновская гипотеза естественного отбора не смогла поколебать его убеждений.

Можно сказать, что в трудах Агассиса антиэволюционный катастрофизм получил наиболее полное развитие и логическое завершение. Собрав массу фактов в пользу эволюции, Агассис не мог их совместить с собственными философскими и религиозными убеждениями.

Вместе с тем его труды сыграли важную роль в подготовке естественнонаучной концепции эволюции. Исследования по ископа-

емым рыбам и гипотеза оледенения, метод тройного параллелизма, учение о пророческих и синтетических типах, разработка критериев совершенства животных, установление прогрессивного ряда в истории позвоночных животных — все это было использовано в теории Дарвина (Lurie, 1962; Mayr, 1959; Kühn-Schnyder, 1973; Patterson, 1981a, 1981b; Rieppel, 1988, и др.), который часто обращался к трудам Агассиса в «Происхождении видов», черная в них палеонтологические и эмбриологические доказательства в пользу эволюции.

Будучи, по словам Геккеля (1908), крупнейшим и упорнейшим противником эволюционизма, Агассис вместе с тем сделал очень много для его победы. Он заложил основы популярной сейчас кладистической систематики. Таким образом, выступив с новым пониманием учения Кювье перед публикацией «Происхождения видов» Дарвина, Агассис «остроумно и с сильной фантазией развил целый ряд взглядов, которые хотя могли бы считаться основательными только отчасти, но тем не менее имели сильное влияние на развитие науки» (Ролле, 1865. С. 27). К его доводам то и дело обращались как сторонники дарвинизма, так и его противники, не всегда при этом ссылаясь на автора.

Труды Агассиса не только важный памятник истории биологии, но и завершающий этап в развитии доэволюционного катастрофизма. И хотя вместе с Агассисом против теории эволюции выступила целая группа палеонтологов (Sedgwick, 1860; Bronn, 1860; Pictet, 1860, и др.), их аргументация практически не добавляла ничего нового к доводам Агассиса. В них повторялись ссылки на строгую определенность границ между таксономическими группами, уникальность фауны и флоры каждого геологического периода, неизменность ископаемых видов и отсутствие переходных форм. Так, например, А. Седжвик (1860) уверял, что ископаемые остатки являются фрагментами, а не документами палеонтологической летописи. На базе этих фрагментов Дарвин, по мнению Седжвика, не мог ответить на вопросы о более высоком уровне ископаемой мезозойской фауны рептилий по сравнению с современными рептилиями, о причинах появления и исчезновения динозавров, об адаптивных преимуществах млекопитающих, сменивших динозавров, о причинах возвращения некоторых групп рептилий в водную среду и т. п. Все они разделяли положение о внезапной смене ископаемых форм. Однако и здесь доводы чаще всего строились на апелляции к религиозным чувствам, а не к фактам. Веря в творение видов, писал Седжвик «...я не испытываю трудности в понимании принцип появления новых видов в сменяющихся эпохах истории Земли» (Sedgwick, 1860. P. 334). Г. Бронн указывал на то, что и в теории Дарвина, по существу, принято творение нескольких первоначальных исходных форм (Bronn, 1860).

Но подобные доводы уже не устраивали естествоиспытателей. Идея повторных актов творения теряла своих сторонников. Под

влиянием теории Дарвина катастрофизм должен был стать эволюционным. Возникла целая группа неокатастрофистских и сальтационистских концепций, в которых идея катастрофизма Кювье приспособливалась к новым временам. Выдвинутая Э. Зюссом (Süess, 1863) мысль о внезапно наступающих массовых перечеканках, ведущих к разовому возникновению новых таксонов, вскоре стала сочетаться с признанием существования некоего внутреннего закона развития, действующего импульсивно и прекращающего свое действие при определенных условиях (Kölliker, 1864, 1872; Mivart, 1871; Waagen, 1869; Коржинский, 1899а, 1899б, и др.).

В основе эволюционно-биологических представлений неокатастрофистов лежала мысль о том, что все коренные переломы в филогенезе (будь то возникновение новых органов, новых планов организации или глобальные перестройки фауны и флоры) возникают разом, в порядке единичных или массовых перечеканок. Именно эти взгляды в различных вариантах продолжают существовать и в наши дни, ища все новые и новые аргументы в палеонтологии, биологии развития, молекулярной генетике и других бурно развивающихся отраслях эволюционной биологии.

Часть II

СТАНОВЛЕНИЕ И ДИВЕРСИФИКАЦИЯ НЕОКАТАСТРОФИЗМА

ГЛАВА 3

Ч. Дарвин. Сальтационизм и градуализм

3. 1. Вводные замечания

В дискуссиях сторонников катастрофизма и униформизма, происходивших в Лондонском геологическом обществе в 30—50-х гг. XIX в., Ч. Дарвин зарекомендовал себя убежденным сторонником Ч. Лайеля. Многие историки науки считают, что именно его участие в этих дискуссиях обеспечило победу униформизма (Шатский, 1936; Cannon, 1960; Нооукаас, 1966; Равикович, 1969, и др.). Работы Дарвина о происхождении коралловых рифов, о четвертичных оледенениях, о гравитационной дифференциации, т. е. о значении веса минералов в дифференциации магмы, всецело соответствовали принципам геологического униформизма. Не случайно сам он не раз заявлял, что всем сделанным в науке он обязан прежде всего изучению работ Лайеля и использованию принципов униформизма (Дарвин, 1935. С. 3).

Стремление Дарвина к объяснению процессов природы действием естественных причин обуславливало его скептическое отношение к предположениям катастрофистов о вмешательстве в ход событий каких-то необычайных, внезапно действующих сил. Немало страниц в «Происхождении видов» и других биологических трудах он посвятил критике сальтационистских рассуждений некоторых из своих оппонентов. Вот почему в историю науки прочно вошло убеждение о Дарвине как последовательном и непримиримом противнике катастрофизма.

Сложнее обстоит дело с вопросом об отношении Дарвина к классическому униформизму. Многие авторы полагают, что принципы, на которых строится его теория отличаются от униформистских (Шатский, 1936; Bülow, 1960; Равикович, 1961, 1965, 1969; Simpson, 1970; Wilson, 1971; Колчинский, 1973в, 1978, 1999а; Мауг, 1976, 1982а, 1983; Завадский, Колчинский, 1977, и др.). Другие же полагают, что теория Дарвина представляла собой разновид-

ность классического униформизма (Haeckel, 1868; Мензбир, 1886; Тимирязев, 1940; Парамонов, 1945; Zimmermann, 1968; Günther, 1967; Green, 1971; Urbanek, 1973; Ruse, 1981, 1999). В период господства лысенковщины у нас в стране дарвиновская теория эволюции подвергалась обвинениям в плоском эволюционизме, обусловленном якобы его ортодоксальной приверженностью принципам униформизма. В связи с этим раздавались призывы переработать учение об естественном отборе на диалектико-материалистической основе, под которой в данном случае понимались антинаучные взгляды Т. Д. Лысенко и И. И. Презента. Сейчас вновь нередко высказываются предложения отказаться от дарвиновского градуализма, якобы мешавшего эволюционизму.

В 1977 г. мы с К. М. Завадским подробно обсудили вопрос об отношении Дарвина к униформизму и пришли к выводу о целесообразности характеризовать его позицию в вопросе об эволюции факторов и причин эволюции как неуниформистскую (Завадский, Колчинский, 1977). Этот вывод был поддержан рядом авторов (Константинов, 1979; Löther, 1978).

В последнее десятилетие проводились интенсивные исследования истории становления учения о естественном отборе (Kohn, 1980, 1985; Osprovat, 1981; Hodge, 1983; Mayr, 1982a, 1983; Oldroyd, 1984; Галл, 1987, 1988, 1993, и др.). При этом развитие идей Дарвина рассматривается в широком социально-культурном контексте. Изучается воздействие социальной среды (организации науки, классовой структуры викторианской Англии, господствующих социально-политических, философских и экономических доктрин), а также семьи и друзей на становление его эволюционных взглядов (Richards, 1987; Desmond, 1989; Bowlby, 1990; Bowlby, 1990, 1993; Desmond, Moore, 1992; Kohn, 1996; Campbell, 1997; Greene, 1999; Harris, 1999). Ч. Дарвина, как и его современников Т. Гексли (Desmond, 1997a, 1997b; Barton, 1998) и Р. Оуэна (Rupke, 1994, 1998), рассматривают как типичных представителей викторианской науки, когда отношения между наукой и культурой впервые приняли отчетливые формы, и ученый, связывая достижения различных отраслей естественных наук в единый аргумент, был не только натуралистом, но и оказывался полностью погружен и интегрирован в культуру своего общества, в его социально-политические проблемы (Cannon, 1978; Hull, 1973; Ruse, 1996; Victorian..., 1997). Вот почему философско-религиозные дебаты, вопросы демографии, статистики, экономики оказывали огромное влияние на стиль мышления естествоиспытателей, активно использовавших их прямо или косвенно в своих трудах.

Начиная с классических работ М. Гизелина (Ghiselin, 1969) и Б. Коуля (Cole, 1972), «дарвиниана» последних десятилетий, как справедливо отмечал М. Ходж (Hodge, 1983), способствовала освобождению от многих мифов, порожденных, как правило, высказываниями самого Дарвина об источниках и путях формирования его

эволюционных взглядов. Подобно другим крупным ученым, он был явно склонен отождествлять результаты своего труда со своими планами (Wittkau-Hogby, 1997). Извилистые пути развития эволюционных представлений превратились в его воспоминаниях в целенаправленный процесс. При этом он должен был не только не оскорбить религиозных чувств своей супруги, но и скрывать по тактическим соображениям некоторые источники своих построений, заимствованные из философии и политэкономии. Свою гипотетико-дедуктивную концепцию Дарвин всячески старался представить как исключительно индуктивное построение, базирующееся на «Монблане фактов».

В выяснении подлинной истории становления и развития дарвиновских идей огромную роль сыграли публикации дарвиновской корреспонденции (Darwin, 1984—1997; Junker, Richmond, 1996), его записных книжек о «трансмутации видов» в исторической серии «Бюллетеня Британского Музея естественной истории» (см. подробнее: Яблоков, 1991; Veurton, 1998), особенно знаменитой «Красной записной книжки» (Darwin, 1980), а также большой рукописи «Естественный отбор» (Stauffer, 1975). Благодаря им стало возможным проникнуть в его творческую лабораторию и проследить день за днем течение его мыслей.

Анализ записных книжек Дарвина, исследование его переписки, а также сравнение текстов различных изданий «Происхождения видов» показывает, что отношение Дарвина к сальтационизму и униформизму не было однозначным (The Origin..., 1959). В первый период своих эволюционных исследований в 30—начале 40-х гг. он вполне допускал возможность сальтационного возникновения новых видов. Именно поэтому мы считаем необходимым вновь обратиться к изучению вопроса об отношении Дарвина к униформизму и сальтационизму. К этому побуждает и та дискуссия о его градуализме, которая вспыхнула и продлилась несколько лет в связи с публикацией американскими палеонтологами С. Гоулдом и Н. Элдриджем концепции «прерывистого равновесия» (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Lövttrup, 1981; Rhodes, 1983; Penny, 1983, 1984, 1985). Авторы ее обвинили Дарвина в приверженности к филогенетическому градуализму, который синонимизировался с принятием постоянства темпов эволюции на протяжении всей истории органического мира. Другие же авторы, почитая такой вывод неосновательным, стремились доказать, что он нигде и никогда не писал об абсолютной равномерности темпов эволюции и не исключал возможности быстрого видообразования (Penny, 1983, 1985; Rhodes, 1983). Наконец, нашлись и те, кто в трудах Дарвина как будто бы находил даже предвосхищение основных контуров концепции прерывистого равновесия (Lövttrup, 1981).

Поэтому возникает необходимость еще раз обратиться к анализу отношения теории Дарвина к униформизму, градуализму и

сальтационизму. Причем следует учитывать, что уже вскоре после публикации «Происхождения видов» ему пришлось спорить уже не столько со сторонниками креационистского катастрофизма или микросальтационизма, сколько с новым поколением катастрофистов, признававших эволюцию, но подчеркивающих ведущее значение внезапных сальтационных преобразований в развитии органического мира.

3. 2. Униформизм в ранних геологических работах Ч. Дарвина

В годы молодости Дарвина в геологии господствовал катастрофизм. Сторонниками катастрофизма были его учителя в области геологии — А. Седжвик и Дж. Генсло. Но из автобиографии и юношеских писем Дарвина видно, что он покидал университетскую скамью, не имея еще ясных теоретических представлений, так как с недоверием относился к малообоснованным гипотезам о внезапных подъемах горных цепей и о мощных потопах как главных факторах изменения облика Земли.

Отправляясь в кругосветное путешествие на корабле «Бигль», Дарвин по совету Генсло взял с собой только что опубликованный том «Основ геологии» Лайеля. Внимательное изучение этой книги, по словам Дарвина, принесло ему величайшую пользу как в теоретическом, так и в практическом отношении. «Уже самое первое исследование, произведенное мною в Сант-Яго на островах Зеленого Мыса, ясно показало мне изумительное превосходство метода, примененного Лайелем в трактовке геологии, по сравнению с методами всех других авторов, работы которых я взял с собою или прочитал когда-либо впоследствии» (Дарвин, 1959в. С. 201). В результате он не последовал второй части совета Генсло: «...ни в коем случае не принимать отстаиваемых там (т. е. в книге Лайеля — Э. К.) воззрений» (Там же. С. 215). Сравнивая свои наблюдения с выводами Лайеля, Дарвин убеждался в правильности униформизма. Как пишет Н. С. Шатский, Дарвин «вернулся из путешествия „большим лайелистом“, чем был сам Лайель — он привез груду фактов, подтверждающих теорию униформитаризма, доказательства постепенных изменений земного лика и новые данные о постепенном изменении его обитателей» (Шатский, 1936. С. 252).

Исследуя геологию провинций Ла-Платы и Патагонии, Дарвин пришел к выводу, что «весь ландшафт со всеми его особенностями представляет результат медленных и постепенных перемен» (Дарвин, 1935. С. 152). Это подтверждал и осмотр третичных и четвертичных отложений в «ступенчатых равнинах» Патагонии и морских террас западных берегов Южной Америки, покрытых гравием и приподнятых почти на 100 м над уровнем моря. Дарвин показал, что морские террасы «образовались в результате денудации древ-

них пластов» (1936. С. 519) в условиях постепенного поднятия морского дна. Об этом свидетельствовали, по его мнению, и современные колебания земной коры в окрестностях залива Байя-Бланка. Отсутствие дизъюнктивных дислокаций или же складчатых изгибов пластов, спокойный характер их залегания, сходство остатков моллюсков на высоте свыше 400 м над уровнем моря с современными морскими моллюсками убедительно доказывало постепенность образования третичных и четвертичных отложений (Равикович, 1969). Подводя итоги своим исследованиям процессов поднятия берегов Южной Америки, Дарвин писал: «Но поскольку я вынужден был признать, что на восточном берегу — по сходству последних ста футов поднятия в Ла-Плате, по одинаковому почти размеру галек на протяжении всей широты террас и поднятым раковинам, которые все являются прибрежными видами, — поднятие было постепенным, то я заключаю, что и на западном берегу — по сходству развивающихся в настоящее время движений, по огромным количествам моллюсков, которые живут в настоящее время исключительно на берегу или около него и раковины которых рассеяны по всей поверхности суши до очень значительных высот, — движение было медленным и постепенным, сопровождающимся, по-видимому, небольшими, случайными толчками» (1936. С. 560).

Следует заметить, что Дарвин не рассматривал поднятие или опускание суши южноамериканского континента как однообразный и непрерывный процесс. Напротив, он предполагал, что этот процесс прерывался довольно продолжительными периодами сравнительного покоя. Дарвин допускал неравномерность скорости движения земной коры в различных частях Южной Америки, а также различные направления этих движений. Он указывал на большую продолжительность фаз опускания или поднятия. Именно во время длительных опусканий земной поверхности образовывались мощные отложения обломочного материала, сносимого с горных районов, претерпевающих в это время фазу поднятия.

На основании двухлетних наблюдений за результатами действия на побережье Южной Америки «перемежающихся поднятий суши совместно с процессами денудации и образования осадочных отложений» (Дарвин, 1959в. С. 214) он разработал гипотезу о происхождении коралловых рифов, по которой образование барьерных рифов и атоллов может быть объяснено постепенным опусканием морского дна и одновременным непрерывным ростом кораллов, направленным вверх. В 1842 г. Дарвин детально обосновал ее, показав тесную связь медленных тектонических процессов с непрерывной деятельностью рифообразующих кораллов. Теория образования коралловых рифов стала самым блестящим, но не единственным подтверждением основ униформизма (более подробный анализ вопроса об идеях униформизма в геологических трудах Дарвина содержится в работах Н. С. Шатского, (1936), К. Андрее (Andree, 1960) и А. И. Равикович (1969)).

В пользу непрерывного и постепенного характера преобразования фауны Южной Америки свидетельствовали также и палеонтологические данные (Дарвин, 1935. С. 150—151). Возражая катастрофистам, Дарвин справедливо указывал, что постулирование мощных катаклизмов на поверхности земного шара не согласуется с тем фактом, что в одних и тех же отложениях совместно встречаются вымершие и современные виды животных. По мнению Дарвина, вопрос о появлении и вымирании видов останется неясным и запутанным, до тех пор пока исследователи не обратятся к современным причинам расселения видов или их исчезновения из какой-либо местности. Подобно Лайелю, он искал ключ к познанию событий далекого геологического прошлого в ныне действующих причинах.

При этом он прямо ссылался на высказывания Лайеля о принципиальном сходстве процессов истребления видов человеком и их постепенного вытеснения, вызванного размножением естественных врагов. По его мнению результаты подобных процессов видны и в последовательности третичных панластований.

Особенности распространения животных и растений на южноамериканском континенте, протянувшемся более чем на 7500 км через различные физико-географические зоны, также наводили Дарвина на мысль о том, что преобразования в органическом мире происходили в результате постепенного и непрерывного действия сил и суммирования мелких изменений. Другая группа фактов, подтверждающих, по его мнению, этот принцип, была связана с особенностями фауны Галапагосских островов. В пользу гипотезы о постепенном изменении видов свидетельствует «...южноамериканский характер большинства обитателей Галапагосского архипелага. В особенности же тот факт, что близкородственные виды различных островов архипелага известным образом незначительно отличаются друг от друга» (Дарвин, 1959в. С. 226).

Из кругосветного странствия Дарвин вернулся убежденным сторонником Лайеля. Во всех последующих геологических работах («Строение и распределение коралловых рифов», «Геологические наблюдения», «Геология» и др.) он оставался верным приверженцем униформизма и актуализма. Более того, Дарвин решил, что «...следуя примеру Лайеля в геологии и собирая все факты, которые имеют хотя бы малейшее отношение к изменениям животных и растений в культурных условиях и в природе, удастся, быть может, пролить некоторый свет на всю проблему в целом» (Там же. С. 226).

Путешествие на корабле «Бигль» стало стимулом постепенного отказа Дарвина от старого креационизма и теологии, к которым он был склонен под влиянием матери и своих учителей в геологии, в пользу эволюционизма, о котором он знал из книг своего деда Э. Дарвина. Однако сам он всячески откешивался от влияния на него со стороны философии. Тем не менее многие полагают, что геологические и биогеографические данные, полученные в много-

летнем морском вояже, сыграли лишь роль ферментов в становлении Дарвина как эволюциониста (Browne, 1995), позволив ему выйти за пределы представлений, доминировавших в биологическом сообществе Англии. Именно в период 1836—1839 гг. Дарвин, по собственному свидетельству, потерял веру в божественное происхождение «Библии» (Дарвин, 1957), а далее все более и более сомневался и в существовании самого Бога.

Особую роль в становлении его эволюционных взглядов сыграло знакомство с концепциями английских политэкономов. Сам Дарвин указывал только на ключевое значение книги Т. Мальтуса о росте популяции человека в геометрической прогрессии, умолчав, однако, о влиянии труда А. Смита о разделении труда как основе богатства нации (Smith, 1776). Дарвин пришел к выводу, что экономический принцип разделения труда и специализации можно перенести в природу. Как до этого политэкономы показали, что промышленность развивается только тогда, когда происходит специализация, так и он предполагал, что за счет дивергенции видов и нарастающей специализации, идущих благодаря внутривидовой конкуренции, увеличивается биоразнообразие и достигается наиболее полное использование ресурсов. Подобные представления в конечном счете вполне согласовывались с лайеллевскими представлениями об экономике природы и балансе видов.

В широком контексте дарвиновского теоретизирования следует искать и его уверенность в том, что естественный отбор обуславливает прогресс в органическом мире, принимая тем самым один из основных постулатов классического катастрофизма. М. Рьюз (Ruse, 1996. Р. 169) всецело присоединился к мнению К. Маркса о том, что «гений Дарвина состоит в том, что он философию британской экономики, сердцевину которой составляет вера в прогресс, прямо перенес в органический мир». Многие из современных историков науки и эволюционистов уверяют, что при этом Дарвину пришлось строить свою теорию естественного отбора так, чтобы она казалась «соответствующей господствовавшей вере в прогресс» (Bowler, 1993. Р. 14), и поэтому в вопросе о том, что отбор ведет к прогрессу, он был наименее объективен (Gould, 1996). По мнению С. Гоулда, дарвиновские ремарки о прогрессе являются свидетельствами нашей «зависимости от понятия прогресса как социальной ценности», «его внутренней интеллектуальной борьбы» и «непрекращающейся войны логики теории с потребностями общества» (Там же. Р. 144—145).

На самом деле это не совсем так. Дарвин отрицал лишь телеологическую трактовку прогресса, представление о котором хоть и было связано с социально-культурным контекстом викторианской эпохи, но наполнено биологическим содержанием. Не разделяя биологический и морфофункциональный прогресс, как это позднее сделал А. Н. Северцов (1939), Дарвин употреблял понятие прогресса по крайней мере в трех смыслах: повышение уровня организации;

выживание наиболее приспособленных; наилучшее функционирование наиболее специализированных и дифференцированных органов (см. подробнее: Завадский, 1958; Миклин, 1983). Как показала недавно опубликованная Дж. Грином (Greene, 1999) его переписка с Ф. Г. Добржанским и Э. Майром по поводу его книги «Смерть Адама. Эволюция и ее воздействие на Западное мышление» (Greene, 1959), два «столпа» современного эволюционизма настаивали, что причины дарвиновского эволюционизма и прогрессивизма следует искать не в естественной теологии, не в экономике Англии. По их мнению, у Дарвина были веские научные основания писать о прогрессе в эволюции живого. С их позицией в целом солидаризируется и Ф. Айяла в рецензии на последнюю книгу Грина (Ayala, 2000).

Ни историки биологии, ни философы не сомневаются в том, что дарвиновская враждебность катастрофизму имеет глубинные основы, так как его геология сформировалась на основе трудов Лайеля и метода Геттона (Hodge, 1977), а «теория естественного отбора рождена в рамках униформизма» (Radick, 2000. P. 481).

3.3. От микросальтационизма к градуализму и неоуниформизму

Нет необходимости останавливаться на истории открытия Дарвином причин эволюции органического мира. Этот вопрос был уже рассмотрен подробно во многих работах (Kohn, 1980; Osvopat, 1981; Mayr, 1982a, 1983; Hodge, 1983; Oldroyd, 1984; Darwin Charles..., 1996). Первые этапы становления теории естественного отбора исследованы Я. М. Галлом (1987, 1988, 1993). В свете этих публикаций по-иному выглядят некоторые высказывания самого Ч. Дарвина о тесной связи его концепции с униформизмом Лайеля в первом издании «Происхождения видов». «Я очень хорошо вижу, что это учение об естественном подборе... может вызвать те же возражения, которые были в начале противопоставлены воззрениям сэра Чарльза Лайеля, на современные изменения земной поверхности как объяснения геологических явлений» (Дарвин, 1864. С. 76). Он выражал вместе с тем надежду, что подобно тому как со временем признали, что суммирование мелких изменений могли привести к образованию глубочайших речных долин и громадных горных кражей, так будет признан и естественный отбор, действующий путем «сохранения и накопления бесконечно малых наследственных видоизменений, выгодных для сохранения организма» (Там же). По мнению Дарвина, учение о естественном отборе «уничтожит веру в беспрепятственное творение новых организмов или во внезапные и значительные изменения их строения... как современная геология почти совершенно исключила такие гипотезы как прорывтие глубокой долины одной громадной волной» (Там же.

С. 77). Из этих выдержек с очевидностью явствует, что Дарвин считал учение о естественном отборе униформистским по своей сути.

В чем же причина этого сходства эволюционного подхода к геологическим и биологическим процессам. Наиболее простое объяснение заключается в том, что Дарвин, будучи сторонником учения Лайеля, перенес его принципы в биологию. Так, А. Д. Некрасов, рассмотрев теоретические и фактические предпосылки возникновения теории естественного отбора, пришел к выводу, что идеи униформизма оказались чрезвычайно плодотворными для биологии

(1939). По его мнению, униформизм является общетеоретической основой учения Дарвина. А. А. Парамонов также считал, что «Дарвин по своим воззрениям был ближе к униформистской точке зрения, согласно которой эволюция лика земли и организмов во все времена подчинялась одним и тем же законам» (1945. С. 143). Позднее он, правда, признавал, что в работах Дарвина имеются определенные зачатки мыслей об «эволюции самих законов эволюции» (1967), что, конечно, противоречило основному постулату униформизма. По мнению К. Гюнтера (Günther, 1967), именно использование Дарвином принципа униформизма способствовало утверждению эволюционных представлений в биологии. В. Циммерманн (Zimmermann, 1954) считает, что перенесение принципов униформизма в биологию сыграло решающую роль в раскрытии причин эволюции и привело к созданию «Происхождения видов». Близки к этой точке зрения А. Урбанек (Urbanek, 1973) и М. Рюз (Ruse, 1981, 1999), которые считают, что Лайель был не просто вдохновителем дарвиновской теории, но что дарвиновская революция в биологии с методологической точки зрения является экстраполяцией принципов униформизма Лайеля на органический мир.

Подобные взгляды совпадают с оценкой С. Гулда, который ставил знак равенства между униформизмом и градуализмом. «Дарвин, — подчеркивает он, — писавший обычно без ложной скромности, заявлял, что половина его работы вышла из головы Лайеля. Среди ключевых моментов дарвиновского мышления видное место занимала нерушимая вера в градуализм, которая для него была не



Чарлз Роберт Дарвин

менее важной, чем глубокое убеждение в силе естественного отбора» (Гулд, 1986. С. 27).

Однако, по нашему мнению, сравнительный анализ дарвиновских представлений о характере преобразований, происходящих или путем внезапных изменений, или постепенных, градуальных изменений, не подтверждает тезис о якобы механическом переносе принципов униформизма в биологию. При разработке теории естественного отбора Дарвин не шел по пути простых экстраполяции. Его уверенность была обусловлена тем, что установленные им факторы и причины эволюции, равно как и сформулированные им теоретические обобщения обладали сходством с принципами униформизма.

Но к таким выводам Дарвин пришел далеко не сразу. Более того, первые шаги в разработке идеи эволюции органических форм он делал не в направлении униформистских воззрений Лайеля, а в духе взглядов последнего на причины появления видов. Но если Лайель, оставаясь на позициях креационистского микросальтационизма, обходил молчанием вопрос о причинах появления новых видов, то Дарвин усматривал их в резких скачках. Впервые это суждение высказано в его записной книжке, датируемой, по мнению Н. Бартло (Соболь, 1959. С. 371), последними месяцами кругосветного путешествия. Обращая внимание на ощутимые различия между симпатрическими видами южноамериканских страусов, разделенных нейтральной зоной, он пришел к выводу о возможности перехода одних видов в другие (Дарвин, 1959а). Допустив изменения видов в пространстве, он считал возможным говорить и о их преобразовании во времени. Между различными видами современных и вымерших гуанако, по его мнению, существовали те же отношения, что и между патагонским и ла-платовским страусами, которые хоть и незначительно, но все же четко отличаются друг от друга по размерам.

На появившихся в недавние геологические времена вулканических островах, по словам Дарвина, должны были быть «созданы (для данного острова) растения...» (Там же. С. 66). Допуская акты творения для небольшой территории, он считал вполне оправданным распространить подобный механизм формирования специфической фауны на такие крупные биогеографические регионы, как Австралия. «...Если это (возможно) для таких ничтожно малых пунктов (суши), а также для любой горы, то было бы ошибочным удивляться в меньшей степени новым (актам) творения на обширных (областях суши)...» (Там же). В то же время он считал необходимым указать на связь вновь созданных форм на вулканических островах с животным миром близлежащих материков. «И все же новые (акты) творения испытывают на себе распространяющееся как из центра влияние соседнего материка, словно любое сотворение (форм) в пределах определенной области должно иметь свой особый характер» (Там же).

Предлагаемый им механизм перехода одного вида в другой не оставляет сомнения, что в самый начальный период формирования, или точнее зарождения эволюционных взглядов Дарвин не только не был униформистом, как он позднее пытался уверить своих читателей, и в чем сумел убедить многих историков науки (см., например, Джэд, 1924; Ghiselin, 1969; Ruse, 1981), но, напротив, начинал двигаться в антиуниформистском направлении. Для него «древние виды (переходили в позднейшие); но не постепенное изменение, или перерождение (degeneration) под влиянием обстоятельств: если один вид изменяется в другой, то это должно происходить путем скачка, иначе вид может погибнуть... Сам по себе переход (видов) друг в друга не обнаруживает постепенности» (Дарвин, 1959а. С. 66).

Интересны основания, по которым Дарвин в тот момент отвергал возможность постепенного преобразования видов. Он считал, что в противном случае «вид может погибнуть». Таким образом, пространственный или временной ряд близких видов был для Дарвина в 1836 г. цепью сходных, но все же различных видов, созданный повторным актом творения или же путем неких внезапных скачков, позволяющих новой форме сразу приобрести приспособленность к изменившимся условиям, или же, говоря современным языком, — одним скачком перейти в новую адаптивную нишу. Нет сомнений, что эти взгляды близки к воззрениям будущих оппонентов Дарвина (Э. Зюсса, А. Келликера, С. Майварта и др.), доказывавших ведущее значение скачковых преобразований в эволюции органического мира.

Мы не будем специально останавливаться на анализе эволюции взглядов Дарвина. Как установлено, на ранних этапах становления своей концепции (1837—лето 1838 гг.) Дарвин перебрал практически все возможные варианты объяснений, включая скачкотворение и элементы механоламаркизма. Были опробованы и некоторые положения, вошедшие впоследствии в теоретический каркас неокатастрофизма. В его работах было приведено немало фактов, свидетельствующих о возможности внезапных преобразований органических форм.

Публикация «Красной записной книжки» Дарвина (Darwin, 1980) позволила уточнить начало цепи явлений, приведших его от зарождения идеи о возможности изменения видов друг в друга к публикации «Происхождения видов». По мнению Я. М. Галла (1987, 1988, 1993), эта книжка была написана в конце марта 1837 г. Особое внимание исследователей привлекла запись, которая в целом повторяет заметку, относящуюся к 1836 г. В ней Дарвин вновь утверждает, что изменение видов «должно происходить путем скачковой или же вид должен погибнуть» (Darwin, 1980. Р. 66). По его мнению, скачковые преобразования возникают во время полового размножения, а асексуальное размножение способствует многократному воспроизведению новой формы. Это высказывание Дарвина было оценено

рядом авторов (Kohn, 1980; Мауг, 1982а, 1983), как решающее доказательство того, что весной 1837 г. он двигался в антилайельском направлении. Но с такой оценкой нельзя согласиться, так как в ней упускается существенное различие между взглядами Лайеля в области геологии и биологии. Выше уже было показано, что они были в значительной степени противоречащими друг другу. Если в области геологии Лайель стоял на позициях униформизма, основанного на признании ведущего значения мелких, постепенных изменений, то при объяснении причин появления новых видов он был микросальтационистом. Порвав с креационизмом Лайеля, Дарвин не сразу освободился от сальтационистских идей. В этом он все еще оставался правоверным сторонником Лайеля и его естественной теологии.

В записной книжке по трансмутации видов (июль 1837—февраль 1838 гг.) Дарвин не раз обращался к вопросу о путях формирования симпатрических видов. Мысль о возможности внезапного видообразования, по-прежнему, привлекала его. Характер изменения видов при переходе из одного климата в другой позволял предположить, что виды «переходят друг в друга, ...что изменение было достигнуто сразу, — получилось нечто вроде разновидностей; в этом случае, видимо, не каждая ступень ...осуществляется?» (Дарвин, 1959б. С. 92). И уже на самой последней странице этой записной книжки Дарвин вновь задает вопрос: «Не происходит ли образование разновидностей путем скачка?» (Там же. С. 127).

В литературе до сих пор существуют две крайних точки зрения на становление и развитие взглядов Дарвина на эволюцию, каждая из которых, по мнению Э. Майра (Мауг, 1982а), является ошибочной. Согласно первой, Дарвин сразу стал селекционистом, как только произошло его превращение в эволюциониста. Суть другой состоит в утверждении, что он до конца своей жизни постоянно менял свои взгляды и в итоге полностью отошел от первоначальной теории. Истину позволили установить недавние исследования записных книжек и рукописей Дарвина, показавшие, что в период от 1837 до 1838 гг. «Дарвин последовательно воспринял и отверг целую серию теорий, но на протяжении дальнейшей жизни он более или менее придерживался общей теории, которую он создал к 1840 г., хотя и вносил в нее кое-какие изменения относительно значимости определенных факторов эволюции» (Там же. Р. 440). Фактически и в шестом издании «Происхождения видов» и в «Происхождении человека» сохраняется единство с «Очерком 1844 года» (The Origin..., 1959).

В этом наброске своей теории Дарвин вполне уверенно писал о возможности скачкообразного возникновения новой формы. «Как при одомашнивании без всякого непрерывного отбора могут происходить видоизменения строения, которые человек находит очень полезными или любопытными... так и в природе некоторые небольшие изменения, по-видимому прекрасно приспособленные

для известной цели, возникали, может быть вследствие случайностей в воспроизводительной системе и сразу размножались без продолжительного отбора мелких отклонений в этом направлении» (Дарвин, 1939б. С. 159). Отмечал он и большую эффективность суммации скачков («sports») по сравнению с селекцией мелких изменений (Там же. С. 188—189).

В то же время ведущую роль Дарвин стал отводить суммации мелких изменений. Именно в этом механизме он усматривал возможность устранить любые возражения против теории естественного отбора. В письме к А. Грею от 5 сентября 1857 г. он уверял: «Самые резкие возражения устраняются положением: „Природа не делает скачков“ ...Медленность изменений, а также тот факт, что только незначительное число особей изменяется одновременно, послужат ответом на другие. Крайняя неполнота нашей геологической летописи ответит на остальное» (Дарвин, 1950. С. 90).

Эта позиция была четко выражена и в первом издании «Происхождения видов». Правда, и здесь он не отрицал априорно возможность резких изменений органических форм, однако, главный упор делал на постепенность эволюции и суммацию мелких изменений. Более того, он признавал: «Если бы можно было доказать, что существует какой-либо орган, который никак не мог бы сложиться через многочисленные, последовательные, легкие видоизменения, моя теория окончательно бы рушилась» (Дарвин, 1864. С. 153). Но с гордостью добавлял: «...я не могу отыскать такого случая» (Там же). Ссылаясь на высказывание А. Мильн-Эдвардса о щедрости природы на разнообразие, но скупости на нововведения, Дарвин задавал риторический вопрос: «Почему бы природе не сделать скачка от одного органа к другому?» (Там же. С. 157). И сам же отвечал на него: «По теории естественного подбора, нам понятно отсутствие скачков, ибо естественный подбор может действовать только пользуясь легкими, последовательными уклонениями; природа не может сделать скачка, ибо может двигаться лишь самыми мелкими, медленными шагами» (Там же). Отсюда видно, что по сути дела он уже не находил места сальтациям в своей эволюционной концепции.

Приверженность Дарвина идее постепенности эволюции вызвала резкие возражения со стороны многих его современников, в числе которых оказался и его верный последователь Т. Гексли. Накануне выхода в свет «Происхождения видов» он прочитал сигнальный вариант и в письме от 23 февраля 1859 г. указал, что Дарвин «создал для себя ненужную трудность, приняв столь безоговорочно тезис: „Natura non facit saltum“» (Huxley T. 1900. Vol. 1. P. 189). Для него дополнительной сложностью было утверждение, что разрывы между современными видами и ископаемыми формами можно объяснить только действием естественного отбора. Гексли советовал Дарвину не связывать теорию естественного отбора с ложной верой в постепенность преобразований, поскольку она

прямо не связана с проблемой темпов эволюции. Согласно Гексли, теория естественного отбора требует только, чтобы новые виды не возникали сразу. В последнем случае была бы непонятна аккумулярующая и творческая роль отбора. Однако он не усматривал в теории отбора каких-либо принципиальных противоречий с представлением о возможности быстрых изменений в течение промежутков времени, кратких по сравнению со средней продолжительностью существования видов.

Несколькими месяцами позднее в письме к Ч. Лайелю от 25 июня 1859 г. Гексли четко выразил свою позицию, которой он оставался верен до конца жизни. Возражая Лайелю, что трансмутационная теория не может объяснить разрывы между современными и вымершими видами, Гексли писал: «Фиксированные и определенные ограничения для вида, рода и более крупных групп кажутся мне вполне совместимыми с теорией трансмутаций. Другими словами, я думаю, что трансмутация может иметь место без постепенных переходов. Предположим, что экстремальные условия, воздействуя на вид А, порождают новый вид Б: различия между видами определяются сдвигом, который может быть назван А—Б. Сейчас у меня нет фактов, доказывающих, что разрыв между двумя видами с необходимостью должен быть заполнен серией форм, каждая из которых была бы некоей фракцией перехода от вида А к виду Б. Напротив, история анконской овцы показывает, что новая форма появляется сразу в готовом виде» (Huxley, 1900. Vol. I. P. 185). Приведя еще ряд подобных соображений общего порядка, он приходит к выводу: «Природа делает скачки» («Natura facit saltum») (Там же. P. 186).

Письма Дарвина 1860—1862 гг. показывают, как он воспринял критику Гексли и других авторов, обвинявших его в недооценке возможности скачковых изменений. Прежде всего он попытался как-то обдумать возражения У. Гарвея, который описал *Vegonia frigida* с гермафродитными цветками и подпестничковым околоцветником. Описанная им форма резко отличалась от нормальной бегонии и, по утверждению Гарвея, могла служить началом для самостоятельного отряда. Подобный случай рассматривался им как опровержение теории естественного отбора, так как в ней отрицается возможность происхождения видов путем скачков. Такие примеры, по мнению английского ботаника, окончательно сокрушают теорию естественного отбора.

Эти возражения очень взволновали Дарвина. Вновь и вновь он обращается к примеру с бегонией. В письме к Гукеру в феврале 1860 г. он жалуется: «...выпад Гарвея против моих постоянных разговоров о неумовленных постепенных переходах — довольно чувствительный удар: и, конечно, я не ожидал обвинения в том, что я не принял во внимание внезапных и достаточно резких изменений в природном состоянии (выделено нами — Э. К.). Понадобится гораздо больше доказательств, чтобы заставить меня допустить, что

формы менялись путем скачков» (Дарвин, 1950. С. 121). Дарвин настойчиво ищет контраргументы. 23 февраля он пишет Лайелю, что «мы не знаем, размножался ли бы урод Гарвея» (Там же. С. 125). Несколькими днями ранее (18 февраля) Ч. Дарвин отметил, что утверждение Гарвея кажется ему весьма «странным, он предполагает постоянство уродств, тогда как уродства обычно ведут к бесплодию и не часто наследуются» (Там же. С. 122). Однако он вполне допускает правоту критики Гарвея, оправдывая свою позицию лишь осторожностью при обсуждении возможности крупных и внезапных изменений. Вновь к примеру Гарвея Дарвин вернулся в «Изменении домашних животных и культурных растений», утверждая, что данное изменение у бегонии не может считаться «уродством, потому что аналогичное строение нормально встречается в других отрядах, например, Saxifragae и Aristolochiaceae» (Дарвин, 1951. С. 393).

Реагируя на статью Парсонса, Дарвин вновь подчеркнул, что «много размышлял о возможности возникновения благоприятствующих уродств... Я, конечно, не имею возражений против этого, поистине это было бы большой помощью, но я не коснулся этого вопроса, ибо после долгих усилий не мог найти ничего, чтобы убеждало бы меня в вероятности подобных случаев» (Дарвин, 1950. С. 135). И здесь он указывает на сложность и удивительную слаженность адаптаций во всем строении и жизнедеятельности организма, «чтобы поверить в его внезапное возникновение...» (Там же). И вновь следует ссылка на склонность уродств к бесплодию или же на ненаследственный характер этих уродств. Допуская, что у домашних животных человек может сохранить резкие изменения в строении, он начисто отвергает рассуждения Парсонса о возможности внезапного возникновения рыбы из ракообразных.

В письме к Дарвину от 17 марта 1862 г. Дж. Гукер вновь обратил его внимание на замечание Гексли о том, что нельзя недооценивать роль скачковых изменений в эволюции. Правда, сам он не был полностью уверен в справедливости упреков Гексли, так «saltus в отношении индивидуумов не является saltus в отношении видов... хотя, возможно, при современном состоянии науки это была бы весьма односторонняя аргументация» (цит. по: Дарвин, 1950. С. 325). Отвечая на это письмо, Дарвин подчеркнул, что аргументация относительно скачков не могла его поколебать, так как он не писал о скачках, «не вникнув серьезно и тщательно во все случаи сходства нормальных структур у животных с уродствами, появляющимися per saltum (путем скачка)» (Там же. С. 158).

Весьма озадачил Дарвина и факт, приведенный в книге О. Гера «Ископаемая флора Арктики» (Heer, 1868). Он сознавал, что данные о внезапном появлении двудольных в верхнем мелу не укладываются в рамки развиваемых им взглядов о «крайней постепенности эволюции» и надеялся, что в нижнем мелу все же будет

найден хотя бы одно покрытосеменное, тогда как внезапное появление их в середине мела можно объяснить выходом из какой-то ранее изолированной области и победой в конкуренции с голосеменными. Он писал Гееру: «Как ни многочисленны поразительные открытия в геологии, сделанные за последние полстолетия, я полагаю, ни одно не превосходит по интересу Ваши данные о ранее существовавших в арктических областях растениях» (Там же. С. 241). Такая оценка особенно важна, так как Дарвин признавал, что именно эти данные противоречат его взглядам. Выдвинутые Ф. Дженкиным аргументы о неизбежном исчезновении при скрещивании единичных изменений, видимо, окончательно убедили Дарвина в том, что именно мелким индивидуальным различиям принадлежит величайшая роль в эволюции (Дарвин, 1950. С. 217; 1939в. С. 335—336).

Таким образом, Дарвин довольно быстро перешел от сальтационизма к градуализму. Внешне он весьма внимательно относился к критическим замечаниям Гексли, Гарвея, Парсонса, Геера и других и даже каялся в недооценке роли внезапных изменений в эволюции. Но в шестое издание «Происхождения видов» он включил совершенно новый параграф, из которого отчетливо видно, что для него значение крупных изменений становилось все более и более проблематичным. Он считал сомнительным, что внезапные отклонения в строении, которые иногда наблюдаются у домашних животных могли сохраняться и умножаться в природных условиях. Любопытно, что приводимая здесь аргументация прямо противоположна его высказываниям 30-х гг. Если тогда Дарвин считал, что только внезапные изменения могли обеспечить возникновение гармоничной, хорошо приспособленной новой формы, то теперь он, напротив, уверял, что лишь медленные постепенные изменения обеспечивают выработку новых адаптаций. «Почти каждая часть органического существа так прекрасно прилажена к сложным условиям его жизни, что кажется столь же невероятным, чтобы она внезапно возникала такой совершенной, как невероятно предположение, что какой-нибудь сложный механизм был изобретен человеком прямо в своей самой совершенной форме» (Дарвин, 1939в. С. 300—301). В знаменитом примере возможного механизма образования двух разновидностей волков Дарвин специально подчеркивал, что речь идет «о самых легкоподвижных особях волков, а не о сохранении какой-нибудь резко выраженной вариации» (Там же. С. 335).

Далее мы подробнее остановимся на причинах, приведших Дарвина от сальтационизма к твердому убеждению в ведущем значении постепенных (градуальных) изменений в эволюции. Здесь же отметим только, что этот переход был обусловлен не механическим следованием Лайелю и не простым переносом принципов униформизма в биологию, а самой логикой развития и обоснования теории естественного отбора.

3. 4. Особенности дарвиновского униформизма и градуализма

Приверженность Дарвина униформизму обусловлена тем, что установленные им причины эволюции соответствовали униформистским принципам. Сформулировав гипотезу о борьбе за существование и естественном отборе как причинах видообразования и эволюции в целом, Дарвин попытался исследовать пространственные и временные границы их действия. Но отсутствие экспериментальных данных о действии отдельных факторов и причин эволюции, равно как и прямых доказательств избирательного действия борьбы за существование в природных условиях, затрудняло это исследование. В то время имелись только отрывочные наблюдения за результатами некоторых простейших случаев борьбы за существование. Преобладали общие рассуждения, больше опиравшиеся на логические построения, чем на результаты наблюдений, а тем более — на экспериментальные исследования. В распоряжении Дарвина были только косвенные данные в пользу реального существования естественного отбора.

По мнению Дарвина, еще О. Декандоль, Ч. Лайель и У. Герберт доказали всеобщность борьбы за существование в органическом мире. К такому же выводу пришел он и сам, опираясь на скудные ресурсы науки его времени. В его распоряжении не было количественных данных, уточняющих любой обсуждавшийся им пример. Так, он не мог привести чисел, подтверждающих наблюдение, что зрелости достигает лишь небольшая часть семян и о зависимости этого от истребления их различными животными — насекомыми, клещами, моллюсками (или от вытеснения конкурирующими видами или особями своего же вида). В таком же духе Дарвин описывал разные случаи, иллюстрирующие зависимость организма от других живых существ и от условий внешней среды — например то, что гибель мелких млекопитающих и птиц зависит от пищевых ресурсов, от хищников и от эпизоотий. Дарвин доказал всеобщий для органической природы характер противоречивых взаимодействий живого с живым (хищников с жертвами, продуцентов с консументами, паразитов с хозяевами, конкуренции за пищу, пространство, место для размножения). Он неоднократно подчеркивал также, что каждое из органических существ «в каком-нибудь возрасте, в какое-нибудь время года, в каждом поколении или с перерывами вынуждено бороться за жизнь и подвергаться значительному истреблению» (1939в. С. 326). Данные палеонтологии, по мнению Дарвина, свидетельствуют о том, что борьба за существование действовала на протяжении всей истории живого, так как «обитатели мира в каждый последовательный период его истории побеждали своих предшественников в борьбе за жизнь» (Там же. С. 562).

В распоряжении Дарвина не было прямых доказательств существования естественного отбора. Его выводы базировались на

косвенных данных. Уже начиная характеристику естественного отбора, Дарвин привел несколько «воображаемых примеров» для того чтобы подчеркнуть, что он действует и у млекопитающих, и у насекомых, и у цветковых растений. Разбирая различные возражения против теории естественного отбора, Дарвин показывает, что его действием можно объяснить формирование самых разнообразных структур и самых разнообразных функций в различных таксономических группах, начиная с низших многоклеточных (мшанок) и кончая высшими позвоночными (птицами и млекопитающими). Действием отбора он объяснял адаптивную организацию мшанок, морских звезд и морских ежей, офиур и голотурий, совершенство органов дыхания и зрения у головоногих моллюсков, конечностей ракообразных, сложных инстинктов насекомых, строение органов дыхания и зрения у наземных позвоночных, крыльев птиц, млечных желез млекопитающих и т. д. Дарвин обсуждал также возможность формирования под влиянием естественного отбора специфических особенностей насекомоопыляемых растений и движений у вьющихся растений. В итоге он пришел к выводу, что строение и функции всех живых организмов нужно рассматривать как «следствие одного общего закона, обуславливающего прогресс всех органических существ, именно — размножения, изменения, переживания наиболее сильных и гибель наиболее слабых» (Дарвин, 1939в. С. 485). Тем самым он полагал, что естественный отбор действовал на всех этапах исторического развития живого, так как «...основные и руководящие факты палеонтологии удивительно согласуются с теорией происхождения путем изменений через образование разновидностей и естественный отбор» (Там же. С. 561).

Изучение антропогенеза также показывало, что изменение физических и умственных свойств предков человека вызваны «прямо или косвенно, теми же самыми общими причинами и подчинены тем же самым общим законам, как и у низших животных» (Дарвин, 1953. С. 171), так как «древние прародители человека... должны были подвергаться по времени борьбе за существование, а следовательно, подлежать суровому закону естественного отбора» (Там же). И наконец, Дарвин показал сходство механизмов действия естественного и искусственного отбора при сопоставлении процессов эволюции, управляемых волей человека и идущих в «дикой» природе (неопределенная изменчивость как исходный материал; возможность суммации наследственных изменений, т. е. аккумулирующая функция отбора; постепенность действия и т. д.). В итоге он пришел к выводу, что «нет никакого основания, чтобы принципы, столь действенные при одомашнивании, не могли бы проявить свое действие и в природе» (Дарвин, 1939в. С. 649—650). В то же время он не раз подчеркивал, что естественный отбор по эффективности превосходит искусственный в несколько раз (R. A. Richards, 1997).

Таким образом, предполагая всеобщность установленных им причин эволюции (борьбы за существование и естественного отбо-

ра), Дарвин имел основание считать свою концепцию униформистской. Предположение о всеобщности причин опиралось на самый разнообразный материал.

Выше мы отметили основные черты эволюции взглядов Дарвина от сальтационизма к градуализму. Допуская возможность скачкообразного возникновения нового вида и большую эффективность суммации таких скачков по сравнению с селекцией мелких изменений, Дарвин уже в 1842 г. вынужден был признать, что «возможность отбора требует совершенной постепенности» (1939а. С. 89). Правда, он признавал, что знание о «постепенных переходах, которыми каждый отдельный орган и каждое отдельное животное с его агрегатом органов достигло своего теперешнего состояния, вероятно, никогда не будет достигнуто» (Там же). Более того, Дарвин осознавал, что «В некоторых случаях постепенные переходы невозможны, — таковы позвонки... Обращаясь к целым животным, — летучая мышь организована не для летания. Предположим, что перед нами летучая рыба и что ни одна из наших теперешних так называемых летучих рыб не сохранилась, кто бы мог угадать промежуточные привычки» (Там же). Однако он надеялся, что можно представить себе промежуточные формы, связывающие древнейших простых обитателей Земли с современными организмами. «...Посредством процесса постепенного отбора бесконечно малых изменений развилось бесконечное число самых прекрасных и самых изумительных форм» (Там же. С. III).

Эти предположения Дарвин подкреплял данными палеонтологии о постепенном характере замещения многих форм в третичных отложениях и данными биогеографии о постепенном изменении видового состава растений и животных на границах географических зон (Там же. С. 93—100). Целесообразность строения организмов и их совершенная приспособленность к внешней среде истолковывались Дарвином как веское доказательство того, что именно мелкие индивидуальные изменения служат основным материалом для эволюции, а резкие крупные изменения, как правило, должны отмечаться отбором. Большая сложность и целостность организмов также не позволяла ожидать, что крупные изменения могут иметь в эволюции существенное значение, так как они, как правило, ведут к дисгармонизации жизненных процессов. В пользу постепенного преобразования свидетельствовала и взаимоприспособленность видов, составляющих единую экологическую систему. Внезапное появление новых форм неизбежно порождало бы угрозу сбалансированным и отрегулированным биотическим взаимодействиям. Дарвин оставался верен идеям естественной теологии и баланса природы, усвоенным им в молодости от Пейли и Лайеля (R. J. Richards, 1997).

Выше уже отмечалось, что в ходе разработки гипотезы естественного отбора Дарвин все более убеждался в том, что преобразующая роль отбора осуществляется путем суммирования именно

мелких полезных вариаций. По его мнению, взаимоотношения в органическом мире столь тонко сбалансированы, что появление малейших изменений в строении и функциях животных и растений, дающих преимущество какой-либо особи, может перетянуть «тонко уравновешенную чашу весов» и они могут сразу же подхватываться естественным отбором. Он описал немало случаев «скачковой изменчивости», т. е. внезапного возникновения таких форм, как черноплечий павлин, мошанская и анконская овцы, рогатый скот ньята, однолистная земляника, гладкокожие персики, бегония фригида, таксы, мопсы, коротконогие и курчавые куры, короткоклювые турманы, крючкоклювые утки и т. д. Приводил он примеры резких изменений и отдельных признаков (например, полидактилия). Им был собран настолько обширный материал о внезапных изменениях, что долгое время его критики — сальтационисты — использовали в своих построениях данные, заимствованные у самого же Дарвина.

Дарвин, однако, подчеркивал, что даже в селекционной практике новые породы возникли внезапно лишь в небольшом числе случаев (1951. С. 765), и считал маловероятным, чтобы в природе такие резкие и внезапные изменения могли служить материалом для эволюции. Вот почему он почти на каждой странице «Происхождения видов» и «Изменения домашних животных и культурных растений» снова и снова указывал на постепенность действия естественного отбора. «...Естественный отбор действует исключительно путем накопления незначительных последовательных, благоприятных изменений... он и не может производить резких, значительных или внезапных видоизменений; он подвигается только короткими и медленными шагами» (1939в. С. 652). «...Виды обычно возникают вследствие естественного отбора крайне слабых различий» (1951. С. 766).

Выступления А. Келликера, У. Гарвея, О. Геера, Т. Гексли, С. Майварта и др. с сальтационистскими утверждениями о возможности внезапных «перечеканок» органических форм побудили Дарвина в шестом издании «Происхождения видов» особенно подчеркнуть постепенность эволюции и повторить несколько раз формулу Лейбница «*Natura not facit saltum*» (см.: Дарвин, 1939в, 1951).

Но Дарвин не отрицал а priori возможности видообразования путем «инопорождения» или через «перечеканку» форм. Именно анализ громадного материала позволил ему сформулировать вывод о маловероятности такого способа видообразования. Эти доводы можно суммировать в следующих пунктах (Завадский, Колчинский, 1977).

1. Культурные формы в целом более изменчивы, чем дикие, и поэтому вряд ли в условиях дикой природы могли достаточно часто встречаться такие изменения, какие встречаются у культурных форм.

2. Резкие изменения у культурных форм единичны и встречаются редко. Они требуют специальной заботы и охраны. В противном случае они легко теряются. Кроме того, многие из таких изменений являются не новообразованиями, а возвратом к предковым формам.

3. О постепенном характере видообразования свидетельствует тот факт, что виды крупных родов сходны между собой в большей степени и имеют больше разновидностей, чем виды малых родов. Виды крупных родов собраны в небольшие группы, подобно тому, как разновидности группируются вокруг типичных видовых форм.

4. Внезапные превращения видов должны были отразиться в эмбриональном развитии, однако, известно, что конечности млекопитающих в раннем эмбриональном периоде не различаются между собой и дифференцируются в дальнейшем путем нечувствительных переходов. Отсутствие следов внезапных превращений в эмбриогенезе свидетельствует о том, что каждая деталь в строении организмов развивалась постепенно, путем суммации изменений, как правило, на заключительных этапах эмбриогенеза. Этим объясняется и сходство ранних стадий эмбриогенеза современных организмов с формами древних представителей того же типа и класса.

5. Невозможно допустить, что многочисленные взаимоприспособления частей организмов и целых организмов к окружающим условиям возникли внезапно, не снизив резко при этом общей приспособленности организма.

6. Нет никаких свидетельств о том, что внезапные изменения одновременно могли захватить большое число особей, а в противном случае они были обречены на исчезновение при скрещивании с нормальными особями.

Последнее суждение Дарвина вызвано отсутствием знаний о дискретном характере генетической изменчивости и возражениями Дженкина о заблуждающем эффекте скрещивания. В догенетическую эру, рассуждая о наследственной изменчивости как источнике действия естественного отбора, Дарвин ничего не мог сказать ни о ее материальных основах, ни о законах наследования. Как справедливо указывал Дж. Хаксли, если бы Дарвин знал о работах Г. Менделя, то он вполне мог бы впасть в заблуждения, подобные раннему мутационизму Г. де Фриза, абсолютизовавшего роль крупных изменений в эволюции (Huxley, 1958).

Обсудив все доводы С. Майварта (см. следующую главу) в пользу скачкообразного происхождения видов, Дарвин в конечном счете сделал окончательный вывод: «Допустить все это, мне кажется, значило бы перейти в область чудесного, покинув область Науки» (Дарвин, 1939в. С. 458).

Дарвин считал верным также и принцип непрерывного действия факторов и причин развития, введенный Лайелем: «Выражаясь метафорически, — убеждал он, — можно сказать, что есте-

ственный отбор ежедневно и ежечасно расследует по всему свету мельчайшие изменения. отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно и невидимо, где и когда бы не представился к тому случай, над усовершенствованием каждого органического существа в связи с условиями его жизни, органическими и неорганическими» (Там же. С. 330).

Таким образом, разрабатывая учение об естественном отборе, Дарвин установил три главные его особенности.

1. Универсальность механизма отбора для живой природы.
2. Медленность и постепенность действия.
3. Суммирование мелких изменений как главный способ преобразования органических форм.

Это соответствовало основным принципам униформизма, сформулированным Лайелем. В то же время Дарвин установил факты и сформулировал обобщения, которые объективно выводили теорию естественного отбора за рамки классического униформизма. Более того, ему принадлежат суждения, которые не только противоречат постулату униформизма о неизменности факторов и причин эволюции, но и приближают его воззрения к концепциям катастрофистского толка. Прежде всего это проявилось в представлениях о появлении качественно новых форм естественного отбора, об изменении в интенсивности действия общих факторов и причин эволюции, о неравномерности темпов эволюции, о существовании прогрессивной линии в развитии, о его необратимости.

Дарвин не только открыл существование полового отбора, но и указал, что по механизму своего действия он представляет собой особую форму естественного отбора. Он поставил вопрос о распространении этой формы отбора и отметил, что на какой-то «...поздней ступени органической лестницы прекращается действие этого закона» (Дарвин, 1939в. С. 334). Главную роль в становлении человеческого общества Дарвин отводил таким формам внутривидовых отношений, как кооперация и сотрудничество, и таким формам отбора, при которых сохраняются признаки, полезные для других особей данной группы. Дарвин полагал, что именно благодаря этим формам борьбы за существование и естественного отбора происходило не просто становление характеризующих человека свойств, но и многих моральных и этических норм (Эфроимсон, 1995; Реппоск, 1995; Тиртон, 1999). «Между животными, выигравшими от жизни в сплоченных сообществах, те особи, которые находили наибольшее удовольствие в сообществах своих, всего легче избегали различных опасностей, тогда как те, которые мало заботились о своих товарищах и держались в одиночестве, погибали в большем числе» (Дарвин, 1953. С. 221). При этом особенности действия естественного отбора, по Дарвину, заключались в том, что сохранялись такие группы предков человека, в которых наиболее часто встречались особи с зачатками различных чисто человеческих свойств (смелость, альтруизм, доброта и т. д.). Таким образом, взгляды Дар-

вина на причины антропогенеза содержали предпосылки для признания изменений в процессе эволюции самих форм и направлений действия борьбы за существование и естественного отбора.

Дарвин отметил и существенные различия между искусственным и естественным отбором. Сущность этих различий в значительной степени обуславливалась тем, что естественный отбор осуществляется путем истребления менее приспособленных, в то время как искусственный отбор — путем выбора и сохранения наиболее полезных форм. Существуют и различия в исходном материале. Человек может использовать обитателей различных географических зон, он кормит одной пищей совершенно различные формы и подвергает их воздействию одних и тех же климатических условий. Он препятствует действию полового отбора у культурных форм, осуществляя строгий подбор производителей. «Исходной формой ему часто служат формы полууродливые или, по меньшей мере, уклонения достаточно резки, чтобы броситься ему в глаза или поразить его своей очевидной полезностью» (1939в. С. 330).

По сути дела Дарвин рассматривал искусственный и естественный отбор как различные формы, соединенные бессознательным отбором, возникшим в самом примитивном виде на заре цивилизации. В дальнейшем искусственный отбор стал применяться в форме «методического» отбора, основанного на целенаправленном поиске и размножении наилучших форм, на скрещивании вариантов, на многократной жесткой отбраковке и сохранении индивидов, способных не только улучшить данную породу животных или сорта растений, но и дать начало новой. Дарвин отмечал, что и методический отбор прошел несколько ступеней развития: массовый отбор; индивидуальный отбор производителей, наиболее удовлетворяющих целям работы, отбор с выбранными для скрещивания родительскими парами и изоляцией потомства; отбор, опирающийся на отдаленную гибридизацию, на знание законов наследственности и т. д.

Показав, что естественный отбор связан с бессознательным, а последний с методическим искусственным отбором, Дарвин, по существу, представил материал, свидетельствующий об изменениях самих причин эволюции. Все это работало в пользу вывода об изменчивой специфике движущих сил эволюции и ее влиянии на темпы эволюции.

Мы уже отметили, что основные факторы и причины эволюции — изменчивость, наследственность, борьба за существование и естественный отбор — Дарвин считал в принципе качественно неизменными на протяжении всей истории органического мира. Однако он не раз отмечал, что в процессе эволюции может происходить изменение интенсивности их действия. Наличие единых всеобщих факторов и причин эволюции, по мнению Дарвина, не означало абсолютной тождественности их проявления в разные

геологические эпохи, у различных таксонов и в различных физико-географических условиях.

Дарвин допускал возможность, что мир «в очень ранний период претерпевал более быстрые и резкие изменения своих физических условий, чем те, которые совершаются ныне; а эти изменения должны были вызвать в соответствующей степени и изменения у организмов, тогда существовавших» (1939в. С. 535). Эта мысль не только была созвучна представлениям катастрофистов об изменениях «творящей» силы, но по существу предвосхищала главную идею о затухании темпов преобразований, высказываемую неоднократно такими сторонниками неокатастрофизма и сальтационизма, как А. Виганд (Wigand, 1874), Н. Я. Данилевский (1885), Р. Маттей (Mathey, 1954), Дж. Броу (Brough, 1958) и др.

Дарвин обращал внимание и на существенные различия между высшими и низшими организмами в формах и амплитуде наследственной изменчивости. На интенсивность действия причин эволюции определенное воздействие оказывает и географический ареал. Он не раз указывал на благоприятные условия для видообразования на небольших изолированных островах. Биогеографическое видообразование играло особую роль в теории естественного отбора Ч. Дарвина и А. Уоллеса. Последний признавал большую роль тектонических событий в происхождении островной фауны, но, как и Дарвин, не мог допустить их прямого воздействия на эволюцию видов (Oosterzee, 1997).

Отсутствие возможности для объективного сравнения темпов образования новых форм на островах и материках заставляло Дарвина скептически относиться к предположению о более высоких темпах эволюции изолированных форм. Он склонялся к выводу, что «хотя небольшие изолированные ареалы в некоторых отношениях были крайне благоприятны для образования новых видов, но тем не менее в обширных ареалах изменения в большинстве случаев совершались быстрее...» (Дарвин, 1939в. С. 347). Особенно важным был тот факт, что образовавшиеся в более сложных сообществах, характерных для обширных ареалов, новые виды являются более конкурентоспособными, что проявляется в их широком расселении и образовании новых форм.

Разбирая условия, благоприятствующие или препятствующие действию естественного отбора, Дарвин отмечал, что к их числу относятся частота возникновения неопределенных наследственных изменений, численность вида, степень родственности скрещивания, способ и степень изоляции (Там же. С. 344—346). Каждому подлинному «нововведению», по мысли Дарвина, предшествует большой размах изменчивости данного органа у многочисленных близкородственных форм. Этот орган различно выражен, то более, то менее совершенен, пока не появляется уже в форме, встречающейся у высших представителей данной группы. Широкий размах изменчивости, предваряющий нередко возникновение нового орга-

на, создает впечатление постепенности любого новообразования. При этом Дарвин в выражение о том, что природа не делает скачков вкладывал прежде всего тот смысл, что новый орган, свойственный группе животных, не мог появиться лишь у единственной особи, внезапно, без всяких переходов, без варьирования его строения и функций у родственных форм. В этом нельзя видеть априорное отрицание возможности появления крупных изменений как исходного материала для действия отбора.

Дарвин в целом разделял мысль Лайеля о ведущем значении медленных и постепенных изменений. Естественный отбор, подчеркивал Дарвин, «не может делать внезапных больших скачков, а всегда продвигается короткими, верными, хотя и медленными шагами» (Там же. С. 343). Но он не соглашался с положением о равномерности темпов эволюции (Зеликман, 1957; Колчинский, 1973в; Орлов, 1975). Так, в геологических главах «Происхождения видов» он писал: «...виды, относящиеся к различным родам и классам, изменялись неодинаково быстро и не в одинаковой степени» (Дарвин, 1939в. С. 539), а обитатели суши изменялись, по-видимому, быстрее, чем морские организмы. Допускал он также, что в различные геологические эпохи темпы эволюции были неодинаковыми.

Неравномерность темпов эволюции Дарвин объяснял неодинаковой высотой организации эволюирующих организмов, своеобразием комплекса абиотических и биотических условий на отдельных этапах истории органического мира. Более высокий темп эволюции наземных и высокоорганизованных форм по сравнению с эволюцией морских и низкоорганизованных обусловлен более сложными взаимодействиями первых с условиями жизни. Различия в темпах эволюции могли быть вызваны также отличиями в интенсивности борьбы за существование, зависящими от степени близости форм в таксономическом и экологическом отношениях, а также от плотности населения конкурирующих видов или разновидности (Там же. С. 324—326).

Высказывания Дарвина об ускорении темпов эволюции в связи с повышением уровня организации живых существ и с усложнением биотических взаимодействий чрезвычайно важны для преодоления недостатков униформизма. Правда, в некотором противоречии с ними стоит его утверждение о высоких темпах эволюции в докембрийские времена, когда органический мир был более однообразен и включал только низкоорганизованные формы.

Отмечая, что у современной науки нет средств определить время, необходимое для изменения вида, Дарвин настаивал на том, что «...размеры изменения за равные промежутки времени были весьма различны для различных групп» (Там же. С. 655). Для характеристики его взглядов в вопросе о неравномерности темпов эволюции особое значение имеют добавления, сделанные в четвертом издании «Происхождения видов», высказывания о возможно-

сти замедления эволюции и ее остановки (см.: Рескхат, 1959. Р. 50). Он писал, например, что гораздо более вероятно предположить, что каждая форма в течение долгого времени остается неизменной, а затем вновь подвергается изменению. Нетрудно здесь увидеть определенное сходство с главным постулатом еще недавно остро дискутируемой концепции «прерывистого равновесия». Разбирал Дарвин и причины, вызывающие стабилизацию вида (сохранение прежних условий существования и отсутствие сильных конкурентов). Неравномерность темпов эволюции иллюстрировалась им примерами неизменности со времен палеозоя некоторых ныне существующих групп организмов.

Дарвин считал, что «продолжительность времени сама по себе не содействует и не препятствует естественному отбору» (Дарвин, 1939в. С. 346). И далее он продолжает: «...совершенно ошибочно уверяли, будто я придаю элементу времени всемогущее значение в процессе изменения видов, как будто все жизненные формы неизбежно и непрерывно изменяются в силу какого-то природного им закона» (Там же). Продолжительность времени могла лишь увеличить или уменьшить вероятность появления благоприятных изменений, и этим, пожалуй, исчерпывалась ее роль в эволюционном процессе. Все эти формулировки существенно отличались от положений о непрерывном и медленном действии сил природы, характерных для униформизма. В них признавался дискретный характер формообразования, допускалась возможность чередования периодов стабильности видов с периодами бурного видообразования.

Таким образом, научное наследие Дарвина содержит две группы данных, противоречащих догме классического униформизма: 1) о появлении в процессе эволюции новых форм борьбы за существование и естественного отбора; 2) об изменении в процессе эволюции интенсивности действия факторов и причин эволюции. Им впервые предпринят подробный анализ причин неравномерности темпов эволюции. На скорость эволюционных преобразований существенно влияли геологические и географические изменения, преобразования среды обитания. Кроме того, скорость развития зависит от высоты организации эволюирующей группы организмов и от характера биотических связей и отношений, в которые она вовлечена. Эти факторы, в их единстве и определяют интенсивность и формы действия борьбы за существование и естественного отбора, что в конечном итоге и обуславливает ускорение или замедление эволюционных процессов, иногда вплоть до полной их остановки.

Тем самым именно Дарвин заложил естественнонаучные предпосылки для преодоления противостояния униформизма и катастрофизма.

3. 5. Современные дискуссии о градуализме Ч. Дарвина

Еще в 60-х гг. XIX в. началась дискуссия об отношении Дарвина к униформизму и катастрофизму (Колчинский, 1999а). Причиной ее возникновения стало противоречие между высказываниями Дарвина в пользу униформизма, тождественностью некоторых существенных положений его теории с постулатами униформизма и вместе с тем и принципиальными расхождениями между униформизмом и многими важными для его учения выводами.

Начало этим дискуссиям положил доклад Т. Гексли в 1869 г. в Лондонском геологическом обществе. Он заявил, что публикация «Происхождения видов» означает появление особого, отличающегося как от катастрофизма, так и униформизма, направления в историческом естествознании (Huxley, 1908). Это направление Гексли предложил назвать эволюционизмом. К эволюционизму им были отнесены и космогонические гипотезы Канта и Лапласа. Суть различия между униформизмом и эволюционизмом он усматривал в признании последним прогрессивного развития живой природы. Поэтому эволюционизм ему представлялся неким объединением идей униформизма и катастрофизма. В качестве образной модели подобного синтеза он привел механизм часов, в которых ход совершается согласно принципам униформизма, а бой часов — в соответствии с постулатами катастрофизма.

Те же возражения против дарвиновского градуализма Гексли выдвигал в рецензии на «Происхождение видов», опубликованной в 1860 г. Как показала недавно М. Лайонс (Lyons, 1995), Гексли не случайно настойчиво уговаривал Дарвина и Лайеля уже в первой половине 1859 г. принять скачки как механизм возникновения новых видов. Он стал фактически основателем сальтационизма, поскольку только так мог соединить дарвиновскую идею со своей верой в существование морфологически отдельных типов. «Бульдог» Дарвина, как прозвали Гексли современники, защищал в дискуссиях, в том числе и в знаменитом публичном диспуте с епископом С. Уилберфорсом, не селекционизм, а научный натурализм Ч. Дарвина, Ж. Кювье и Ч. Лайеля. Подобно Л. Агассису, К. Бэру и Р. Оуэну его взгляды формировались в традициях идеалистической морфологии и эмбриологии. Но в отличие от них он остался чужд натурфилософии с ее идеальными архетипами. Единый план для него был скорее неким материальным базисом, унаследованным от общего предка.

В отказе от идеальных причин в морфологии и эмбриологии Гексли, по существу, следовал за Лайелем, отвергая его антиэволюционизм, но фактически принимая микросальтационизм. Такой вывод может показаться парадоксальным, поскольку долгое время историки биологии не уделяли особого внимания взглядам автора «Оснований геологии» на видообразование. Принято было счи-

тать, что они не играли непосредственной роли в становлении эволюционной теории. Однако в ряде публикаций (Coleman, 1962; Sir., 1970; Bartholomev, 1973, 1979) было убедительно доказано, что свои биологические взгляды на механизмы поддержания баланса природы, географического распределения видов, их вымирания и создания и у Дарвина, и у Уоллеса формировались непосредственным под воздействием Лайеля. Его учеником был и Гексли. И в целом Лайель остался верен своему сальтационизму, несмотря на находки археоптерикса и построение первых схем филогенеза ископаемых лошадиных. Так, его теоретические представления стали источником как для формирования эволюционного градуализма Дарвина и Уоллеса, так и эволюционного сальтационизма Гексли.

Более того, и последователи Лайеля в геологии Д. Пэдж (1867) и Б. Котт (1874) считали, что учение Дарвина о неравномерности темпов эволюции и о существовании прогресса в развитии живого значительно отличалось от униформизма Лайеля и трансформизма и должно быть дополнено элементами катастрофизма. По мнению Пэджа, теория Дарвина позволяет предположить, что в различные периоды истории органического мира «могли быть разные законы развития» (1867. С. 97) и что «ход развития в различных разрядах органического мира был неодинаков, что в высших он — шел быстрее и проходил меньше промежуточных ступеней, чем в низших; у наземных быстрее, чем у водных, живущих в более однообразных условиях; наконец, быстрее у животных, чем у растений, обладающих вообще более низкой организацией» (Там же. С. 111).

Однако сам Дарвин не считал возможным согласиться с мнением Гексли о необходимости выделения теории естественного отбора из круга униформистских представлений. 19 марта 1869 г. Дарвин писал ему: «Я согласен с Вами во всем, кроме одного, так как думаю, что Вы напрасно стремитесь провести границу между униформизмом и эволюционизмом» (Darwin, 1887. Vol. 3. P. 113).

Впоследствии Гексли изменил свои взгляды. В 1877 г. он писал, что последовательный униформизм предполагает эволюцию как в органическом, так и неорганическом мире, а, следовательно, «величайшее произведение Ч. Дарвина является результатом последовательного приложения главных идей и методов „Оснований геологии“ к области биологии» (Huxley, 1908. P. 474). Такое изменение во взглядах Гексли, по мнению Дж. Джэда (1924) объясняется не столько возражениями со стороны Дарвина, сколько более скрупулезным изучением труда Лайеля, позволившим обнаружить содержащиеся там идеи о развитии не только неорганического, но животного и органического мира. Сам Джэд считал излишним как-то разграничивать дарвиновскую теорию и униформизм, так как последний представляет, по его мнению, эволюционное учение в области геологии и в биологии. По мнению Джэда, «Дарвин... сначала и до конца был непоколебимым „униформитаристом“» (Там же. С. 17).



Томас Генри Гексли

Суждения Дарвина и его сподвижников об отношении теории естественного отбора к униформизму и катастрофизму довольно прочно укоренились в истории биологии. Так, М. Рьюз утверждал, что «Дарвин был униформистом» (Ruse, 1981. P. 200), так как не признавал причин эволюции с какой-то неизвестной чрезвычайной интенсивностью действия. Поэтому ему не нужно было допускать скачкообразное возникновение видов. Он признавал также постепенность и непрерывность преобразований в органическом мире. Исчезновение и появление новых видов у Дарвина, по мнению Рьюза, происходит на основе регулярных и непрерывных изменений. Дарвин был согласен с Лайелем и в признании неполноты палеонтологической летописи как главной причины отсутствия ископаемых переходных форм.

Новый этап дискуссии положила статья Дж. Симпсона «Униформизм. К вопросу о принципе, теории и методе в гео- и биоистории» (Simpson, 1970), в которой разбираются основные кон-

цепции исторической геологии и эволюционной биологии XIX—XX вв., а также принципы, используемые каждой из них. Автор рассматривает принципы «натурализма», «униформизма», «актуализма», «историзма», «эволюционизма», «революционизма», «неокастрофизма» и «градуализма». Симпсон убежден, что не оснований рассматривать дарвиновскую теорию как униформистскую концепцию. Лайель оказал влияние на Дарвина только в области геологии, что же касается эволюционных воззрений Дарвина, то они «были прямым опровержением, а не дополнением лайелевского униформизма» (Simpson, 1970. P. 82). При этом термин «эволюционизм» Симпсон считает возможным использовать только в области биологии, чтобы избежать всякой двусмысленности. Антиэволюционную направленность биологических взглядов Лайеля, сохранявшуюся до середины 60-х гг., Симпсон использует в качестве аргумента для полного отрицания какого-либо идейного воздействия Лайеля на теорию естественного отбора.

Разбирая разногласия между неокастрофизмом и дарвинизмом в трактовке вопросов о величине элементарного шага эволюции и о внезапных возрастаниях скорости эволюции на отдельных этапах истории органического мира, Симпсон предлагает характеризовать позицию Дарвина и современных дарвинистов как градуализм, т. е. учение о постепенной эволюции. «Учение о градуализме предполагает, что новые формы возникают при малых скоростях и небольшими шагами; учение же о неокастрофизме — что формы возникают при громадных скоростях, иногда даже мгновенно и крупными шагами» (Там же. P. 72). Симпсон предостерегает вместе с тем от понимания градуалистического характера эволюции как постоянства ее скорости во все геологические периоды и у всех таксономических групп. Неравномерность темпов эволюции, по его мнению, обусловлена «колебаниями в интенсивности действия некоторых факторов эволюции» (Там же. P. 90).

Э. Майр (Mayr, 1982a, 1983, 1998) не раз указывал на отличие теории естественного отбора от униформизма Лайеля. Униформизм, как он полагает, базировался на методологии эссенциализма, а Дарвина удалось соединить идею эволюции с популяционным мышлением. И хотя Дарвин на первых порах признавал возможность скачкообразного возникновения новых видов, именно принятие концепции градуализма, по мнению Майра, было одним из важнейших этапов в становлении теории естественного отбора. Майр уверяет, что градуализм является неизбежной чертой эволюции. Именно Дарвин впервые показал на примере галапагосских вьюрков, что аллопатрическое видообразование идет путем постепенных генетических преобразований в изолированных популяциях. Разбирая теоретические источники градуализма Дарвина, Майр (1983) указывает на труды Ч. Лайеля, Дж. Сэммера, Г. Лейбница и, возможно, Ж.-Б. Ламарка. Но решающими факторами формирования дарвиновского градуализма, по его мнению, были эмпириче-

ские наблюдения. Помимо исследования галапагосских вьюрков значительное влияние могли оказать работы по систематике усонюгих раков, а также изучение пород домашних голубей. Обобщение опыта селекционной практики также способствовало укреплению дарвиновской уверенности в градуализме.

Формирование концепции «прерывистого равновесия» С. Гулда и Н. Элдриджа (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977, и др.), направленной против представлений о медленном и непрерывном характере видообразования и принципа единства механизмов микро- и макроэволюции, породило рост интереса к дарвиновскому градуализму. Авторы этой концепции предполагали, что она окончательно опровергает градуализм, так как доказывает прерывистый характер эволюции. Процесс образования новых видов протекает в короткие периоды времени и сменяется длительными периодами их стабилизации. Излюбленный аргумент Дарвина о неполноте палеонтологической летописи кажется им неубедительным. Они считают, что палеонтологическая летопись достаточно полна, что интенсивные исследования, ведущиеся со времен Дарвина, практически не заполнили главных разрывов в ряду ископаемых форм, а, следовательно, эти разрывы являются не артефактами, а отражением действительного хода эволюционных событий.

В своих рассуждениях о неполноте палеонтологической летописи, по мнению Гулда, Дарвин просто следовал лайелевской манере ведения спора: «...опровержение эмпирического буквализма с интерполяцией ненаблюдаемых состояний, диктуемых теорией» (Гулд, 1986. С. 27). Приверженность Дарвина лейбницевской фразе об отсутствии скачков в природе была обусловлена не столько особенностями биологических процессов, сколько отождествлением органической эволюции с развитием современного ему общества. В этом смысле «градуализм был компонентом культуры, но не природы» (Gould, Eldredge, 1977. P. 145). Этот вывод Гулд и Элдридж обосновывали ссылками на известные высказывания К. Маркса о переносе Дарвином в живую природу отношений, характерных для викторианской эпохи с ее конкуренцией, борьбой за существование, изобретениями, открытием новых рынков сбыта и т. д. «...это напоминает Гегеля в „Феноменологии“, где гражданское общество предстает как „духовное животное царство“, тогда как у Дарвина животное царство выступает как гражданское общество» (Маркс, Энгельс, Соч., т. 30. С. 204). Констатация этой черты дарвинизма, утверждают Гулд и Элдридж, не умаляет его значения, но позволяет яснее понять его историческую ограниченность, а тем самым и преходящий характер градуалистической методологии, которая пронизывает дарвинизм. Ссылаясь на отдельные высказывания Дарвина, взятые лишь из первого издания «Происхождения видов», Элдридж и Гулд утверждали, что Дарвин не признавал неравномерности эволюции, а также возможность чередования периодов быстрого формообразования с периодами длительной стабиль-

лизации видов. Эти утверждения авторов концепции «прерывистого равновесия» вызвали оживленную дискуссию, в которой приняли участие как биологи-эволюционисты, так и историки науки (Lovtrup, 1981; Penny, 1983, 1985; Rhodes, 1983; Valentine, 1982; Simpson, 1984; Gould, Eldredge, 1983; Scudo, 1985).

Одним из первых отреагировал Лёвtrup (Lövttrup, 1981), который в целом поддержал мысль о необходимости решать проблему образования таксонов, для чего необходимо обратиться прежде всего не к данным генетики, а к эмбриологии. Создание эпигенетической теории эволюции, у истоков которой, по мнению Левтрупа, стояли Э. Жоффруа Сент-Илер, К. Бэр, Р. Гольдшмидт и О. Шиндевольф, позволит объяснить механизмы быстрых преобразований органических форм. Однако он возражал против претензий Гоулда и Элдриджа на создание некоей особой теории эволюции. Более того, он уверял, что уже в трудах Дарвина, особенно в его дополнении к четвертому изданию «Происхождения видов» о сравнительной краткости периодов видообразования, содержатся основные положения концепции «прерывистого равновесия». В связи с этим он выражал недоумение, что «Элдридж и Гоулд признаны основателями теории „прерывистого равновесия“» (Lövttrup, 1981. P. 500).

Эта мысль была в целом поддержана Ф. Родсом и Д. Пенни. Так, Родс (Rhodes, 1983) признавал большое значение концепции прерывистого равновесия для теории и практики палеонтологии. Однако проведенный им анализ различных изданий «Происхождения видов» ясно показывает, что именно Дарвин сформулировал ряд положений существенных для концепции прерывистого равновесия. Дарвинский градуализм, как он подчеркивает, был связан прежде всего с трактовкой механизма действия естественного отбора, идущего путем суммации мелких изменений. Вместе с тем уже в первом издании «Происхождения видов», а особенно в четвертом, Дарвин не раз писал о неравномерности темпов эволюции, о живых ископаемых, остающихся неизменными в течение громадных промежутков геологического времени. Признавал Дарвин и возможность чередования периодов стабильного существования видов с периодами их бурного преобразования. В его трудах приведено немало примеров образования новых форм домашних животных в результате изменения отдельных признаков и целых их комплексов. В связи с этим Родс считает неправомерным противопоставление дарвиновского градуализма концепции прерывистого равновесия, которая, по его мнению, является лишь абсолютизацией одного из положений теории Дарвина.

В серии статей Д. Пенни (Penny, 1983, 1985) было показано, что Дарвин отнюдь не отстаивал идею о филогенетическом градуализме как единственно возможном способе эволюции. Прежде всего необходимо четко определить, что следует понимать под дарвиновским градуализмом, так как биологические процессы могут

изучаться в громадном диапазоне времени от 10^{-15} до 10^{16} с. Поэтому рассуждения о медленной и быстрой эволюции не имеют никакого смысла пока не определена шкала времени. Так, для биофизика, изучающего поглощение фотонов в процессах фотосинтеза, значимы масштабы времени от 10^{-15} до 10^{-9} с, синтез АТФ, который продолжается около 0.1 с, расценивается как медленный процесс. Для физиологов и экологов, он, напротив, кажется мгновенным. В то же время геологи на процессы с продолжительностью 10 000 лет (приблизительно 3×10^{11} с) смотрят как мгновенные события. Аналогичная точка зрения была высказана и П. Гинджеричем (Gingerich, 1984), предложившим различать два вида градуализма: continual (постоянный, повторяющийся) и continuous (постоянный, длительный). Поэтому нужно говорить о Дарвине и градуализме, имея в виду по крайней мере две шкалы времени, т. е. различать экологический и геологический градуализм. Первый тип градуализма предполагает преемственность между поколениями, но отнюдь не требует, чтобы темпы морфологической эволюции или видообразования были одинаковы. Градуализм исключает скалтации и макромутации как главную силу макроэволюции, но отнюдь не возмозжность быстрого формообразования, в том числе и на основе крупных мутаций.

Пенни подробно разбирает причины, по которым градуализм Дарвина до сих пор неверно трактуется. Прежде всего это вызвано тем, что авторы концепций прерывистого равновесия обычно цитируют лишь первое издание «Происхождения видов». В действительности же Дарвин не раз подчеркивал, что темпы эволюции могут сильно изменяться, что для образования нового вида требуется от 1 000 до 10 000 поколений. Перечисляя причины отсутствия промежуточных форм, Дарвин наряду с различиями в условиях захоронения, неполнотой захоронения, преобладанием процессов эрозии над осадкообразованием, миграциями, локальностью расселения новой формы, трудностями дифференциации зарождающегося вида от родительской формы называет и возможность происхождения нового вида в течение короткого периода времени. Приписываемый Дарвину филетический градуализм на самом деле свойствен ортогенетическим концепциям эволюции, а не теории естественного отбора. Вместе с тем Пенни не согласен с Родсом и Лёвtrupом, что Дарвин был основателем концепции прерывистого равновесия.

По мнению Дж. Симпсона (Simpson, 1984), Гоулд и Элдридж смешали в одну кучу под названием градуализм совершенно различные взгляды и представления. Термином «градуализм» они обозначили некое «чучело», которое и стало объектом для критики. Однако этот термин не характеризует какое-либо течение мысли, которое Гоулд и его соавтор хотели бы опровергнуть, «Градуализм в смысле Гоулда — один из концов континуума, на другом конце которого расположена концепция „прерывистого равновесия“.

Возникновение эволюционного катастрофизма. Неокатастрофизм

4. 1. Вводные замечания

Таким образом, здесь не утверждение „или — или”, а гегелевская или марксистская диалектика... Очевидное противоречие между тезисом и антитезисом логически ведет ни к одному из утверждений, а к синтезу» (Там же. Р. 26). Такой синтез, по мнению Симпсона, был осуществлен в современном дарвинизме. Однако, как мы показали выше, по сути дела он был не чужд и самому Дарвину. На сходство многих положений теории Дарвина с концепцией прерывистого равновесия указывает и Ф. Скудо (Scudo, 1985).

В характеристике взаимодействий теории Дарвина с униформизмом и катастрофизмом точнее всех, по нашему мнению, был Ч. Джилспай (Gillispie, 1979). Дарвин, писал он, хотя и подчеркивал медленный и градуальный характер изменений, но «не был в принципе против скачкообразного развития. Внезапные скачки, в появлении новых видов и вымирании старых, были редки, но все же могли происходить» (Там же. Р. 62). Джилспай считал, что Дарвину «удалось достигнуть баланса между униформизмом и катастрофизмом». При этом допущение малой вероятности резких скачкообразных преобразований сочеталось у него с подчеркиванием ведущего значения медленных и градуальных изменений.

* * *

Таким образом, в вопросе о возможности быстрых и внезапных изменений Дарвин был далек от положений классического униформизма. Приведенные им факты о появлении в процессе эволюции новых форм отбора и борьбы за существование не согласовывались с принципом униформизма об однообразии действующих причин. За рамки этого принципа выходило и положение Дарвина о том, что в зависимости от условий обитания и уровня организации эволюирующих организмов меняется размах изменчивости, интенсивность борьбы за существование и естественного отбора. Все это обуславливало отказ от тезиса об абсолютной равномерности и постепенности темпов эволюции. Дарвин был далек от филетического градуализма, характерного для ламаркистских и ортогенетических концепций эволюции. Его градуализм допускал резкие ускорения и замедления темпов эволюции, вплоть до полной стабилизации видов на протяжении громадных промежутков геологического времени. Признавалась и возможность быстрого видообразования на базе скачкообразных изменений, суммированных и отщипованных в процессах искусственного отбора. В принципе не отвергалась и возможность резких ускорений темпов эволюции в ранние периоды развития органического мира.

Все это побуждает нас оценить теорию Дарвина как важный шаг по пути синтеза униформизма и катастрофизма. Его позицию в этом вопросе мы предложили ранее характеризовать как **неоуниформистскую** (Завадский, Колчинский, 1977).

Рассматривая в общих чертах трансформацию катастрофистских теорий на протяжении второй половины XIX в., необходимо видеть не только их разнообразие, но и наличие определенных тенденций, характеризующих катастрофизм и эволюционизм в целом. В первую очередь следует отметить дальнейшее усиление различий между геологическим катастрофизмом и биологическим катастрофизмом. Разница состоит главным образом в том, что для первого понятие об основном направлении исторического процесса не имеет столь важного значения, как для второго. Если в первом главным вопросом является — как происходят изменения и почему, то второй предвзвешивает их вопросом — к какому результату они приводят. Попытки разрешить тайну феномена биологической целесообразности и прогресса в органическом мире составляют ядро дискуссий в эволюционизме XIX в. Запечатлелись они и в истории катастрофизма.

Как было отмечено выше, формирование и распространение трансформистских представлений в естествознании имело своей антитезой появление такой специфической формы креационизма, как мультикреационизм («теория последовательных актов творения»). Яркой иллюстрацией ее роста служит выделенная нами линия Ж. Кювье — А. Броньяр — А. Д'Орбилльи — Л. Агассис. Основной ее чертой является допущение непосредственного и постоянного вмешательства высшей творческой силы в исторический процесс. Характеризуя подобную систему взглядов, А. И. Равинович справедливо отметила, что она «казалось, спасала религиозный догмат о сотворении мира; она вводила „первичные причины” как важный рычаг, управляющий изменениями в природе, и тем самым возвела эти „первичные причины” в ранг закона» (1969. С. 94). Соответственно объяснялось и очевидное усложнение органических форм в разрезе геологических напластований земной коры. Мысль о преобразовании одного вида в другой исключалась.

Следует вместе с тем отметить, что этой крайней точке зрения противостояли довольно многочисленные гипотезы, в той или иной степени включающие в себя допущение трансмутации видов во времени. Большинство из них рассматривало такую трансмутацию как разовую переcheckанку, т. е. опять как катастрофический по форме процесс. Мы пока опускаем из рассмотрения различие между такими гипотезами, состоящее в том, что одни из них трактовали

ли такую перечеканку как результат воздействия на живые существа мощной внешней силы, будь то материальной или нематериальной, — т. е. были катастрофизмом в собственном смысле слова, в то время как другие — считали ее результатом проявления некоей внутренней потенции, присущей организмам, — т. е. были салтационистскими. Чаще всего их объединяют как «прогрессионизм» (Bowleg, 1976a, 1996), имея в виду, что они были направлены на объяснение очевидного усложнения организации живых существ во времени. В известной мере это справедливо, но прогрессионистская ориентированность была характерна и для мультикреационизма. Правильнее было бы, на наш взгляд, говорить об антитрансформистском прогрессионизме и трансформистском прогрессионизме.

Последний объяснял нарастающую во времени сложность организации живого тем же влиянием высшей творческой силы, но опосредованным, а не прямым. Она выступает как агент, вводящий в действие «вторичные причины», влияние которых обуславливает трансмутацию видов. Здесь Бог лишь дает законы, превратившись из абсолютного монарха в главу парламента (Riess, 1994. S. 69) Теологическое содержание в такой трактовке сохраняется, но концепция в целом совместима с эволюционной системой взглядов. Более того, как показала история эволюционной мысли, теологическая компонента достаточно легко могла быть сведена к минимуму. «Первичные» и «вторичные причины» могли быть интерпретированы как материальные, но непознаваемые силы, имманентно включенные в мир живого. По сути дела теологический катастрофизм дал начало телеологическим концепциям, лишенным отчетливого теологического содержания. Возникает и реализуется возможность возрождения ламаркизма. Появляется целый веер неоламаркистских гипотез, многие из которых по содержанию являются катастрофистскими или салтационистскими (в смысле проведенного выше различия).

Различие между теологическим и телеологическим неокатастрофизмом относительно, так как им обоим присуще признание целевой предопределенности эволюционного процесса. Различие состоит в понимании ее источника, но и тот и другой могут быть интерпретированы как телеологизм. Данное обстоятельство имеет важное значение для понимания дальнейшей истории катастрофизма.

Можно констатировать, что на протяжении XIX в. интенсивно шло размежевание антиэволюционного и эволюционного катастрофизма. Первый быстро утрачивает свое влияние. Его сторонники не могли принять не только дарвиновскую теорию, но и саму идею эволюции, продолжая настаивать на прежних антитрансформистских доводах. Среди них было немало крупнейших геологов и палеонтологов (Л. Агассис, А. Седжвик, Ф. Пиктэ), биологов (Г. Бронн, С. Карпентер, П. Флуранс, А. Мильн-Эдвардс). Их аргументация не блистала оригинальностью и повторяла в основном доводы П. С. Палласа, Ж. Кювье и была мультикреационистской.

Второму же была суждена бурная судьба. Причины его популярности нельзя вполне понять вне сопоставления с теорией естественного отбора, само появление которой не могло не наложить отпечатка на катастрофизм, ставший отныне неизменным оппонентом селекционизма.

Изложенная схема лишь в самых общих чертах отражает реальную историческую ситуацию, выявляя лишь логику развития катастрофизма как мировоззренческой системы. На протяжении XIX в. не только антиэволюционный катастрофизм, но и теологическая форма эволюционного катастрофизма утрачивают свои позиции. Если они и сохраняются в реликтовых формах вплоть до настоящего времени, главным образом в виде научного креационизма, то их статус как биологических теорий целиком утрачен. Судьба же телеологических концепций, не связанных непосредственно с идеей божественного предопределения, оказалась более долгой. Однако прежде чем обратиться к их характеристике, остановимся еще раз на коллизии дарвинизм — катастрофизм, дополняя анализ антиэволюционного катастрофизма, данный в предшествующей главе, обзором эволюционного катастрофизма в теологической его интерпретации.

4. 2. Теологический неокатастрофизм

Генетическая линия от трансформистского катастрофизма к теологическому эволюционному катастрофизму наиболее выражено воплотилась в трудах английских исследователей. В связи с этим необходимы некоторые дополнения к данному выше анализу социокультурного контекста возникновения классического катастрофизма.

Додарвиновский эволюционизм имел в Англии ряд специфических черт по сравнению с континентальной Европой, связанных не только с особенностями социальной организации общества, но и с традициями, идущими из прошлого (Gillispie, 1951, 1996; Haber, 1959; Haggis, 1999). Естественнонаучные теории несли значительную теологическую нагрузку. Особенно широкое распространение получили идеи «естественной телеологии». Целевой причиной следовало объяснять не только приспособленность организмов к условиям существования, но и явное их усложнение в ходе сменяющихся друг друга геологических эпох. Серьезные затруднения, возникшие к середине XIX в. при попытках совместить теологические догматы с данными естествознания, были характерны не только для геологии (Gillispie, 1951), но и для биологии (R. J. Richards, 1997). Постепенно назревала необходимость отказа от непосредственного проецирования в науку идеи неограниченного и постоянного вмешательства конечной причины в реальный ход природных процессов. На смену ей постепенно приходят «вторичные причины».

Дань этой традиции отдал и Ч. Дарвин, завершивший свой труд, характеризуемый уже почти полтора века как богохульский, хвалами Творцу, вдохнувшему жизнь в одну или ограниченное число форм и давшего законы эволюции, благодаря которым «из такого простого начала развилось и продолжает развиваться бесконечное число самых прекрасных и самых изумительных форм» (Дарвин. 1991. С. 419). И в автобиографии он указал, что не может принять возникновение Вселенной как результат случайного стечения обстоятельств.

Многие до сих пор полагают, что теологические оговорки Дарвина в последних строках «Происхождения видов» являлись лишь тактическим ходом, чтобы избежать обвинений в атеизме и материализме (Desmond, Moore, 1992), подчеркивая его скептическое отношение к религии, продемонстрированное в той же «Автобиографии». Однако другие считают, что как раз в ней Дарвин и скрывал подлинные мотивы своего отношения к религии, ссылаясь на недостаточную обдуманность своей позиции (Wrowne, 1995; Wittkay-Horgby, 1997). Автобиография, по их мнению, была на самом деле камуфляжем, призванным скрыть все усиливающийся у Дарвина скептицизм и даже агностицизм в мировоззренческих проблемах. В письме к сыну Георгу 24 октября 1873 г. Дарвин подчеркнул, что «вопрос о существовании Бога не доступен для обсуждения человеком» (цит. по: Wittkay-Horgby, 1997. S. 137). И это не случайная оговорка. Об этом же Дарвин подробно пишет в своей автобиографии, указывая на невозможность человеку решить проблему начала вещей и Бога. Вопрос о том, насколько искренен он был в своих возвышенных словах о Боге в конце 50-х годов, остается пока без ответа. Но ясно, что к концу жизни он все чаще сомневался в возможности человека, возникшего из мира животных, проикнуть в глубинные тайны бытия (Дарвин, 1957. С. 97—106). Вместе с тем он все более скептически относился к доводам в пользу существования Бога для объяснения целесообразности в мире живого.

И это хорошо почувствовали ортодоксальные клерикалы. Однако довольно быстро выяснилась бесперспективность опровержения идеи эволюции с позиции теологии фундаменталистского толка путем буквального толкования Библии. Итоги знаменитого спора епископа Уилберфорса с Гексли показали, насколько уязвимыми оказываются доводы, неподкрепленные научными фактами. Более того, все более подкреплялся вывод, сделанный несколькими веками ранее о принципиальном различии задач, средств и методов убеждения в религии и науке как специфических областях духовной деятельности человека.

С публикацией «Происхождения видов» и «Происхождения человека» как ученым, так и религиозным мыслителям, довольно быстро стала ясной невозможность опровержения идеи эволюции на базе прежних представлений о неизменности видов и об «амо-

ральности» гипотезы происхождения человека от животных. Возникло, напротив, стремление как-то объединить идею эволюции с теологическими представлениями о Боге как первоначальной причине и цели всей органической эволюции. Для многих это оказалось совсем нетрудно, так как креационистский катастрофизм немало сделал для сбора научных фактов и обобщений, в том числе и использованных позднее для обоснования эволюционизма.

В авангарде этого духовного движения шли ученые-протестанты из англосаксонского мира, где в течение долгого времени господствовали идеи естественной теологии, экономии природы, баланса видов и т. д., в свою очередь непосредственно связанные с экономическими концепциями А. Смита и Т. Мальтуса о разделении труда и конкуренции как регуляторах развития экономики. Англия и США были наиболее развитыми капиталистическими странами. Поэтому не случайно, что именно в этих странах, впервые попытались истолковать естественную теологию с эволюционных позиций, с использованием моделей экономического развития. При этом не возникало серьезных коллизий между эволюционными и религиозными представлениями отдельных ученых. Так, апостол дарвинизма в Америке А. Грей уже в 1860 г. уверял, что теория эволюции никоим образом не подрывает основ естественной теологии. Придерживаясь эволюционных взглядов, вполне возможно было предполагать, что явления и процессы действуют по принципам, созданным Творцом в начале, без всякого его дальнейшего вмешательства, или же можно думать, что время от времени происходит непосредственное вмешательство Творца, или же, наконец, что все изменения происходят благодаря постоянному воздействию верховной силы (цит. по: Gray, 1963. P. 130).

Еще ранее к выводу о совместимости естественной теологии с трансмутацией видов стал склоняться Ч. Лайель, который после обсуждения с Дарвином 16 апреля 1856 г. его гипотезы эволюции (McKinney, 1966) в течение нескольких лет многократно обращался к этому вопросу в беседах с С. Миллем, Т. Гексли, Дж. Гукером, С. Карпентером, Ч. Банбэром и др. (Sir Charles..., 1970), а также в переписке со многими из них в период с 1856 по 1859 г. (Lyell, 1881). Однако отсутствие промежуточных форм и разрывы в ископаемых остатках по-прежнему удерживали его от принятия эволюционизма. Открытия археонтерикса и неандертальца существенно поколебали его взгляды, отстаиваемые более 30 лет. Он признал ранее игнорируемые им выводы Ф.-Ш. Шмерлинга и Ж. Буше де Перта о подлинности остатков древнего человека и следов его жизнедеятельности. Как уже отмечалось, Лайель в книге о геологических доказательствах древности человека (Лайель, 1864) дал удивительный пример научной честности, признав научную ценность тех идей, против которых он боролся в течение десятков лет. Он нашел возможным соединить идею трансформизма видов с естественной теологией.

Однако для многих представителей додарвиновского катастрофизма, разрывы в палеонтологической летописи и строгая запрограммированность казались необъяснимыми с позиций дарвиновской борьбы за существование и метеологических объяснений целесообразности. Идею эволюции, со многими оговорками, они принимали, но только в рамках прежних теологических представлений. Дарвин же оказался Коперником, а не Ньютоном биологии. Его теория встретила многочисленных оппонентов не только в континентальной Европе, но и в англосаксонском мире. Американские эволюционисты всегда обращали меньше внимания на адаптивный характер эволюции. Серьезные расхождения в трактовке естественного отбора существовали даже между Дарвиным и Уоллесом (Gainov, 1992), который потратил немало времени, чтобы доказать, что ссылки на искусственный отбор мало помогают понять эволюцию, так как селекция доместигированных организмов затрагивает второстепенные признаки и легко обратима.

Авторы многочисленных недарвиновских концепций эволюции руководствовались различными религиозными, философскими и методологическими мотивами. В трудах каждого из них можно проследить влияние социально-культурной среды, традиций научного сообщества и организаций, семейного воспитания, общения с друзьями, коллегами и т. д. В то же время их отношение к исследуемой нами проблеме определялось прежде всего отношением к теоретическим парадигмам, сложившимся к тому времени в биологии. Суть каждой из них сводится к следующим положениям: 1) виды неизменны, резко разграничены друг от друга и каждый вид обладает идеальной сущностью (концепция постоянства видов); 2) существует ограниченное число неизменных «идей», «типов» или «планов строения», а также причин и целей материальных явлений (типологические теории); 3) систематическая близость видов определяется их родственными связями (концепция происхождения видов); 4) новые типы (виды) возникают спонтанно, скачкообразно, без всяких переходов, а периодические обновления флоры и фауны идут за счет «массовых переканок» прежних форм или глобальных катастроф, освобождавших жизненное пространство для новых групп (сальтационизм); 5) виды формируются медленно, постепенно, путем суммации мелких изменений, а их дальнейшая трансформация и дивергенция определяют биологическое разнообразие (градуализм); 6) адаптиогенез идет путем естественного отбора на базе неопределенной, ненаправленной изменчивости (селекционизм); 7) целесообразность является неотъемлемым свойством живого, и адаптиогенез обеспечивается за счет наследования приобретенных признаков, возникающих под прямым влиянием внешней среды, упражнения или неупражнения органов, волевого усилия (механо- и психоломаркизм); 8) эволюция целенаправлена, причем цель выступает и главной причиной эволюции (телеологические эволюционные теории); 9) эволюция подобно онтогенезу строго за-

программирована (онтогенетическая парадигма); 10) законы и причины эволюции неизменны (униформизм); 11) законы и причины, действовавшие в прошлом, резко отличаются от современных (катастрофизм); 12) эволюировали сами законы и причины эволюции (вариалегизм).

Эти парадигмы различным образом комбинировались в рамках многообразных гипотез эволюции, что делает невозможным их классификацию по единым основаниям. В палеонтологии, морфологии и эмбриологии по сути дела шла «недарвиновская революция» — противоречивый процесс согласования идеи трансформации организмов с прежними катастрофистскими, сальтационистскими и креационистскими убеждениями, а также с господствующими представлениями о морфологических типах и эмбриональном развитии.

Многим было неясно, как филогенез связан с онтогенезом, а идея эволюции с запрограммированностью индивидуального развития. Решение этого вопроса оказалось нелегким даже для Гексли, который по общему признанию историков науки вплоть до 1868 г. не принимал идею эволюции, хотя яростно защищал Дарвина и выпустил в 1863 г. первую книгу о морфологических, эмбриологических и палеонтологических доказательствах сходства человека и человекообразных обезьян (Ghiselin, 1971; Bartholomew, 1975; Gregorio, 1982; Desmond, 1984, 1994; Lyons, 1995). П. Боулер даже обозвал Гексли псеводарвинистом за приверженность додарвиновским традициям морфологии и эмбриологии (Bowler, 1988. P. 72—77).

4. 2. 1. Р. Чемберс и прогрессивизм XIX в.

Летом 1844 г. Ч. Дарвин изложил свои взгляды на проблему трансмутации видов в рукописи, которая была опубликована только после его смерти. Иногда высказывается мысль о том, что причиной, побудившей Дарвина медлить с опубликованием своих взглядов, явился выход в свет в том же 1844 г. книги «Следы естественной истории творения», опубликованной без указания имени автора (Соболь, 1959; Reid, 1985). Секрет авторства был раскрыт только через 40 лет. Выяснилось, что книга была написана Робертом Чемберсом (1802—1871) — известным издателем и публицистом (подробнее о жизни и деятельности Чемберса см.: Millhauser, 1959; Hodge, 1972). В трудах по истории эволюционного учения имя его упоминается обязательно, но за редким исключением (Lovejoy, 1959; Bowler, 1976a, 1996), как правило, отсутствует анализ его взглядов или сколько-нибудь подробное их изложение. Между тем, «Следы естественной истории творения» вызвали в свое время значительный интерес. Достаточно сказать, что до выхода в свет «Происхождения видов» эта книга была переиздана 11 раз и общий тираж составил более 23 000 экземпляров.



Роберт Чемберс

Обычно в основу оценки книги Чемберса кладется мнение Дарвина, изложенное им в «Историческом очерке», предпосланном 5-му изданию «Происхождения видов». Он писал: «Книга эта, благодаря сильному и блестящему стилю, на первых же порах приобрела широкий круг читателей, несмотря на некоторую неточность сообщаемых в первых изданиях сведений и отсутствие научной осторожности. По моему мнению она оказала в Англии существенную пользу, обратив внимание на данный вопрос, устранив предрассудки и подготовив таким образом почву для принятия аналогичных воззрений» (1939в. С. 265). Или же отправной точкой становятся многочисленные ироничные критические замечания, встречающиеся в письмах Дарвина. В них он часто проводил параллель между автором «Следов...» и Ламарком. Так, Дарвин писал

Гукеру: «Насколько мне известно, Ламарк — единственный ученый, который дал точные описания видов,... и не отрицал изменчивости видов; по своим нелепым, хотя и талаштливым трудом повредил делу, так же как мистер „Vestiges”» (1950. С. 47). Такая характеристика лишь отчасти верна и, как мы постараемся показать, в истории становления коллизии дарвинизм—катастрофизм книга Чемберса занимает особое место.

Суть изложенных в ней взглядов можно свести к нескольким положениям. Во-первых, единственной причиной наблюдаемых в неорганическом и органическом мире явлений является божественная предопределенность. Она реализуется не через постоянное вмешательство Творца в ход событий, а задана раз и навсегда в момент творения мира, которому сообщается способность к развитию — таинственный, непознаваемый непосредственно богом данный закон, который по отношению к Творцу выступает как вторичная причина. Во-вторых, действие этого закона неизбежно приводит к постепенному усложнению организации живых существ. Чемберс считает возможным говорить не только об общей прогрессивной направленности в появлении различных групп организмов, но и о наличии ряда прогрессивных переходов внутри каждой такой группы. В-третьих, всеобщность прогресса предопределяет наличие переходов между видами. Наконец, в-четвертых, масштабы различий между родственными видами свидетельствуют о том, что прогрессивные изменения совершаются в целом незначительными шагами.

Для нас наиболее интересным является последнее утверждение Чемберса. Принимая его, он исходил из того, что нельзя согласиться с допущением многократности актов творения, в соответствии с которым «непосредственное усилие творческой воли в один момент порождает зоофитов, в другой добавляет некоторых морских моллюсков, затем вызывает к жизни одну или две формы ракообразных, создает панцирных рыб и так далее» (Chambers, 1844, цит. по переизданию 1969 г. Р. 110). Если отказаться от такого упрощенного подхода и «принимать во внимание только то впечатление, которое производит на наш разум ход геологической истории, то оказывается, что те самые условия и законы природы, которые наблюдаются нами, существовали во все времена... все общие изменения физического мира совершались своим обычным, простым образом, подчиняясь законам, которые и сейчас управляют ими, в то время как некоторые авторы полагают, что для объяснения развития животного и растительного царств нужно прибегнуть к каким-то особым причинам» (Там же. Р. 114). Под основными «законами природы», управляющими изменением органического мира, Чемберс понимает, во-первых, стремление или импульс к развитию, во-вторых, стремление или импульс к приспособлению. Оба по своему происхождению сверхъестественны, так как сообщены миру божеством в первоначальный акт творения. Если действие первого из них распространяется только на неорга-

нический мир, то второй подчиняет себе и мир живых организмов. Влияние этих «условий» природы на развитие органического мира минимально, хотя Чемберс и допускал, что существует связь между изменениями физико-географических условий существования и прогрессом живых организмов. Однако внешние условия могли лишь незначительно ускорить или замедлить действие законов, вложенных творцом в органический мир (см. подробнее: Нооукаас, 1957). В целом же эти законы действуют неуклонно и непреложно. Отсюда понятно значение, придаваемое Чемберсом продолжительности их действия — «для нас становится все яснее и яснее, что развитие органического мира (то есть изменения в существующих уже классах и появление новых высших классов) вовсе не зависит вполне или непосредственно от внешних обстоятельств, а находится главным образом в зависимости от времени» (Chambers, 1969. P. 96).

Исходя из фактора времени, принципа автоматизма действия законов развития и допуская возможность самозарождения жизни, Чемберс объяснял факт одновременного существования низко- и высокоорганизованных организмов. Прогрессивное развитие осуществляется по нескольким линиям, которые повторяют одна другую в существенных чертах, но возникают в разный момент времени. Образование каждой такой линии «естественно» в том смысле, что обусловлено не «первичной», а «вторичными причинами». Подобная мультилинейность свойственна, по Чемберсу, не только органическому миру. В «Разъяснении» к своей книге он утверждал, «что развитие не осуществляется, как обычно полагают, по одному единственному направлению, которое требует, чтобы все отряды животных были расположены один за другим, но по множеству направлений и отряды и даже более мелкие подразделения каждого класса должны быть расположены рядом» (Chambers, 1846. P. 52).

Исходя из того, что «величайший факт, установленный к настоящему времени, состоит в том, что творение органического мира было осуществлено не сразу, но происходило как прогресс» (Там же. P. 106), Чемберс рисует его по аналогии с эмбриональным развитием. Подобно тому, как человек в эмбриогенезе проходит стадии инфузории, червя, рыбы, земноводного и птицы, органический мир проходит через ряд последовательных стадий от зоофита до человека. Это движение сопровождается переходом в разные физические среды от первичной морской, до разнообразных наземных.

Обращаясь к данным эмбриологии, Чемберс, противореча своим первоначальным утверждениям, допускает наличие крупных разовых преобразований как органического, так и неорганического мира. Поэтому мнение о том, что чемберсовская картина мира «не была кагастрофистской, она была дирекционистской» (Bowler, 1976a. P. 54) не может быть принята. Иначе непонятны затруднения, которые испытывал Дарвин, оценивая выводы Чемберса. Он писал в частности: «По-видимому автор полагает, что организация разви-

валась внезапными скачками, но что воздействие, производимое условиями существования было постепенным» (1939в. С. 264—265). На самом деле, как мы видели, взгляды Чемберса не совсем таковы. Но заблуждения Дарвина характерны, так как в фантастическом мире Чемберса причудливым образом объединяются и постепенные и внезапные изменения, хотя первые играют все же основную роль.

Книга Чемберса вызвала оживленную дискуссию, сравнимую до некоторой степени с развернувшимся позднее обсуждением «Происхождения видов» (см.: Ellegard, 1958). Характерно наличие нескольких точек зрения в зависимости от того, какой компонент концепции Чемберса выдвигался на первый план. Уже говорилось о том, что Дарвин сблизил взгляды Чемберса и Ламарка и высказывал сомнение в их научной состоятельности. А. Уоллес напротив считал, что знакомство с ней, как и с теорией Ламарка, в значительной мере стимулировало его собственный интерес к проблеме постепенной трансформации видов (Wallace, 1905. P. 255, 362).

Р. Оуэн также в целом сочувственно отнесся к взглядам Чемберса, но уже по другим основаниям, отметив в своем письме к нему, что «открытие всеобщих вторичных причин, ответственных за появление организованных существ на этой планете, должно не только быть приветствуемо, но в нем вероятно состоит конечная цель лучших анатомов и физиологов» (Owen, 1894. P. 249—250). Усмотрев именно в этом главное содержание, концепции Чемберса, Оуэн готов был допустить и идею о постепенности изменений. Показательно, что он не принял предложений Уэвелла, Седжвика и Мурчисона о написании критической рецензии на книгу Чемберса. То, что идея постепенности какое-то время занимала внимание Оуэна видно из того, что позднее он критиковал Чемберса за спекулятивное использование данных эмбриологии для обоснования вывода о внезапном порождении одних видов другими (Owen, 1860. P. 443).

А вот Гексли отрицательно встретил появление работы Чемберса. Он писал, что первое знакомство с ней «если и произвело на меня какое-то влияние, то скорее настроило меня против эволюции» (Huxley, 1887. P. 102). Точка зрения его осталась неизменной и позднее он опубликовал разгромную рецензию на 10-е издание «Следов...», рассматривая его как ярчайший пример псевдонаучного георетизирования (Huxley, 1854). Гексли не мог принять выкладок о законе развития как надприродной сущности, предпочтительнее для него была скептическая позиция относительно возможностей его познания (см.: Paradise, 1978).

Более интересной представляется реакция тех ученых, которые допускали прогрессивное усложнение организации живых существ в ходе геологической истории, но полагали, что оно осуществляется в результате последовательных актов вмешательства

творческой силы, и идет в целом крупными этапами. Достаточно четко сформулировал эту мысль Х. Миллер, один из авторитетных геологов того времени, — «если рыба и превратилась в рептилию, это должно было произойти в результате внезапной трансформации — это должно было быть так, как если бы человек, простоявший половину жизни неподвижно, вдруг пришел в движение и делал бы за один шаг семь лиг. В таких случаях нет способа избавиться от чуда — нет альтернативы творению и метаморфозу» (Miller, 1841. P. 44—45). Подмена «первичной» причины «вторичными» представлялась ему невозможной, первопричина же не может действовать иначе, как сразу производя глубокие и значительные изменения. Поэтому мыслить прогресс как осуществляющийся постепенно невозможно. Постепенно происходят лишь регрессивные изменения, наблюдающиеся в рамках каждого из резко отграниченных один от другого этапов прогресса. Эта концепция изложена Миллером в книге «Следы Творца» (Miller, 1847), являющейся ответом Чемберсу.

С утверждением о том, что всякое появление в геологических отложениях представителей нового крупного таксона «есть неопровержимое доказательство нового и отдельного акта творения», выступил Р. Мурчисон (Murchison, 1854. P. 462). Сходные соображения были высказаны и А. Седжвиком (Sedgwick, 1851). Наиболее отчетливо сформулировал возникшее в связи с концепцией Чемберса противоречие В. Уэвелл: «либо мы должны принять доктрину трансмутации видов и допустить, что виды из одной геологической эпохи преобразуются в виды, представленные в другой, под влиянием долговременного действия естественных причин, либо напротив мы должны верить в множество последовательных актов творения и исчезновения видов, актов, которые правильно было бы назвать чудесными» (Whewell, 1847. P. 624). Сам Уэвелл предпочитал верить в чудо.

Гипотеза Чемберса вступила в противоречие с объяснением органического мира как результата разрозненных актов творения. При всем совпадении отдельных ее моментов с теорией Ламарка, ей нельзя отказать в самостоятельности. Ее правильнее охарактеризовать как «ламаркистский вестиджаниризм» (Ellegard, 1958). Для нас важно, однако, не это, а наметившееся уже в додарвиновской биологии противостояние двух моделей объяснения прогрессивного развития живого, которое в полной силе проявилось после 1859 г. Условно их можно охарактеризовать следующим образом: прогресс = действие первичной причины + скачкообразность изменений (мультикреационистский катастрофизм) и прогресс = действие вторичных причин + постепенность изменений (гипотеза Чемберса). При этом, поскольку Чемберс допускал и существование внезапных изменений, его взгляды могут быть охарактеризованы и как содержащие в себе элементы трансформистского катастрофизма. Используя приведенные выше формулы, можно оха-

актеризовать последний как свееобразный синтез названных выше моделей: прогресс = действие вторичных причин + скачкообразность изменений. В концепции Чемберса лишь наметились признаки возможности такого объединения, реализацию они нашли в гипотезе Р. Оуэна.

4. 2. 2. Гипотеза «деривации» Р. Оуэна

Ричард Оуэн (1804—1892) внес своими исследованиями значительный вклад в развитие сравнительной анатомии, зоологии и палеонтологии, научное наследие его удивительно многообразно. Мы, касаясь здесь взглядов Оуэна на проблему трансформации видов, заметим, что термин «эволюция» он считал неприемлемым даже после публикации «Происхождения видов» Дарвина (подробнее о жизни и научной деятельности Оуэна см.: Канаев, 1963; Rupke, 1994, 1998).

Дать однозначную характеристику взглядам Оуэна достаточно трудно, поскольку они не отличались достаточной определенностью. Более того, он неоднократно высказывал прямо противоположные точки зрения даже по одному и тому же вопросу. Так, в книге Чемберса Оуэн привлекла не только идея вторичности причин, контролирующей развитие живого, но и мысль о постепенности, хотя бы и в общих чертах, этого процесса.

Однако, принимая положение о том, что смена одних организмов другими в ходе геологической истории и постепенное их усложнение, подчинены не прямому вмешательству творческой силы, а «вторичным причинам», Оуэн испытывал затруднения в понимании характера их действия. Об этом он писал еще в 1849 г. (Owen, 1849. P. 86). Сомнения не покинули его и позднее. Так, в 1866 г. во Введении к первому тому «Анатомии позвоночных» он утверждал, «при полной готовности добыть сведения или указания о том, как виды становятся такими, какие они есть, я тем не менее вынужден, как и в 1849 г., признаться в неведении способа действия естественного закона или вторичной причины их последовательного появления на земле. Но из знания вымерших видов явствует, что это стройная последовательность, закономерная, и так же прогрессивная, т. е. идущая в восходящем направлении» (Owen, 1866. P. XXXV).

Пятью годами ранее вышла вторым изданием «Палеонтология или систематический обзор вымерших животных и их геологических отношений» (Owen, 1860), заключительные страницы которой Оуэн посвятил рассмотрению вопросов, связанных с изменчивостью видов во времени. Критикуя Бюффона, Ламарка, Чемберса, Дарвина и Уоллеса (Там же. P. 442—443), Оуэн предлагает собственную версию проблемы вымирания и возникновения видов, уверяя при этом, что «о проблеме вымирания видов может быть

сказано очень немного, еще более загадочным является их появление» (Там же. Р. 433).

Ограничивая роль человека в процессе вымирания видов, Оуэн полагает, что разумнее обратить внимание на постепенное изменение условий существования как основную причину этого явления. Он замечает: «то, что они (виды — Э. К.) были уничтожены в результате необычных катаклизматических изменений земной поверхности не доказано. То, что их исчезновение во времени в некоторых случаях или в некоторой степени может быть связано с изменениями в конституции, накапливающимися постепенно в длинной череде поколений — вероятно; но все до сих пор рассмотренные причины вымирания указывают либо на геологические изменения, происходившие медленно и постепенно, либо на изменения не более внезапные, чем, так сказать, звездный момент появления человека на прежде необитаемом участке суши» (Там же. Р. 435—436). И далее «вероятнее всего, что вымирание видов в отсутствие человека или до его возникновения определяется обычными причинами — обычными в смысле их соответствия законам никогда не кончающихся изменений климатических и географических условий земной поверхности. Те виды и отдельные особи, которые в меньшей степени приспособлены к столкновению с такими изменениями и неспособны изменить свою организацию в соответствии с ними, исчезают» (Там же. Р. 436). Таким образом, конечной причиной вымирания является отсутствие достаточного внутреннего потенциала изменчивости.

Подобная трактовка феномена вымирания видов служит для Оуэна основой и для понимания причин их изменения. Трансформация видов есть, по его мнению, результат точно такого же взаимодействия внутренних и внешних факторов, причем первым принадлежит главенствующая роль. И хотя процесс возникновения нового вида недоступен непосредственному наблюдению, верить в его реальность заставляет единство плана строения, свойственное различным группам, сходство эмбриональных стадий развития высших организмов с взрослыми особями низших организмов и, наконец, данные палеонтологии, свидетельствующие о последовательном появлении все новых видов, об их ограниченном во времени существовании и вымирании. Эти же данные свидетельствуют, по Оуэну, в пользу признания постоянного действия «вторичной творческой силы», обуславливающей замену одних видов другими (Там же. Р. 444).

Надприродная сущность этой творческой силы не подлежит сомнению, так как попытки найти ее естественный аналог, действующий столь же постоянно и неизменно, осуществленные в рамках униформистских представлений, неминуемо привели к допущению вторичного возникновения одних и тех же видов, что характерно, в частности, для Ч. Лайеля. Между тем этому противоречат данные палеонтологии. «С таким же успехом можно встретить жи-



Ричард Оуэн

вого ихтиозавра в современном Тихом океане, с каким современного кита в виде ископаемой формы из лиаса», — замечает в связи с этим Оуэн (Там же. Р. 448). Отказываясь от такого понимания, Оуэн в качестве единственного конечного объяснения самих вторичных причин называет Великую Причину, т. е. божество, постоянная манифестация активности которого и вызывает трансформацию видов (Там же. Р. 450—451).

Характерно, что Оуэн подчеркивает общую медленность изменений. Вымирание видов «не было внезапным или одновременным: такие выводы делаются на локальных примерах, при рассмотрении всего многообразия жизни в каждой отдельной геологической эпохе изменения оказываются постепенными и, как кажется, подчиненными некоторому общему непрерывно действующему, но трудно распознаваемому закону (Там же. Р. 448). Если распространить действие этого закона, коль скоро он непреложен, на возникновение видов, то и оно должно быть медленным и постепенным. Таким образом, можно прийти к заключению, что Оуэн в распылчатой форме воспроизводит основные положения концепции Чемберса.

Вместе с тем нельзя не заметить, что изложенные в данной работе мысли высказаны Оуэном не впервые. Так, двумя годами ранее в работе «О классификации и о географическом распрост-

ранении млекопитающих», содержащей два приложения — «О вымирании видов» и «Об оранге, шимпанзе и горилле», он фактически уже изложил их, используя те же самые выражения. Примечательно только то, что те же самые доводы служат ему для доказательства прямо противоположного тезиса. Вымирание видов по способу своего осуществления не имеет ничего общего с возникновением новых видов. Последний процесс, видимо, не может быть постепенным. В этом убеждает, по мнению Оуэна, анализ особенностей строения различных видов человекообразных обезьян. Он обнаруживает не только единство плана, но наличие глубоких различий, в частности, в строении головного мозга, скелета конечностей, челюстей, зубного аппарата и ряда других признаков. Различия эти не могут быть расположены в виде постепенного ряда, демонстрирующего возможность гипотетического перехода между видами, тем более это касается перехода от высших обезьян к человеку. Виды четко отграничены один от другого не одним каким-то признаком, а целым их комплексом, поэтому трудно допустить возможность постепенного преобразования одного вида в другой.

В 1868 г. в третьем томе «Зоологии позвоночных» Оуэн предлагает новую редакцию своих взглядов. Отчасти они уже рассмотрены в литературе (см.: Давиташвили, 1940, 1948), поэтому остановимся на них коротко. Оуэн отмечает, что среди интересующих его на протяжении многих лет вопросов можно особо выделить следующие: «Единство плана или конечная цель как руководящее условие органического развития? Серии видов — непрерывные или разделенные промежутками? Вымирание — катастрофическое или нет?» (Owen, 1868. P. 787). Приняв теорию архетипа, он пришел к «отрицанию принципа непосредственного или чудесного творения и к признанию естественного закона вторичной причины, под руководством которого виды возникают в должной последовательности и прогрессивно» (Там же. P. 789). Анализ палеонтологических данных, в частности обширного ряда от палеотериума до современной лошади, убедил его в том, что переходы между отдельными видами «должны быть внезапными и значительными: это противоречит идее о медленности и постепенности трансмутации видов. Он показывает также, что виды могут возникать независимо от действия какой бы то ни было внешней причины» (Там же. P. 795).

Вымирание видов, напротив, совершается в целом медленно и постепенно под влиянием охарактеризованного Дарвином процесса борьбы за существование в изменяющихся условиях среды. Ошибка Дарвина состоит лишь в том, что он пытается распространить действие этой силы и на возникновение видов, а не только на их вымирание (Там же. P. 797—798). Истинной же и единственной причиной, вызывающей возникновение новых видов, является, по Оуэну «закон деривации» или уклонения от предкового вида. Этот термин кажется ему более предпочтительным, чем эволюция.

Оуэн отвергает как дарвиновское, так и ламарковское объяснение причин развития органического мира. Свою точку зрения он определяет следующим образом: «не будучи в состоянии принять гипотезу, исходящую из желания или внутреннего импульса, а также признать селективную силу, исходящую из внешних обстоятельств, я полагаю, что наиболее вероятной природой или способом действия вторичного закона, по которому виды произошли один от другого, является врожденная тенденция уклоняться от родительского типа» (Там же. P. 807). В соответствии с гипотезой деривации изменения вначале охватывают структурные признаки живых организмов, изменения в поведении и привычках обнаруживаются гораздо позднее. В целом же «соответствующий определенной цели ход развития и изменения, корреляции и взаимозависимости, демонстрирующий разумную Волю, определенным же образом выражается в последовательности рас, равно как в организации и развитии особи. Поколения изменяются не случайно, не в любом направлении, но предустановленными, определенными и согласованными путями» (Там же. P. 808).

Следует отметить чрезвычайную запутанность, с которой Оуэн излагает свою гипотезу. В этом отношении справедлив Дарвин, отметивший, что отдельные работы Оуэна являются «мало понятными и трудно между собою примиримыми» (1939в. С. 266). Для нас же важно, что гипотеза деривации, в том виде, который она приобрела в 1868 г., может быть рассмотрена как шаг на пути постепенного превращения трансформистской теории в эволюционную концепцию. На примере этого превращения хорошо видно, что для совмещения идеи действительного развития органического мира с допущением его предопределенности, в духе божественной предначертанности, не было иного пути, кроме признания скачкообразности этого процесса. Важно, что для многих эволюционистов последующего времени восприятие эволюционизма шло скорее благодаря учению Оуэна об архетипе, а не дарвиновской гипотезе естественного отбора (Ruse, 1999. P. 72).

4. 2. 3. С. Д. Майварт и его критика теории естественного отбора

В 1871 г. вышла из печати книга английского зоолога и анатома Сент Джорджа Майварта (1827—1900) «О возникновении видов» (Mivart, 1871), которая явилась наиболее полным сводом возражений против теории естественного отбора Дарвина. Майварт к этому моменту достиг в науке достаточно прочного положения — в 1858 г. он стал членом Зоологического общества, в 1862 — Линнеевского общества и в 1869 г. — Королевского общества, став одним из ведущих специалистов по сравнительной анатомии приматов, особенно низших (подробнее см.: Gruber, 1960). Корни его

отрицательного отношения к концепции Дарвина следует, видимо, искать в религиозном мировоззрении, убежденным сторонником и защитником которого он являлся. Однако было бы неверно считать его ортодоксально приверженным религиозным догматам. Ему было свойственно последовательное стремление привести в согласие религиозное учение и данные современного ему естествознания. На этом пути он далеко разошелся с религией и за шесть недель до смерти почетный доктор теологии был официально отлучен от церкви. Однако до этого ничто не предвещало такого трагического для Майварта финала. Название, которое он дал своему труду — «*On the genesis of species*» — явно перекликается с английским названием первой книги Ветхого завета — «Книги Бытие» — «*The Genesis*», в которой рассказывается о сотворении мира и живых существ.

В отечественной историко-научной литературе взглядам Майварта дана самая лаконичная характеристика (см.: Завадский, 1973; Филипченко, 1977; Рубайлова, 1981). Вместе с тем они были и специально проанализированы (Vorzimmer, 1970; Reid, 1985). Мы остановимся лишь на имеющих отношение к проблеме сальтационизма. При этом мы будем опираться на упомянутую работу Майварта, учитывая, что она содержит в себе как ранее опубликованные (начиная с 1868 г.) мысли, так и те, которые были без изменений повторены в последующих сочинениях, дважды объединенных автором в объемистые сборники (Mivart, 1871, 1876).

Майварт исходит из того, что «Величайшая проблема, которая так занимала труды натуралистов — проблема возникновения многообразия животных и растений, кажется находится на пути к своему решению, возможному в самом ближайшем будущем, и настолько удовлетворительному, насколько оно вообще возможно» (Mivart, 1871. P. 1). Такое решение может быть обретоено только путем разработки теории эволюции. Майварт с удовлетворением отмечает, что отошли в прошлое гипотезы Ламарка и Чемберса, которые затрудняли понимание вопроса и подрывали веру в эволюцию органического мира, веру в то, что «новые виды происходят от старых в результате организованного и постоянного действия естественных законов» (Там же. P. 4). Майварт убежден, что распространение эволюционного подхода, быстро свершающееся за годы после 1859, «не должно никого тревожить, так как эта теория, вне всякого сомнения, полностью согласуется со строгой и наиболее ортодоксальной христианской теологией» (Там же. P. 5).

Отмечая растущую популярность дарвинизма, Майварт согласен с тем, что он позволяет вполне удовлетворительно объяснить целый ряд явлений: особенности географического распространения видов животных и растений, специфику островной флоры и фауны по сравнению с континентальной, причину существования и сохранения рудиментарных органов, строение гомологичных органов у разных видов организмов, некоторые случаи мимикрии. Поэтому «вне зависимости от того истинна или ложна эта теория,

все истинные ценители естественных наук должны испытывать чувство глубокой благодарности Дарвину и Уоллесу, исходя из ее несомненной полезности. Но полезность теории ни в коем случае не предполагает ее истинности» (Там же. P. 11).

Столь же неверно было бы считать теорию истинной только потому, что она оперирует такими простыми и понятными каждому причинами, как борьба за существование и естественный отбор. Достаточно вспомнить, замечает Майварт, насколько привлекательны были в свое время для широкой публики гидропатия и френология, с легкостью и достаточно просто объясняющие сложнейшие явления. Между тем легко показать, что существует ряд вопросов, которые трудно разрешить, исходя из теории естественного отбора. Даже «а priori ясно, что изменчивость подчиняется некоторому закону и, следовательно, естественный отбор сам по себе должен быть подчинен более общему закону; автор убежден также, что а posteriori очевидно, что действие естественного отбора по крайней мере дополняется и усиливается действием какой-то другой причины» (Там же. P. 22—23). Для доказательства этого тезиса, Майварт формулирует следующие положения, которые он намерен рассмотреть: «Что естественный отбор не может объяснить существование начальных стадий полезных органов. Что он противоречит существованию сходных по строению органов различного происхождения. Что есть основания рассматривать различия между видами как внезапно, а не постепенно возникшие. Что до сих пор сохраняет силу утверждение о пределах изменчивости, хотя и различных для разных видов. Что в ископаемом состоянии отсутствуют переходные формы, которые должны были бы наличествовать. Что некоторые особенности географического распространения усиливают другие затруднения. Что до сих пор не разрешены затруднения, проистекающие из физиологических различий между расами и видами. Что в органическом мире существует множество явлений, которые естественный отбор вообще не объясняет, но понимание которых, если оно возможно, может пролить свет на возникновение видов» (Там же. P. 24—25).

Таким образом, Майварт отвергает не эволюционное объяснение вообще, а лишь предложенное Дарвином. Он не ограничивался, как многие критики до него, разрозненными контраргументами, а стремился привести их в систему.

Майварт стремится показать, что естественный отбор не может объяснить начальных стадий полезных особенностей строения, так как если признать справедливость утверждения Дарвина о накоплении мелких изменений, то начальные стадии развития полезного признака не обладают приспособительной ценностью, делающих их объектом действия естественного отбора. Если первоначальные изменения незначительны, то отбор не может их суммировать в нечто большее, чем они есть. Допуская дарвиновскую неопределенную изменчивость, идущую по всем направлениям, приходится при-

знать, что незначительные изменения нейтрализуют друг друга. Майварт приводит в поддержку своего мнения достаточно большое число примеров, показывая, что трудно понять образование удлинённой шеи жирафа, строение цедающего аппарата у усатых китов, перемещение глаз на одну сторону тела у камбал, развитие млечных желез у сумчатых и млекопитающих, если в качестве исходных рассматривать незначительные по масштабу и не направленные определённым образом индивидуальные различия организмов. Об этом же свидетельствует, по его мнению, и совершенство покровительственной формы и окраски у многих видов насекомых.

Столь же непонятно, как медленно и постепенно могли образоваться такие признаки как «погремушка» гремучих змей или капюшон кобры, которые с точки зрения естественного отбора не только не полезны, но, наоборот, вредны, так как отпугивают потенциальную жертву этих хищников. Чтобы избежать такого рода трудностей, остается только один путь — допустить, что исходная изменчивость носила определенный характер и была достаточно резко выражена. Тем самым, полагает Майварт, мы с необходимостью приходим и к выводу о том, что существуют непознанные еще естественные законы, действие которых не учитывается в теории естественного отбора.

Точно так же заставляет сомневаться в вездесущности естественного отбора конвергентное сходство или, как называет его Майварт, существование у представителей различных групп организмов сходных структур и органов. Он согласен с тем, что теория естественного отбора удовлетворительно объясняет многообразие приспособлений к выполнению одной и той же функции у организмов, не связанных близким родством. Таковы, например, многочисленные приспособления к полету и парению у насекомых, рептилий, рыб, птиц и млекопитающих. Однако, по его мнению, трудно понять, как в результате отбора случайных, ненаправленных и незначительных изменений у таких неродственных организмов, как, например, собака и сумчатый волк оказываются удивительно сходными моляры, или же как достигается значительное сходство челюстного аппарата некоторых африканских насекомоядных млекопитающих и австралийских сумчатых. Непонятно и сходство в строении скелета вымерших морских рептилий, в частности ихтиозавров, и современных китообразных. Число подобных примеров, приводимых Майвартом, довольно велико. Широкое распространение явлений конвергенции, по его мнению, свидетельствует о наличии у организмов тенденции изменяться во вполне определенном направлении, контролируемой особым законом или законами.

Эти соображения побуждают Майварта рассмотреть специально вопрос о характере возникновения нового вида во времени. Решение, им предлагаемое, в корне отличается от дарвиновского. «Новые виды время от времени внезапно обнаруживают себя, в результате сразу происходящих модификаций (столь же значитель-

ных по степени, как те, которые отличают гиппариона от лошади), в интервалах между такими модификациями виды остаются стабильными: под стабильным их существованием понимается наличие только незначительных вариаций в различных направлениях, подобных осцилляции в стабильном равновесии» (Там же. Р. 109). Заимствуя у Дарвина значительное число примеров, демонстрирующих наличие резких наследственных отклонений в строении растительных и животных организмов при введении их в культуру, Майварт отмечает, что «значительные модификации могут развиться либо под воздействием условий существования, либо под влиянием таинственных внутренних причин» (Там же. Р. 115). Причем Майварт готов допустить, что видовые отличия могут складываться и постепенно: «Вопрос состоит в том, возникают ли новые виды путем неслучайных вариаций, которые невелики и незначительны, или же таковые вариации были сравнительно внезапными, значительными и важными? Обе гипотезы вполне согласуются со взглядами, здесь защищаемыми (эти взгляды противоречат только случайной неопределенной изменчивости, однако последняя из них дальше отстоит от дарвиновской концепции и в ее пользу можно привести немало данных» (Там же). В качестве одного из таких примеров может быть рассмотрено происхождение крыла птиц. Скелет крыла сравнительно со скелетом конечностей наземных позвоночных организован значительно проще. Представить себе постепенную адаптивную редукцию числа костей в конечности наземных организмов достаточно трудно. Гораздо проще допустить, что крыло было образовано в результате резкой и глубокой перестройки плавника морских рептилий, число костей в котором также редуцировано — «трудно себе представить, что типичная для птиц конечность могла образоваться иначе, чем в результате сравнительно внезапной модификации, глубокой и важной по характеру» (Там же. Р. 121).

В пользу внезапного образования видов приводятся и другие доводы. Так, «если принять гипотезу постепенных и незначительных модификаций, то последовательность организмов на этой планете должна явиться в виде прогресса от более общих к более специализированным формам, нет сомнения в том, что мы наблюдаем это в значительном числе случаев. Однако нельзя отрицать, что некоторые из сравнительно недавно вымерших организмов обладают более генерализованным строением, чем формы, им предшествовавшие, а среди последних могут быть наиболее специализированные из существовавших когда-либо существ» (Там же. Р. 123). Трудно отрицать, например, что по степени дифференциации зубного аппарата махайродус превосходит любого современного плотоядного хищника.

Майварт прибегает к гипотетической модели, предложенной Ф. Гальтоном, для того чтобы четко определить свою точку зрения. Процесс перехода от одной видовой формы к другой может быть уподоблен движению многогранного сфероида, помещенного на плоскость. Приведенный в движение он переходит из одного состоя-

ния равновесия в другое, последовательно замирая на каждой из своих граней. Такое же состояние подвижного равновесия имеет место и в органической природе (Там же. Р. 127). Поэтому основной своей задачей он считает доказательство того, что «образование новых видов происходит по определенным направлениям, в соответствии с законами, но не путем совершенно незначительных, неопределенных и случайных изменений» (Там же. Р. 143). Окончательный его вывод звучит следующим образом: «новые формы животных всех степеней сложности возникают время от времени с относительной внезапностью, эволюируя в соответствии с законами, отчасти опирающимися на внешние условия, отчасти на внутренние — подобные внутренним условиям кристаллического роста» (Там же. Р. 162). Очевидность этого вывода, по Майварту, возрастает, если учесть два важных обстоятельства. Во-первых, остались незаполненными, несмотря на все успехи палеонтологов, описывающих все новые и новые формы вымерших организмов, хиатусы, даже между близко родственными формами, например, среди эквид. Во-вторых, если учесть расчеты Томпсона о действительной продолжительности существования нашей планеты, то следует признать, что медленная и постепенная эволюция не могла совершиться в тех масштабах, которые мы наблюдаем.

Итак, эволюция живого должна происходить путем относительно быстрых и значительных по масштабу переходов одних видов в другие. Переходы эти должны к тому же быть направленными и подчиняться действию строгих законов, но не такой случайным образом оперирующей силы, как естественный отбор. Остается выяснить, какова природа этих законов и механизм их действия. Прежде всего, по мнению Майварта, должно быть признано аксиомой, что действие этих законов неизменно во времени. Следует учесть, однако, распадение этих законов на две основные категории — законы внешних и внутренних условий развития (Там же. Р. 257—259). В процессе возникновения нового вида они взаимодействуют друг с другом, однако «внутренняя сила является более сильным, может быть главным, детерминирующим агентом» (Там же). Тем не менее законы внешних условий могут усилить или ослабить ее влияние, именно этим объясняется то, что в геологической истории земли наблюдались периоды интенсивности видообразовательных процессов. Одну из относительно спокойных стадий наша планета проходит в настоящее время (Там же. Р. 269).

Согласно защищаемой Майвартом точке зрения, «внутренний закон контролирует действие каждой части организма, каждого организма как единства частей и всего органического мира как целого... под воздействием этой силы время от времени порождаются новые виды... они появляются внезапно и являются не монстрозными, а гармоничными... существующая скрытая способность к таким внезапным эволюционным изменениям приводится в действие под влиянием внешних условий» (Там же. Р. 274—275). Осуществляет-

ся же эта латентная потенция через непосредственное влияние на передачу наследственного материала от одного поколения к другому. Наследственность преобразуется таким образом, что новое поколение существенным образом отличается от родительских форм, но оказывается идеально приспособленным к отличным от предковых условиям существования.

Подобная согласованность и гармоничность перестройки организации живых существ может быть понята только в том случае, если законы эволюции, как внутренние, так и внешние, являются проявлением творческой воли высшего начала, главенствующего над природой. В связи с этим обращает на себя внимание характеристика, данная Майвартом понятию творение. «В наиболее строгом и высшем смысле „творение“ есть абсолютное порождение чего-либо Богом из ничего и является сверхъестественным актом. Во втором и подчиненном смысле „творение“ есть создание чего-либо Богом косвенным образом, т. е. уже существующая материя сотворена им со способностью эволюировать от первоначального состояния, принимать в зависимости от условий все сообщенные ей формы... Таково естественное действие Бога в физическом мире, отличающееся от его непосредственного, или, как его можно назвать, сверхъестественного творческого акта» (Там же. Р. 290—291). Именно таким образом действуют законы, о которых говорит Майварт, и именно в этом смысле их действие, по его мнению, является естественным.

Итак, как это видно из вышеизложенного, попытка отбросить естественный отбор или свести его к минимуму приводит Майварта к допущению скачкообразности изменений органического мира и в сущности к признанию тех же самых вторичных причин, истоки которых скрыты в творческой активности божественного начала. Это типично теологическая катастрофистская концепция. Сам Майварт отмечал независимое сходство своей теории возникновения видов с теорией деривации Оуэна (Там же. Р. 273—274). Сходство это несомненно. Но есть и существенное различие. Оно заключается в том, что сам феномен эволюции органического мира не вызывает у Майварта сомнений. В этом отношении он идет гораздо дальше Оуэна.

Можно с полным основанием утверждать, что именно в концепции Майварта находит свое завершенное воплощение теологический катастрофизм, прошедший в своем развитии стадию трансформистской гипотезы и превратившийся в итоге в эволюционную концепцию. В этом смысле концепция Майварта является логическим завершением данного подхода. Развивать ее дальше в том же направлении невозможно, она исчерпала свои возможности. Оценивая ее в целом, следует отметить несомненное влияние, оказанное Майвартом на дальнейшее развитие антидарвинизма, так как большая часть из приведенных им против теории естественного отбора аргументов продолжает использоваться и по сей день.

4. 3. Телеологический сальтационизм в континентальной Европе

4. 3. 1. Естественнонаучные и философские истоки телеологического сальтационизма

Уже в концепции Майварта телеологический неокатастрофизм по существу исчерпал себя. Преобладающая роль в критике униформистских концепций эволюции постепенно переходит к биологам, пытавшимся в той или иной степени возродить ламаркистскую идею о целенаправленном характере эволюции, определяемом действием внутренних причин или некоего всеобщего закона природы. Особенно сильно эта тенденция проявилась во Франции, где эволюционизм в значительной степени развивался в соответствии с традициями, заложенными Ламарком (Назаров, 1974). Так, например, согласно П. Леруа, Творец участвовал лишь в создании первичных организмов, в дальнейшем же их развитие определялось естественными законами или вторичными причинами, действие которых подчинено установленным им законам (Leroу, 1887. P. 26). Французские эволюционисты были привержены и другому принципу ламаркизма, связанному с представлением о плавности эволюционного процесса. В соответствии с ним организмы постепенно, без скачков, переходят из одного состояния в другое, если они подвергаются воздействию новых внешних факторов. При этом не возникает противоречий между организмом и изменяющейся средой, так как временные несоответствия между ними разрешаются сразу же, в течение одного поколения, благодаря определенной изменчивости и наследованию приобретаемых признаков.

Если во Франции ламаркизм развивался на униформистской основе, то в Германии и частично в России широкое распространение получили концепции о пульсирующем действии законов эволюции, обуславливающих преобразование организмов в определенном направлении (Orlov, Kolchinsky, 1993). Исторический процесс рассматривался здесь как чередование периодов бурного новообразования, «перечеканок» форм с периодами относительного покоя, во время которых изменчивость, как правило, не выходила за рамки вида. Внутривидовая изменчивость, ведущая к образованию новых групп внутри вида, и возникновение принципиально новых адаптаций и типов строения рассматривались как совершенно различные, не связанные между собой процессы. Они отличались и по характеру детерминации, и по темпам преобразования. Периоды относительного покоя действительно характеризовались низкими темпами преобразования. Действие законов, контролирующих их, осуществлялось медленно и постепенно. Законы же «перечеканок» организмов определяли высокие скорости эволюции. Причем, по существу, законы этих фаз в развитии филогенетических групп были не связаны друг с другом. Каждый из этих периодов управлялся

специфическими законами, которые внезапно начинали действовать и столь же внезапно сходили со сцены. Таким образом, даже не возникал вопрос о преемственности между чередующимися факторами и законами эволюции, отличающимися друг от друга характером и интенсивностью действия.

Столь специфический взгляд на процессы эволюции в какой-то степени был обусловлен естественнонаучными и философскими традициями Германии (Die Rezeption., 1995; Engels, 2000), оказавшими значительное влияние и на ряд отечественных исследователей. Идея развития получила всестороннее обоснование как в немецкой натурфилософии, так и немецком идеализме Шеллинга и Гегеля (Engelhard, 1979). Им в равной степени было присуще признание целенаправленности и целестремительности как неотъемлемой стороны в детерминации процессов природы. Здесь телеология была выражена еще отчетливее, чем в ламаркизме. Немецкой классической философии, пронизанной диалектикой, в то же время был чужд униформистский взгляд на процессы развития. Прерывы постепенности, скачкообразное разрешение противоречий, резкие ускорения процессов развития в периоды коренного преобразования реальности и саморазвития абсолютной идеи — эти и другие диалектические моменты занимали существенное место в натурфилософских системах, хорошо известных немецким естествоиспытателям.

Следует учитывать и тот факт, что естествоиспытатели, находящиеся под влиянием философских систем Фихте и Шеллинга с постулированным в них тождеством субъекта и объекта, зачастую принимали утверждение, что для познания природы нет необходимости исследовать ее путем наблюдений и опыта. Достаточно лишь правильно мыслить, чтобы познать результаты деятельности мыслящего абсолютного духа. В итоге свои сочинения о природе они стремились представить как продукт исключительно чистого мышления, оставляя за скобками результаты многочисленных наблюдений и опытов.

В то же время практические исследования немецких ученых отличались исключительной тщательностью, скрупулезностью и точностью в описаниях и наблюдениях. Достаточно вспомнить классические работы К. Бэра, Ф. И. Мюллера, Р. Вирхова, Г. Бронна, И. Гете, К. Гегенбауэра, А. Кёлликера и других великих немецких естествоиспытателей. Их трудами закладывались основы современной эмбриологии, сравнительной морфологии и анатомии, палеонтологии и т. д. Они свидетельствовали о том, что «...ведущая к поверхностному исследованию, чуждая строгой методике и упорной эмпирической работе натурфилософия все более и более дискредитировала себя» (Гертвиг, 1910. С. 21).

На деле не столько философия, сколько предметная область научных исследований предопределяла эволюционные взгляды немецких биологов. Изучение процессов эмбриогенеза свидетель-

ствовало не только о целенаправленном характере развития и его запрограммированности, но и о резких преобразованиях в ходе онтогенеза. О скачкообразном переходе от одной таксономической единицы к другой говорили данные морфологии и палеонтологии. Вот почему крупнейшие представители экспериментальной и описательной биологии (К. Бэр, Г. Бронн, А. Кёлликер, А. Виганд, В. Вааген и др.) явно тяготели к сальтационизму. По существу они исходили из той же традиции, что и Л. Агассис, пытавшийся совместить идеализм и эмпиризм. Однако телеологическая аргументация последнего для них была неприемлема. Основу их телеологических рассуждений составляли эмпирические данные. Кроме того, среди немецких исследователей не получило широкого распространения представление о глобальных катастрофах. Так, Бронн в 40-х гг. пытался опровергнуть гипотезу о всеобщих тотальных вымираниях организмов и следующих за ними повторных актах их созидания.

Работы немецких биологов стали важной вехой в переходе от креационистского катастрофизма к телеологическому трансформизму и эволюционизму с признанием ведущего значения сальтационных преобразований. Ссылаясь на результаты эмбриологических исследований и данные палеонтологии, сторонники телеологического сальтационизма подчеркивали неравномерный характер темпов эволюции. Свои аргументы они направляли прежде всего против дарвинизма в трактовке вопроса об элементарном шаге эволюции и о величине наследственных изменений, служащих материалом для эволюционных преобразований. В действительности же сальтационизм как теория эволюции, построенная на абсолютизации прерывистости преобразований, был противоположен не селекционизму, а униформизму. Дарвинизм основан на признании ведущего значения в эволюции не обязательно мелких изменений, а только таких, которые не снижают жизнеспособности организма, его адаптацию к внешней среде и коадаптированность органов, а при известных условиях могут их и повысить.

4. 3. 2. Додарвиновский телеологический сальтационизм

Телеологический сальтационизм был четко выражен уже в статье К. Бэра «Всеобщий закон природы, проявляющийся в каждом развитии» (Orlov, Kolchinsky, 1993), которая была впервые напечатана в 1834 г. на базе доклада, прочитанного Бэром в Физико-географическом обществе Кеннигсберга. Готовя ее в 1861 г. к переизданию, он изменил лишь некоторые формулировки с целью показать публике, что еще за четверть века до публикации теории естественного отбора он предложил собственную концепцию трансформизма. Выражая искреннее удивление тем, что теория Дарвина вызвала столь массовое ликование среди биологов, Бэр подчерки-



Карл Максимович фон Бэр

вал, что за тридцать лет, прошедших с момента первой публикации этой статьи, ему не пришлось менять своих воззрений.

Ее характерной чертой было сочетание телеологического трансформизма с сальтационизмом, носящее трансцендентальный характер. Преемственность между формами обеспечивалась не столько превращением видов, сколько неким трансцендентальным законом их развития, обуславливающим появление все новых и притом более прогрессивных форм. Здесь по сути дела был начат переход от телеологического сальтационизма к телеологическому. Органические формы были для Бэра еще материальным воплощением «постоянных идей творения, а отдельные особи представляли из себя лишь преходящее изображение данных идей» (цит. по: Бэр, 1924. С. 96). В связи с этим основная задача естествоиспытателя заключалась в том, чтобы выяснить: «...как и каким образом возникли различные органические формы? Развились ли они при помощи размножения и превращения одна из другой?» (Там же. С. 102).

Уже в начале 30-х гг. Бэр утвердительно отвечал на эти вопросы. Фактически он использовал тот материал, который впоследствии послужил Дарвину для обоснования идеи эволюции: изменчивость domesticированных животных, данные палеонтологии, эмбриологии, биогеографии. Он допускал, что в прежние времена могла происходить эволюция в пределах крупных таксонов. «...В очень

отдаленное от нас геологическое время на земле господствовала гораздо более значительная образовательная сила, чем мы видим теперь — независимо от того, проявлялась ли она в превращении уже существовавших тогда или в создании совершенно новых рядов форм» (Там же. С. 109).

Он согласен с Кювье, что исторический опыт человечества не сохранил свидетельств возникновения новых видов. Об этом говорят лишь данные палеонтологии. Ископаемые организмы настолько непохожи на современные виды, что не возникает сомнения в их различиях. В то же время палеонтологическая летопись не содержит переходных форм между крупными таксонами, что, по мнению Бэра, явно свидетельствовало о скачкообразном характере их происхождения.

Бэр был согласен с катастрофистами и в признании усовершенствования организмов по мере перехода от более древних слоев к современным. Он писал: «...низшие типы появляются ранее высших, но в то время как появились новые типы от прежних, все время возникали новые вариации и притом так, что первые формы были наиболее массивными, наиболее богатыми минеральным веществом, и что всегда более подвижные животные следовали за теми, у которых более развита вегетативная жизнь, и это в общем справедливо как в пределах отдельных типов, так и в различных вариациях их» (Там же. С. 155). Так, в низших слоях доминировали беспозвоночные животные, ведущие прикрепленный образ жизни или передвигающиеся на незначительные расстояния (полипы, морские лилии и ежи, ортоцератиты, аммониты и т. д.). В последующих слоях появляются животные с внешним скелетом и в силу этого малоподвижные и тяжеловесные, которые в свою очередь заменяются активными животными с внутренним скелетом. Такая же закономерность наблюдалась и в пределах отдельных классов (рыб, рентилий, млекопитающих), у которых четко прослеживается возрастание активности в филогенезе. Последовательность появления новых форм всегда шла по пути элиминации безжизненных частей организмов в виде раковин, рогов, костей и т. д. и усиления способности к движению. В результате «более организованные формы все более и более достигают господства над низшими» (Там же. С. 119).

Соединив катастрофизм с трансформизмом и телеологией, Бэр сформулировал следующие положения:

1) в прежние времена господствовали более мощные творческие силы природы;

2) в прошлом преобразования характеризовались высокими скоростями, они шли всегда скачкообразно, в результате чего нет и не могло быть переходных форм;

3) наличие прогрессивного ряда в филогенезе животных обусловлено некой творческой силой, действующей целестремительно и обеспечивающей копейную победу духа над материей.

Именно признание целенаправленного характера эволюции позволяет рассматривать Бэра родоначальником телеологического неокатастрофизма. Но его трансформизм носил ограниченный характер. Преобразование форм не могло выйти за пределы изначальных типов, а их преемственность обуславливалась трансцендентальными причинами.

Особенность этой формы катастрофизма состояла как в фактическом, так и теоретическом обосновании выводов. Если Кювье свои выводы строил преимущественно на данных палеонтологии, а Жоффруа Сент-Илер — сравнительной морфологии, то воззрения Бэра складывались под влиянием его эмбриологических исследований, т. е. оптогенетической парадигмы, а также веры в существование дискретных типов или планов строения. Концепция целенаправленного развития в духе немецкой натурфилософии XIX в. (и прежде всего Шеллинга) и телеологические идеи Канта были перенесены Бэром на филогенез. Подобное соединение данных и концепций палеонтологии с эмбриологией привело Бэра к ограниченному эволюционизму, охарактеризованному нами как телеологический неокатастрофизм.

Не случайно после выхода в свет теории Дарвина Бэр выступил приверженцем именно этой формы эволюционизма (Ваг, 1873, 1876). О том, как он воспринял теорию естественного отбора, известно из публикации Т. А. Лукиной (1975). В рукописи, датированной 1870 г., Бэр писал: «Происхождение одних от других — это предположение, лежащее на поверхности, но его доказать трудно, наука еще не располагает для этого средствами. Каков мог быть переход от членистоногого или моллюска к позвоночному, об этом спорили еще Кювье и Жоффруа Сент-Илер. Жоффруа доказывал, что могли быть переходы между типами. Но и внутри одного типа трудно это обнаружить, так как же можно себе представить трансформацию рыбы или пресмыкающегося в птицу, если не признать такое полнейшее колдовство, как превращение модного костяного покрова ихтиозавра в перья, головы — в беззубый клюв, плавников — в крылья?» (цит. по: Лукина, 1975. С. 93—94).

Через три года Бэр уже публично выступил против теории Дарвина со статьей «Споры вокруг дарвинизма» (Ваг, 1873). Свое долгое молчание он объяснял тем, что хотел посмотреть, как Дарвин выполнит свое брошенное вскользь обещание пролить свет на происхождение человека. Выход «Происхождения человека» разочаровал Бэра, он не мог понять, как прямоходящий и разумный человек мог произойти от древесной обезьяны. Вновь подчеркнув, что он был трансформистом задолго до Дарвина, Бэр вновь изложил свою телеологическую трактовку процессов развития, а также попытался объяснить причины ее неприятия в современной науке. Он полагал, что последнее является результатом негативной реакции на наивную естественную теологию его предшественников, когда любое событие, любой процесс в органическом мире объяснялись деятель-

ностью Творца. Научная же телеология, по мнению Бэра, должна исходить лишь из признания организованности процессов, ход которых является целестремительным, а не целесообразным (Сутт, 1977). Учитывая то, что эта работа Бэра не раз анализировалась в литературе (Бляхер, 1955, 1978; Микулинский, 1959, 1961; Райков, 1961; Rogers, 1971; Завадский, 1973; Лукина, 1975; Сутт, 1977, и др.), отметим только, что мелкие, ненаправленные изменения, лишённые сколько-нибудь целесообразного характера, по-прежнему казались ему совершенно немислимым способом эволюции. Для него природные «силы должны быть скоординированы или направлены. Силы же, которые не направлены, так называемые слепые силы, не могут никогда произвести порядок» (Baer, 1873. S. 421).

Не сомневался он и в том, что эволюция шла в виде скачков, причем ход развития несколько менялся, благодаря чему и конечный результат его получался совсем иным. Свою позицию он подкреплял новыми аргументами, почерпнутыми преимущественно из работ А. Кёлликера, фактически присоединяясь к гипотезе гетерогенного разномножения, в том числе и к включенной в нее идее полифилетического происхождения органического мира.

В целом же Бэр до конца жизни оставался в рамках ограниченного трансформизма, признавая эволюцию лишь в пределах типа, а в качестве ее движущей силы провозглашая принцип целестремительности «Zielstrebigkeit». Сформулированные Бэром в 30-х гг. принципы телеологического скальтации, или неокатастрофизма, предполагали, что поступательное движение органического мира к некоей цели могло идти в виде скачкообразного превращения видов, родов, семейств и эти превращения шли под влиянием некоей творческой силы, действовавшей в прошлом значительно более энергично, чем в настоящее время.

Эти идеи Бэра еще в додарвиновское время стали выходить за пределы биологии. Его влиянием отчасти можно объяснить суждения Шопенгауэра о «рождении из инородной утробы» (Schopenhauer, 1851). Допуская самопроизвольное зарождение видов на начальных этапах эволюции, Шопенгауэр полагал, что для возникновения более сложных организмов, например млекопитающих, такой путь невозможен. Появление новых видов у таких животных происходит в результате их зарождения в матке или яйце близкородственного вида, стоящего на более низком уровне организации. Так, по его мнению, возможно возникновение утконоса из яйца утки и крупного млекопитающего из яйца страуса. Шопенгауэр не утруждал себя поиском каких-либо доказательств такого рода переходов, уверяя что скальтационное порождение видов высокоорганизованных животных могло происходить во многих параллельных линиях, в пределах которых независимо друг от друга возникали одинаковые формы. Данное воззрение он распространял и на человека, который якобы в Азии возник от орангутанга, а в Африке — от шимпанзе.

На примере взглядов Бэра и Шопенгауэра видна неудовлетворенность многих исследователей прямолинейным антиэволюционным катастрофизмом, основанным на ортодоксально трактуемом креационизме, и теологическим подходом к интерпретации истории органического мира. Это побуждало к поиску гипотез, свободных от обязательной апелляции к творцу, как единственной причине смены флор и фаун, в также совершенствования организации живых существ.

Одним из таких исследователей был выдающийся немецкий палеонтолог и зоолог Генрих Георг Бронн (1800—1862), известный, в частности, как один из первых критиков теории Дарвина. Идеи, им разрабатываемые, достаточно содержательно освещены в литературе (Филипченко, 1923; Давиташвили, 1948; Райков, 1965; Канаев, 1966; Hull, 1974; Bowler, 1976a). В них во всех признается, что от антиэволюционизма Бронна до подлинно эволюционной концепции был один шаг, который он так и не сумел сделать. Вместе с тем концепция Бронна о постоянном творении целых групп организмов не рассмотрена под углом ее отличия от катастрофизма Кювье и креационистских построений его последователей. Из-за этого непонятно, как, «не порывая с креационизмом, Г. Бронн близко подошел к идеям трансмутации видов» и как «на примере Г. Бронна можно видеть назревающий кризис катастрофизма и мультикреационизма» (Степанов, 1988. С. 38). Именно на этом аспекте мы и остановимся.

Основным источником для характеристики теоретических воззрений Бронна служат «Исследования законов развития органического мира во время образования поверхности Земли» (Bronn, 1858), представляющие собой отчасти переработанный и дополненный ответ на конкурс, объявленный Французской академией наук. Перед соискателями были поставлены вопросы о законах расположения ископаемых организмов в различных седиментарных слоях, о характере их появления и исчезновения — последовательном или одновременном, об отношении между современным и прежними состояниями органического мира. Первоначальный вариант работы Бронна, победившей на конкурсе, был опубликован на французском языке только в 1861 г. К этому времени уже была переведена на английский язык заключительная глава книги Бронна, суммирующая ее содержание (Bronn, 1859b), ставшая доступной для научной общественности.

Концепция Бронна может быть сведена к нескольким основным утверждениям. Предположение Ламарка, Жоффруа Сент-Илера и их сторонников о возможности преобразования одних видов в другие Бронн решительно отвергает как несостоятельное. Эта точка зрения была им высказана уже в «Руководстве по истории природы», трехтомном популярном издании, вышедшем в 1841—1843 гг. Бронн полагает, что какие бы причины, внутренние или внешние, ни привлекались для объяснения изменчивости организ-



Генрих Георг
Бронн

мов, сама изменчивость осуществляется в пределах видовой формы и является обратимой. Поэтому и нет данных, свидетельствующих о переходе каких-либо видов, родов или отрядов в какие-то другие. Нигде — ни в геологической истории, ни в современности не обнаруживается превращения старых видов и родов в новые. Новые виды и роды возникают без какого-либо участия ранее существовавших форм, они просто являются им на смену.

В основе исчезновения одних групп организмов и появления других лежит строгий план, предопределяющий их последовательность во времени. Наличие такой исторической предопределенности связано не с постоянными вмешательствами творца, но с неизвестной природной силой, действующей через посред-

ство собственных естественных законов, обуславливающих взаимную согласованность изменений живой и неживой природы. Применительно к органическому миру следует выделить два таких основных закона. Согласно первому, возникновение новых форм организмов и исчезновение старых происходит в соответствии с внешними условиями существования. Согласно второму, — оно определяется «самостоятельной производящей силой», ответственной за усложнение организации. Творческий потенциал неизвестной природной силы реализуется через действие второго закона, первый же по своей сути не созидателен, а лишь налагает некоторые ограничения на осуществление закона прогрессивного развития. Таким образом, в каждый конкретный исторический момент виды, роды и классы приспособлены к условиям существования. Но переход из одного приспособительного состояния в другое не может быть понят исходя из самого феномена приспособленности. Каждому новому состоянию соответствуют самостоятельно возникающие, вне генетической связи с предшествующими, группы организмов. По Бронну, в истории происходит смена приспособлений, но не переход одних приспособлений в другие. Данное различие необходимо учитывать, так как иногда утверждается, что он вплотную подошел к динамической трактовке приспособления (Bowler, 1976a. P. 111). Это не так. Бронн до конца дней рассматривал виды, а соответственно и приспособления, им свойственные, как абсолютно устойчивые и неизменные.

Статическая трактовка приспособления, как сразу приобретаемого и неизменного комплекса признаков, обусловила принятие Бронном положения о фактически мгновенном появлении новых видов (сам он предпочитает называть его быстрым), что сближало его взгляды с точкой зрения сторонников теории катастроф. Однако между ними есть и определенные отличия. Так, по Бронну, лишь для самых первых этапов развития органического мира характерно известное однообразие условий жизни, связанное с теплым климатом и малой расчлененностью мирового океана. Изменения и вызвали быстрые глобальные изменения флоры и фауны, т. е. катастрофический в собственном смысле слова процесс. Постепенно гетерогенность среды существенно возрастала, менялся и характер появления и исчезновения групп организмов. Глобальный результат, проявляющийся в смене геологических эпох, достигается теперь не сразу, а постепенно через суммацию изменений в региональных биотопах, каждое из которых связано с разовым созданием новых видов. Таким образом, мировая катастрофа уступает место суммативному итогу сальтационных событий. Поэтому нельзя согласиться с утверждением о том, что «Бронн подчеркивал, что изменения и органического, и неорганического мира были постепенны и непрерывны» (Hansen, 1970. P. 498).

Характерно, что сходные идеи присутствуют и в двух основополагающих сводных палеонтологических и зоологических работах Бронна, имеющих для своего времени фундаментальное значение. Это «*Lethaea geognostica*», вышедшая первым изданием в 1835—1838 гг. и являющаяся обзором органического мира прошедших геологических эпох, и «Классы и отряды животного царства», третий том которой был опубликован уже после смерти Бронна. Первые два тома этого труда Бронна переведены на русский язык. В них он по сути отвергает характерное для последовательного катастрофизма представление о наличии резких границ между геологическими формациями. Им было констатировано постоянное появление новых и исчезновение старых видов в пределах каждой из формаций, а не только на их рубежах. Выделяя с целью стратификации отложений характерные для каждого периода группы организмов, он одновременно отмечал, что наряду с ними есть и такие, существование которых не ограничено одним периодом. Правда, он до последнего момента испытывал сомнения в том, вторично ли они созданы благодаря сходству условий, или же вторично распространились, сохранившись в локальном географическом резервате.

Сравнительно с оргодоксальным катастрофизмом подходу Бронна присуща определенная историческая перспектива. Катастрофические изменения органического мира носят преходящий характер, на смену им приходят не скоординированные жестко ни в пространстве, ни во времени сальтационные события. Вместе с тем он был далек от идеи трансмутации видов, оставаясь ее оппонентом до конца своих дней. Об этом свидетельствуют его от-

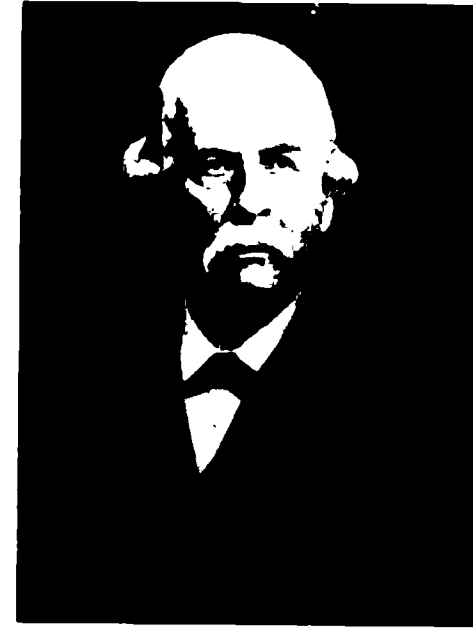
зыв на «Происхождение видов» Дарвина (Bronn, 1860) и заключительная статья, которой Bronn сопровождает свой перевод труда Дарвина на немецкий язык. В противовес Дарвину он доказывает, что отсутствие переходных форм является действительным феноменом, а не следствием неполноты геологической летописи. Трансформация одного вида в другой для него по-прежнему остается неприемлемой. Уйдя в какой-то степени от антиэволюционного катастрофизма в духе Кювье, Bronn приблизился к некоему трансцендентальному трансформизму, сальтационистскому телеологизму. И в этом его взгляды близки Бэру. Он был и остался типичным представителем того периода, когда «геологи, разрабатывавшие палеонтологический материал, еще не освободились вполне от влияния теории катастроф и стояли на точке зрения постоянства видов» (Борисяк, 1973. С. 202). Дарвин же говорил об ископаемых на языке, который остался непонятым его оппонентами.

4. 3. 3. Телеологический сальтационизм в последарвиновский период

Дискуссия вокруг идеи эволюции, стимулируемая дарвиновской гипотезой естественного отбора, оказалась весьма краткой. Система аргументации антиэволюционистов была сокрушена в течение нескольких лет (Завадский, 1973; Мауг, 1982а). Вскоре началось размежевание уже среди приверженцев эволюционной идеи. В начале 60-х гг. стали появляться первые работы, в которых предлагались недарвиновские трактовки эволюции. На новой эволюционной основе возрождалась и концепция телеологического сальтационизма, в которой подвергались сомнению дарвиновские представления о причинах эволюции и о соотношении ныне действующих ее факторов и законов с факторами и законами, действовавшими в прошлом. Основу расхождений составили различные трактовки элементарного шага эволюции, характера и темпов происходящих преобразований.

Концепции гетерогенного размножения

С дарвиновским представлением о ведущем значении в эволюции мелких и постепенных изменений одним из первых не согласился знаменитый немецкий эмбриолог и сравнительный анатом А. Кёлликер (Kölliker, 1864, 1872). Утверждение Дарвина о постепенных переходах между видами не подтверждалось, по мнению Кёлликера, ни знаниями о современных видах, ни палеонтологическими данными. Существование морфологических hiatus между видами нельзя было объяснить как вторичное явление, обу-



Рудольф Альберт Кёлликер

словленное вымиранием промежуточных форм. Ведь и в ископаемом состоянии не встречались переходные формы между крупными таксонами. К тому же на протяжении долгих периодов геологического времени многие формы оставались абсолютно стабильными. Дарвину, по мнению Кёлликера, не удалось также привести ни одного доказательства возникновения новой формы, репродуктивно изолированной от родительской. Вся история селекционной работы скорее свидетельствует о высокой стабильности основных видовых признаков, чем об их пластичности. Выведенные человеком формы, хотя и сильно отличаются друг от друга внешне, однако сохраняют способность производить при скрещивании плодовитое потомство. Некоторые расы домашних животных (например, мопсы, бульдоги, таксы) возникают скорее вследствие внезапных патологических изменений, а не результата аккумуляции мелких вариаций. Аналогична ситуация и со многими породами голубей.

Здесь Кёлликер по сути дела повторил давние аргументы против идеи эволюции. Новым выглядело только отрицание каузальной роли борьбы за существование и естественного отбора в эволюции, так как селекционизм якобы по своей сути телеологичен. Он утверждал: «Дарвин — телеолог в буквальном смысле слова» (Kölliker, 1864. S. 175), поскольку он ставил во главу угла принцип полезности и тем самым принимал всякий признак животных за наи-

лучший. На самом же деле новые формы возникали вне зависимости от их приспособленности к внешним условиям, а их особенности могут быть не только полезными, но и совершенно индифферентными или даже вредными. Всякий орган выполняет определенные функции, но его совершенство обусловлено не условиями существования, а наличием некоего единого принципа, обуславливающего гармонию не только в органическом мире, но и в неживой природе. Кёлликер приходит к следующему выводу: «Для понимания закономерного ряда форм, прогрессивно развивающихся от более простых к более совершенным, не нужна теория эволюции Дарвина» (Там же. S. 178). Ее главный недостаток он усматривал в отсутствии признания существования всеобщего закона развития, который по сути дела ничем не отличался от обычного закона природы, кроме своей универсальности.

Позднее, отвергая обвинения в телеологичности постулируемого им закона, Кёлликер уверял: «Я называю законом органической природы не что иное, как то, что обозначают этим именем физик, химик, астроном, и понимаю под всеобщим законом развития то же самое, что понимает минералог, когда он говорит о законе образования кристаллов, или когда астроном говорит о законах тяготения или законах развития небесных тел» (Kölliker, 1872. S. 4). Он предполагал, что и на других планетах, например на Марсе, жизнь должна осуществляться по тем же законам, что и на Земле, а организмы «в сущности будут иметь те же свойства, что и земные организмы» (Там же).

Не приняв дарвиновского объяснения эволюции, Кёлликер вместе с тем признал коренное его отличие от натурфилософских построений трансформистов. Одним из первых он отметил, что Дарвин «заслуживает высочайшей похвалы за тщательность исследований, на которых он базируется, за серьезное отношение к обсуждаемым вопросам, за наличие многих новых оригинальных подходов к поставленным вопросам» (Kölliker, 1864. S. 179). Аргументация Дарвина убедила Кёлликера в реальности эволюции. Но, отказавшись от взгляда на происхождение видов в результате творческого акта, он не принял и дарвиновского представления об эволюции, идущей путем медленных превращений под воздействием естественного отбора. Для него эволюция могла идти «...путем как более медленных, так и скачкообразных превращений под воздействием господствующего во всей природе закона развития» (Там же). Последнее положение он считал ключевым в предложенной им концепции гетерогенного размножения.

Суть этой теории заключалась в следующем: «Под влиянием всеобщего закона развития новые существа происходят путем отклонения от нормального развития зародыша» (Там же. S. 181). Гетерогенное порождение видов возможно при метаморфозах онтогенеза и метагенеза, когда «отдельные стадии развития могут достигать такой самостоятельности, что мы с трудом их можем

отличить от самостоятельных организмов» (Kölliker, 1872. S. 10). Оно может происходить как при развитии оплодотворенной яйцеклетки, так и при партеногенезе. Причем вновь возникающие формы всегда более высокоорганизованы, чем родительские.

Эти постулаты Кёлликер стремился подкрепить фактами. Прежде всего это метагенез, когда половое поколение чередуется с поколением, размножающимся бесполом путем. В качестве примера он чаще всего называл метагенез у гидроидов, когда медуза размножается половым путем, а полип бесполом и при этом похож на пресноводную гидру. По мнению Кёлликера, это свидетельство того, что гидроподобный полип мог сразу же произвести медузу, а следовательно, «явление метагенеза указывает на то, что появление совершенно новых существ... могло происходить при размножении разных организмов внезапно, без всяких постепенных переходов» (Kölliker, 1864. S. 183). Указывал он и на сложный цикл развития иглокожих, включающий всегда стадию пелагической личинки, сходной по строению и образу жизни со многими взрослыми формами других групп организмов.

Особую группу доказательств составляли ссылки на сходство стадий эмбрионального развития млекопитающих с птицами, рептилиями и амфибиями. «Эмбриогенез млекопитающих, — писал Кёлликер, — должен сделать лишь небольшой шаг от нормального развития, для того чтобы произвести совсем другую форму, например с более крупным черепом, с большим мозгом и т. д.» (Там же). Кроме того, у позвоночных животных с метаморфозом личинка похожа на более низкоорганизованных животных. Поэтому из яйца протея могли сразу произойти существа, подобные тритону и саламандре. Наконец, многие зародыши благодаря неотении или педоморфозу, задержке онтогенеза или, наоборот, за счет интенсивного развития отдельных частей могли принять форму, которая соответствует совсем другим организмам того же класса.

В качестве косвенных доказательств гетерогенеза Кёлликер указывал на то, что самцы и самки у некоторых видов столь резко отличаются друг от друга, что их можно было бы принять за представителей разных родов и даже семейств. Образование различных рас у колониальных насекомых от одной оплодотворенной самки также, как казалось Кёлликеру, подтверждало его гипотезу.

Уже в своей первой публикации Кёлликер попытался суммировать факты о возможности особых механизмов эволюции, действовавших в период образования новых таксонов. Эти механизмы были связаны с метагенезом и метаморфозом, с различными формами неотении и педоморфоза, с резкими изменениями на ранних стадиях эмбриогенеза. По существу, возрождая старую идею Жоффруа Сент-Илера, Кёлликер делал это на уровне эмбриологических знаний второй половины XIX в. Сами по себе приводимые им факты были безупречны. Не случайно их впоследствии многократно использовали многие сторонники сальтационизма. Большая роль

преобразованиям онтогенеза в прогрессивной эволюции отводилась в дальнейшем и в теории филэмбриогенезов А. Н. Северцова (1910).

Признание скачкообразного характера эволюции, по мнению Кёлликера, позволяло преодолеть главные затруднения теории Дарвина, связанные с отсутствием переходных форм между современными и ископаемыми организмами, и примеров возникновения новых форм, репродуктивно изолированных от родительских. Кроме того, исчезала необходимость в сотнях миллионов лет, необходимых для возникновения современного разнообразия органического мира, что в силу преобладавших тогда представлений об относительной геологической молодости Земли давало дополнительные аргументы тогдашним критикам идеи эволюции. Факты порождения личинками морских звезд, лилий, ежей и голотурий взрослых форм соответствующих групп иглокожих, возникновение медуз из гидрородобных полипов и т. д., казалось, делали вполне допустимым предположение о том, что яйцо или блуждающий зародыш губки при особых обстоятельствах могли превратиться в гидрообразный полип, зародыш медузы развиться в морскую звезду, а сумчатые млекопитающие дать начало и грызунам, и хищникам, и даже обезьянам, которые в свою очередь могли дать начало человеку. Здесь Кёлликер уже полностью отказался от теологии, рассматривая человека как закономерный итог развития органического мира, побуждаемого великим законом «переводить более простые формы к все более разнообразному развитию» (Kölliker, 1864. S. 184). Правда, он вынужден был признать гипотетический характер своих рассуждений, поскольку не было прямых доказательств возникновения из оплодотворенного яйца сумчатых грызунов или хищников. Тем не менее это казалось ему столь же возможным, как и превращение протей в саламандру или тритона.

Вернувшись в 1872 г. к теории гетерогенного размножения, Кёлликер внес в нее лишь некоторые уточнения и использовал новейшие достижения эволюционной эмбриологии, включая труды А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова. Прежде всего он усилил утверждение о естественном характере внутреннего закона развития, обуславливающего прогресс в органическом мире. Во-вторых, он подчеркнул полифилетический характер своей теории в отличие от учения об естественном отборе. Внезапно возникающие формы, по его мнению, могли быть сходны с другими, не связанными с ними генетически, но происшедшими независимо. В-третьих, Кёлликер поднял вопрос о различиях масштабов скачков в эволюции и различиях в возникающих в их результате таксонах. При незначительных изменениях онтогенеза возможно образование новых разновидностей и видов, «...в том случае же, если отклонения больше, возникают формы, которые далеко отстоят друг от друга и принадлежат к разным родам, семействам и отрядам» (Kölliker, 1872. S. 35). Так, простейшие позвоночные могли произойти от асцидий,

амфибии из яйца некоторых рыб, рептилии из яйца амфибий, высшие млекопитающие из яйцеклетки сумчатых или однопроходных млекопитающих. Допускал он и медленное превращение взрослых форм, которое по своему значению, однако, не могло идти ни в какое сравнение с ранее перечисленными «случаями» возникновения новых классов и подклассов. Изменения же личинок, по его мнению, могли вывести даже за пределы типа, например, от трохифоры аннелид мог возникнуть науплиус ракообразных.

С самого начала гипотеза Кёлликера получала самые различные оценки в плане ее значимости для эволюционной идеи. Предлагая вниманию русской общественности статью Кёлликера, переводчик Н. Линдемани отметил, что «изложенная в ней теория заслуживает полного внимания» (Кёлликер, 1864. С. 948). Через двадцать лет с ним солидаризировался Н. Я. Данилевский, который утверждал, что взгляды Кёлликера разделяли многие естествоиспытатели, хотя сам он и был не согласен с предложенной Кёлликером трактовкой закона развития, поскольку всякий закон природы отражает лишь некоторую общность явлений, но не объясняет ее причин (1885. Т. 2. С. 526). С подобными оценками был не согласен Н. А. Холодковский (1888). По его мнению, «теория Кёлликера не оказала никакого влияния на биологию. И это обусловлено тем, что учение Дарвина как теория развития неизмеримо выше теории Кёлликера, потому что первая объясняет весьма удовлетворительно множество многообразных явлений и не делает при этом никаких фантастических объяснений, тогда как вторая сильно грешит и в том и в других отношениях» (Там же. С. 147).

Подобные расхождения перекочевали в наше столетие. Подводя итоги подробного разбора концепции Кёлликера, Ю. А. Филипченко в 1923 г. отметил оригинальность изложенных в ней положений, богатство выдвинутых идей, позволяющих рассматривать их в целостности как «новую эволюционную теорию» (Филипченко, 1977. С. 93). Однако он считал, что «она не имела никакого успеха и прошла почти незамеченной, не вызвав широкого обмена мнений и подробных критических разборов, которых она безусловно заслуживала» (Там же). Относительно недавно аналогичная характеристика была повторена в книге «История эволюционных учений в биологии» (1966), авторы которой к тому же отрицали какое-либо значение гипотезы Кёлликера для последующего развития эволюционной теории. Можно привести и другие примеры пренебрежительного отношения к эволюционным взглядам немецкого эмбриолога.

Одновременно с Кёлликером аналогичные взгляды были высказаны знаменитым ботаником О. Геером (Heer, 1865), который на основе исследования ископаемой третичной растительности арктической области пришел к выводу о необходимости разрабатывать Umprägungstheorie («теорию перечеканок»). О внезапном возникновении новых видов в результате появления патологических

форм писал немецкий ботаник и физиолог растений В. Гофмейстер (Hofmeister, 1867). Признавая возможность внезапных резких уклонений от родительской формы, Гофмейстер вместе с тем подчеркивал, что различия между монстрами и мелкими вариациями носят сугубо количественный характер. Одно и то же отклонение можно рассматривать и как вариант, и как уродство. Их конкретная оценка зачастую зависит от способа размножения растения. Бесполое размножение и относительная простота строения растений, по мнению Гофмейстера, способствуют возникновению новых форм, которые, «если не знать их происхождения, вполне можно признать за особый таксон» (Там же. S. 363). В целом он убежден, что «новая форма могла появляться сразу, совершив сильное отклонение от родительской формы» (Там же. S. 564). Ниже будет показано, что близких взглядов придерживался Э. Гартман. Не были они чужды и таким представителям телеологического сальтационизма, как А. Виганд и Н. Я. Данилевский.

Взгляды Кёлликера нашли сочувственный отклик у Т. Гексли (Huxley, 1887). Он был согласен с Кёлликером в том, что до сих пор не найдено переходных форм ни между современными, ни между ископаемыми организмами. Не отрицал он и недоказанность репродуктивной изолированности вновь возникающих видов от родительских. Вместе с тем он не согласился с приведенными Кёлликером примерами и его трактовкой возможных механизмов возникновения новых форм, так как неизвестно, возникают ли при метагенезе, метаморфозе и т. п. действительно новые формы. Развитие пекоторых потомков вне родительского вида, по мнению Гексли, было лишь крайним случаем дарвиновской изменчивости, «которая по размерам больше, но, в сущности, сходна с той, которая имеется тогда, когда хорошо известная анконская овца развивается из яйцеклетки обычной овцы» (Там же. P. 188). Гексли напомнил, что он всегда придерживался мнения о созданных самим Дарвином ненужных трудностях для своей теории, связанных с отрицанием скачков в природе. Сам же он был убежден в том, что природа «делает значительные скачки в изменчивости сейчас и в прошлом и эти сальтации вызывают те проблемы, которые кажутся существенными в серии известных форм» (Там же). Таким образом, даже приверженцы теории естественного отбора уже в 60-х гг. усматривали рациональный смысл в концепции Кёлликера.

Весьма высоко ценил работы Кёлликера и немецкий философ Э. Гартман. В книге «Истина и заблуждение в дарвинизме», выпущенной в 1874 г., он считал вполне обоснованной мысль о том, что «первое яйцо того вида, который должен был образоваться, должно произойти в яичнике близкородственного вида путем изменения эмбриональных зачатков в самой примитивной их стадии» (Гартман, 1906. С. 38). В предложенной им органической теории развития гипотеза Кёлликера о гетерогенном размножении занимала видное место.

Подробный анализ взглядов Кёлликера сделал крупный русский эволюционист Н. А. Холодковский (1888) и оценил ее крайне негативно. Холодковский подчеркнул, что рассуждения Кёлликера носят слишком общий характер, а решающие аргументы о метагенезе и педогенезе не указывают прямо на появление новых форм. В построениях Кёлликера, по мнению Холодковского, все «держится на аналогиях, может быть и остроумных, но мало доказанных» (Там же. С. 139). Неубедительно выглядела и аналогия всеобщего закона развития с законом всемирного тяготения, который не только сформулирован, но и выражен математически. Кёлликер же, постулируя некий закон развития, ничего не может сказать о его сущности. Недоступно проверке и утверждение Кёлликера о действии этого закона на других планетах. Неоправданна также и используемая им аналогия с кристаллами, так как кристаллы не размножаются, их сходство действительно определяется законами природы, а не общностью происхождения, как у организмов. Не удовлетворило Холодковского и утверждение Кёлликера о несоместности принципа полифилии с дарвиновской теорией естественного отбора. Однако сам факт подробного анализа концепции Кёлликера опровергает вывод Холодковского о том, что она осталась неизвестной для большинства биологов-эволюционистов. Не случайно впоследствии многие усматривали в его работах прообраз концепций С. И. Коржинского и Г. де Фриза (Теккель, 1908; Делаж, Гольдсмит, 1916. и др.).

Можно привести и другие примеры, опровергающие мнение о незначительном влиянии Кёлликера на эволюционную мысль XIX в. Его работы не раз были подвергнуты подробному критическому анализу, а заключенные в них идеи сальтационизма, телеологии и автогенеза заняли существенное место во многих работах, начиная от К. Нэгели и кончая сторонниками концепции прерывистого равновесия. Так, например, Нэгели, хотя и не выражал особого сочувствия идеям об эволюции путем резких скачков, допускал элементы сальтационизма при объяснении причин возникновения надвидовых таксонов (Nägeli, 1884). Если Кёлликер любое крупное изменение связывал с преобразованиями эмбриона, то Нэгели отодвигал начало этих событий на еще более низкие уровни организации живого, связывая их с преобразованиями самого наследственного вещества половых клеток (идиоплазмы). Так, он мимоходом бросил мысль о скачкообразном характере крупных филогенетических изменений, обусловленных, правда, постепенно накапливающимися в идиоплазме наследственными отклонениями. Эта мысль о различном эффекте одних и тех же изменений при их проявлении на разных уровнях организации живого бесспорно была очень перспективна.

Именно Кёлликер положил начало искоренению теологии при обсуждениях вопроса о причинах резких переключений органических форм. Его сальтационизм носил естественнонауч-

ный характер и подкреплялся не столько натурфилософскими рассуждениями, сколько эмпирическими данными. По существу он прокладывал путь к изучению вопроса о роли онтогенетических преобразований в филогенезе, разработка которого стала возможной лишь в XX в. Достаточно вспомнить концепции филэмбриогенезов А. Н. Северцова (1910), типострофизма О. Шиндewolf (Schindewolf, 1936, 1950), системных мутаций Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), онтомутаций А. Далька (Dalcqué, 1949) и т. д. Влияние Кёлликера оказалось столь значительным, что он практически преобразовал даже основной принцип неоламаркизма о медленных и постепенных преобразованиях. Так, например, лидер неоламаркизма в палеонтологии Э. Коп не раз подчеркивал, что образование новых таксонов происходит пароксизмами (Соре, 1887. Р. 79; 1896. Р. 25).

Все вышесказанное позволяет сделать вывод о том, что работы Кёлликера были важным этапом в развитии неокатастрофизма. Именно здесь катастрофизм окончательно стал эволюционной концепцией (неокатастрофизмом), опирающейся на данные не только палеонтологии, но и биологии развития.

4.3.4. Попытки синтеза телеологического сальтационизма с концепцией постоянства видов и градуализмом

Своеобразной формой телеологического сальтационизма стали работы немецкого ботаника А. Виганда (Wigand, 1872, 1874, 1876, 1877), которого обычно вспоминают как автора трехтомного сочинения «Дарвинизм и естествознание Ньютона и Кювье». Труд же этот чаще всего оценивают как безуспешную попытку опровергнуть теорию естественного отбора. При этом забывается оригинальное стремление Виганда как-то синтезировать концепцию постоянства видов с идеей эволюции, протекающей скачками. Впервые эта точка зрения была изложена в гипотезе о «примордиальной», первичной, клетке (Wigand, 1872). Виганд исходил из того, что и концепция эволюции, и концепция неизменности видов являются верными относительно определенных этапов в истории органического мира. Себя же он считал призванным объединить эти два различных мировоззрения в рамках единой теории, исходящей из существования некоего всеобщего закона природы. Этим законом объясняется сходство в органическом мире, отражаемое в естественной системе, подобно тому как классификация химических элементов или кристаллов предопределяется периодическим законом Менделеева или же законами кристаллизации.

Теорию Дарвина Виганд отвергал по трем соображениям. Во-первых, он считал, что упор Дарвина на случайное возникновение

новых форм вступает в противоречие с господствующей во всей природе закономерностью и четко выраженным в истории органического мира единым планом развития. Во-вторых, он не мог согласиться с тем, что новые типы организации возникли путем суммирования мелких индивидуальных изменений. Данные палеонтологии свидетельствуют, по его мнению, о том, что «новые формы возникли не постепенно, а внезапно, скачкообразно, а в пределах геологических периодов и на протяжении тысячелетий исторического времени остаются без изменений» (Wigand 1872. S. 7). Наконец, Виганд был уверен, что «естественным отбором нельзя объяснить отсутствие переходных форм между современными видами, родами и т. д.» (Там же).

Не устраивало Виганда и дарвиновское объяснение происхождения органических форм из одной или нескольких первичных клеток. Видовые особенности, по его мнению, выражены всегда столь же четко, как и характеристики более крупных таксонов. Поэтому виды отличаются от других таксонов лишь набором описываемых свойств. Придерживаясь самой широкой полифилии, Виганд полагал, что на заре жизни возникло множество первичных клеток, из которых независимо друг от друга и произошли все современные виды.

Отвергнув идеи градуальной эволюции и монофилии, Виганд вместе с тем не согласился и с концепцией гетерогенного размножения, хотя и отметил ряд ее преимуществ перед теорией Дарвина. Он усматривал их в признании Кёлликером внезапного порождения новых форм в соответствии с внутренним законом развития. Однако Виганд считал, что гипотеза Кёлликера построена на неправдоподобных аналогиях, на переносе механизмов метакении и метаморфоза, характерных для организмов с бесполом размножением, на организмы, размножающиеся только половым путем. Подобные превращения амфимиктов казались ему совершенно невозможными. Оплодотворенная клетка с самого начала содержит точную программу развития, отклонение от которой невозможно в ходе онтогенеза. Кроме того, с позиций гетерогенного размножения можно объяснить различия организмов, а не их сходство. Если же за масштаб возникновения новых форм принимать возникновение медузы из гидры, т. е. фактически образование нового типа, то «как тогда объяснить возникновение близкородственных форм, различных видов одного рода, различных родов одного семейства, поскольку для столь малых отличий мы не имеем аналога в чередовании поколений» (Там же. S. 12). Приводимые же Кёлликером примеры гетерогенного размножения вели к изменению основного плана строения, к преобразованию одного типа в другой. В таком случае следовало бы принять возможность образования млекопитающего из рыбы или даже моллюска, паноротикиков из мхов или водорослей. Но у организмов с половым размножением превращение форм строго ограничено.

Разобрав и отвергнув концепции Дарвина и Кёлликера, Виганд предложил собственное объяснение причин существования единства в разнообразии органического мира. Суть его гипотезы сводилась к тому, что на стадии «примордиальных» клеток шло интенсивное образование зародышей будущих видов. В течение некоторого времени эти зародыши передавались в латентном состоянии, пока внутренний закон развития не пробуждал их к проявлению. Тем самым наступал период реализации имеющихся потенций. Из примордиальной клетки развивается длинный ряд «личиночных стадий», из которых далее выходят готовые и уже неизменные виды.

Вместо концепций градуализма и гетерогенного размножения Виганд предложил гипотезу истощения образовательной силы и постепенного затухания эволюции. Согласно этой концепции, формообразование шло быстро только на начальных стадиях развития органического мира, а затем в ходе растраты «образовательной силы» ранг вновь возникающих таксонов все уменьшался вплоть до образования постоянных видов.

Вскоре Виганд выступил с более подробным изложением своих взглядов (Wigand, 1874—1877). Его трехтомник «Дарвинизм и естествознание Ньютона и Кювье» был назван Г. Зейдлицем (Seidlitz, 1875) самой дорогой критикой дарвинизма, так как трехтомник стоил целых четыре талера. Такая ирония, на наш взгляд, неуместна. Перечитывая эту книгу в наши дни, можно убедиться, насколько актуально поставлены в ней конкретно научные и методологические проблемы, большинство из которых и сейчас являются предметом ожесточенных дискуссий. Не отвлекаясь в сторону от основной нашей задачи, хотелось бы отметить прежде всего фундаментальность проведенного Вигандом исследования. Он попытался дать «по возможности всестороннюю, творческую и одновременно методологически обоснованную критику всех положений теории Дарвина с указанием границ ее действия» (Wigand, 1874. S. 4). Наряду с рассмотрением чисто естественнонаучных проблем (вид и видообразование, устойчивость и изменчивость видовых признаков, частота изменчивости, законы наследственности, борьба за существование и естественный отбор, роль полового отбора, дивергенция и параллелизмы, прогрессивная эволюция и т. д.) Виганд посвятил специальный том методологическим аспектам дарвинизма, его эпистемологическим и онтологическим основаниям (Wigand, 1876). В третьем томе был дан подробный анализ различных эволюционных концепций (Wigand, 1877). В сущности этот трехтомник был попыткой создать некую целостную эволюционную концепцию.

Анализ естественнонаучных проблем привел Виганда к выводу, что теория Дарвина «с самого начала вступает в противоречие с понятием постоянства видов, выведенным из опыта и поэтому тщательно обоснованным» (Wigand, 1874. S. 203). Наблюдая ре-

центные формы, он не находил доказательств эволюционной роли борьбы за существование и естественного отбора, которые, будучи основаны на случайной изменчивости, никак не могли привести к выработке приспособлений. Подтверждения дарвинизму он не видел и в палеонтологической летописи. Особенно его смущала дарвиновская непоследовательность в отождествлении ныне действующих факторов и законов эволюции с факторами и законами, действовавшими в прошлом. В частности, он указывал, что такое понимание соотношения событий прошлой и современной эволюции противоречит дарвиновскому предположению, что в «более древние времена физические изменения Земли, вероятно, шли быстрее и сильнее, чем в настоящее время» (Там же. S. 284—285).

Лишь отчасти справедливым ему представлялось и утверждение о прогрессе в ходе истории органического мира, так как главные типы животных (лучистые, моллюски, членистоногие, позвоночные), а также растений (водоросли, папоротники, голосеменные и покрытосеменные), по мнению Виганда, существовали во всех периодах, начиная с карбона, и «прогресс можно увидеть только в пределах отдельных классов» (Там же. S. 285). Не согласуются с дарвинизмом и факты внезапного появления близкородственных форм на границах многих геологических периодов. Однако эти факты становятся понятными, если допустить, что история органического мира протекает как единый процесс, подобный процессу индивидуального развития, «происходящему скачками в соответствии с внутренним законом» (Там же. S. 288). Анализ таксономического состава фаун смежных отложений убеждал его в том, что «замещение ископаемых идет не постепенно, а скачкообразно» (Там же. S. 289), поэтому нигде нет переходных форм, а новый вид появляется рядом со старым уже в готовой «перечеканенной форме».

Дарвиновские рассуждения о неполноте палеонтологической летописи были для Виганда совершенно неубедительными. Он не понимал: «Почему палеонтологическая летопись вполне достаточна, где речь идет об обосновании трансмутационной теории, и почему она становится полностью ненадежной, когда делаются попытки на ее основе опровергнуть эту теорию?» (Там же. S. 291). Вообще он считал нужным вести разговор не о неполноте палеонтологической летописи, а о том, почему не сохранились именно исходные и переходные формы. В итоге он пришел к твердому выводу: «Все, что нам известно в настоящее время, свидетельствует о внезапном появлении резко ограниченных групп» (Там же. S. 292).

Не найдя оснований принять трансмутационную теорию для современных видов, Виганд был уверен, что только в начальный период истории жизни, когда доминировали скачкообразные превращения примордиальных клеток, было возможно формообразование, при котором «от морфологической разности берется типичная

замкнутость превращения, а от уродств — внезапность их появления» (Wigand, 1874. S. 50). Иными словами, только тогда внезапные, скачкообразные изменения могли привести к устойчивой форме, способной к успешному размножению.

Мы не будем отставиваться на той оживленной дискуссии, которую вызвала теория Виганда. Ее отзвуки можно найти в книгах Ю. А. Филипченко (1923) и К. М. Завадского (1973), а также во многих современных спорах по проблемам неравномерности темпов эволюции. И это не случайно, так как, хотя в его теории и чувствуется определенное влияние натурфилософии, в целом она представляет довольно редкую попытку с позиций ботаники развить концепцию телеологического сальтационизма, исходя из аналогии метаморфоза листьев и филогенеза (Junker, 1993). Однако целесообразно рассмотреть попытки дополнить и далее развить идеи Виганда, предпринятые его современниками Э. Гартманом и Н. Я. Данилевским.

В 1875 г. в книге «Истина и заблуждение в дарвинизме» (Гартман, 1906) Гартман одним из первых откликнулся на концепцию Виганда, который, по его мнению, «дает сильное критическое освещение дарвинизма и отличается почтым знанием дела и остроумием аргументации» (Там же. С. 20). Вместе с тем у него вызвала возражение попытка Виганда отрицать эволюцию современных видов. Свой путь Гартман видел в синтезе теории Дарвина с концепцией гетерогенного размножения. «Гетерогенное зарождение и постепенное изменение могут великолепно улиться рядом в процессе органического развития» (Там же. С. 42). Первое из них объясняет происхождение крупных таксонов и новых типов организации, а второе — процессы видообразования. Теория гетерогенного размножения как бы отражает скелет грандиозного процесса эволюции, а трансмутационная теория Дарвина показывает, как этот скелет постепенно облекался плотью. Такими образными сравнениями Гартман пытался обосновать свою компромиссную позицию в дилемме сальтационизма и градуализма.

Однако ведущее значение он бесспорно отводил сальтационным преобразованиям: «...внезапно, сразу же в известное время в филогенетическом развитии происходит скачок, который обуславливает морфологическое изменение данного типа, проявляющееся вполне лишь при достижении им полного развития» (Там же. С. 46). Об этом, по мнению Гартмана, свидетельствуют не только данные, приводимые Келликером, но и весь предшествующий опыт палеонтологии. При исследовании ископаемых форм становится ясным, что периоды коренного обновления фауны и флоры были кратковременны по сравнению с периодами их неизменного состояния. Даже в тех случаях, когда будто бы имеется полная совокупность переходных форм (например, филогенетический ряд паллодии), Гартман считал возможным отрицать постепенность эволюции, так как сходство якобы могло быть не генетическим, а

систематическим, т.е. обусловленным не единством происхождения, а единством плана строения.

Гартман справедливо указывал на то, что в принципе невозможно абсолютизировать преемственность и постепенность. Сколь бы ни было мало изменение, оно всегда дискретно. Поэтому даже в случаях градуальных изменений закономерен вопрос о размерах, масштабе скачка. Подобная постановка вопроса представляется методологически важной, указывая путь для слияния противоположностей сальтационизма и градуализма. В свете такой постановки вопроса понятно и оправданно стремление Гартмана представить теорию гетерогенного размножения и постепенного развития «лишь модифицированными способами, посредством которых осуществляется во внешнем мире внутренний закон развития: обе теории дополняют друг друга, идут рука об руку и зависят друг от друга» (Там же. С. 63).

В предложенной Гартманом органической теории развития и дарвинизм, и концепция гетерогенного размножения должны были занять определенное место. Дарвиновские факторы эволюции (борьба за существование, естественный отбор, наследственность, изменчивость, прямое влияние внешней среды, упражнение и неупражнение органов, корреляционная изменчивость и половой отбор) ответственны за постепенное преобразование видов. Образование же крупных таксонов, связывающее все современные формы реальным генетическим родством, идет за счет гетерогенного размножения, при котором осуществляются планомерные и закономерные метаморфозы зародышей. Но подлинное единство органического мира и систематическое родство организмов, согласно Гартману, обеспечивается неким идеальным родством, осуществляемым через аналогию и закономерный характер развития.

Таким образом, основой синтеза сальтационизма и градуализма была, по Гартману, телеология. Но попытка объединить последнюю с селекционизмом с самого начала была обречена на неудачу. Практически она осталась малоизвестной биологам, хотя книга Гартмана и была переведена на многие зарубежные языки. Ее забвению способствовал и чрезвычайно сложный и умозрительный характер большинства рассуждений автора.

В середине 80-х гг. с развернутой критикой дарвинизма выступил ученик К. М. Бэра крупный ихтиолог Н. Я. Данилевский, автор популярной ныне книги «Россия и Европа», ставшей прообразом последующих концепций замкнутых, циклически развивающихся типов культур О. Шпенглера и А. Тойнби. В обширном груде объемом более 1200 страниц он попытался суммировать все возражения, высказанные дарвинизму за 25 лет его существования (Данилевский, 1885). К сожалению, ему не удалось выполнить обещания и изложить собственные взгляды во втором томе данного сочинения. Смерть в 1885 г. помешала ему осуществить это намерение. Вышедший после смерти автора второй том содержал лишь подго-

товительный материал по проблеме происхождения человека (1889). Поэтому о его взглядах всегда судили только по осуществленной им критике дарвинизма.

Публикация этой книги вызвала в отечественной литературе напряженные споры. В его защиту выступили философы, стоявшие на позициях телеологии и идеализма (см., например, Страхов, 1887а, 1887б, 1889). С другой стороны, она была подвергнута критике в статье А. С. Фамицины (1889) и резким нападкам, выходящим за рамки научной полемики, в статьях К. А. Тимирязева (1887, 1889). Выступления этих ведущих биологов-эволюционистов произвели большое впечатление на научную общественность, убедив ее в том, что опровержение дарвинизма Данилевским оказалось, по словам Н. А. Холодковского (1888), совершенно несостоятельным. Это дало основание Ю. А. Филипченко утверждать, что «книга Данилевского, как и Виганда, не имела никакого успеха» (1977. С. 111). Из-за недостатка места мы не будем подробно останавливаться на всей аргументации Данилевского и на дискуссиях вокруг его книги. Тем более, что эта дискуссия уже не раз становилась предметом специального анализа (Райков, 1957, Завадский, 1973, Строгонов, 1981).

Основные возражения Данилевского дарвинизму были сведены Б. Е. Райковым к восьми пунктам. Среди них затерялись исключительно важные соображения о роли крупных изменений в происхождении domesticiрованных животных и культурных растений. Правда, сам автор не претендовал на какие-то новые данные, опираясь в основном на материал, уже собранный в эволюционной теории, и в том числе в трудах Дарвина.

Анализ материала по domesticiрованным животным и растениям привел его к одному значимому выводу, что наиболее значительные изменения не зависят ни от внешних факторов, ни от гибридации. Он не видел оснований принять искусственный отбор за ведущий фактор образования пород и сортов. Искусственный отбор способен дошлифовать уже возникшую исходную форму, однако основой для него служили крупные, внезапными скачками происходящие изменения, частично уродливые или болезненные, частично же вполне нормальные. «На выведенном ими высоком фундаменте здания собственно подбор построил только сравнительно небольшую башенку» (Данилевский, 1885. Ч. I. С. 511). Суть отбора состоит лишь в сохранении уже имеющихся значительных изменений, происходящих в форме более или менее внезапных преобразований.

Среди приводимых Данилевским примеров внезапного появления новых форм: однолиственная земляника Дюшена, обнаруженная в 1763 г., многочисленные случаи появления пирамидальных разновидностей кипариса, пихты и плакучей туи и т. д. Особое внимание он уделил работам селекционеров Ван-Монса и Декапа, которым удалось сразу получить довольно устойчивые разновидности

культурных сортов груш из высеянных семян диких груш. Из приведенной Данилевским таблицы происхождения 144 сортов домашних груш следует, что 33 сорта были найдены сразу в готовом виде, причем хорошо известно, когда и в каком месте это произошло. О происхождении 30 старинных сортов ничего неизвестно. 18 сортов выведены Ван-Монсом путем методического подбора от резких уклонений, три сорта найдены в садах. Остальные 63 сорта выведены путем дополнительной селекции от уже имеющихся разновидностей культурных груш. Это свидетельствует о том, что «нельзя сомневаться в той значительной роли, которую играют самопроизвольные, внезапные проявления в образовании пород» (Там же. С. 411).

Немало примеров внезапного появления новых форм Данилевский извлек из трудов Дарвина. Здесь и традиционные ссылки на внезапное возникновение анконских и мошанских овец, скотины. Уродства, по мнению Данилевского, играли ведущую роль и в происхождении многих пород собак (такса, мопс, лягавая), голубей (дутьш, трубастый, яковинец, короткоклювый турман), рыб (китайская золотая рыбка, озерные и прудовые карпы), кур и уток (утки с крочковатым клювом, чернокожие и чернокостные куры), лошадей (арабская и английская породы) и т. д. Проведя сравнительный анализ отличий между породами, выведенными методическим отбором, и исходными отличиями между родоначальниками пород и их дикими предками, Данилевский пришел к выводу, что «главная доля в разнообразии пород должна быть приписана уродствам, наследственным болезням, крупным внезапным изменениям» (Там же. С. 421). Так, например, породы лошадей обязаны своим происхождением не столько искусственному отбору, сколько тем коренным различиям, которыми характеризовались их разновидности еще до domestикации. Сравнивая изменчивость домашних и диких животных и растений, Данилевский отвергал довод о невозможности сохранения редко отклоняющихся форм в природе.

Не находил он и оснований принять утверждение о постепенном возникновении крупных таксонов, поскольку появление каждого из них требовало такого числа согласованных мелких изменений, что вряд ли было бы возможным возникновение адаптированной формы. Здесь он добавил лишь единственный собственный пример: диск на голове реморы, с помощью которой она присасывается к днищу корабля, скалам, другим рыбам.

В конечном итоге, разобрав все прямые и косвенные доводы в пользу внезапного становления новых пород, новых типов организации и приспособления, Данилевский приходит к выводу, что такие события можно объяснить только разумной творческой силой. «Если эти изменения должны были происходить крупными скачками, то они не могли бы оказаться приноравливаемыми к внешним условиям их бытия иначе, чем по определенному плану развития, имеющему в виду достижение определенной цели» (1885. Ч. 2.

С. 526). Он критиковал Дарвина за псевдотеологию, когда ищутся надуманные объяснения для доказательства адаптивности явно бесполезных и даже вредных признаков у животных и растений, а также случаев параллельного развития сходных структур у разных групп животных. Процесс развития, по мнению Данилевского, детерминируется внутренним законом, а не регулируется внешними обстоятельствами. В нем он усматривал не только целесообразность, но и целеполагание. Таким образом, он по существу возвращался к теологическому сальтационизму. Заменяв статическую целесообразность динамической, Данилевский в качестве модели филогенеза предлагал онтогенез, «при котором в процессах, происходящих как бы во внешней для организма природе (в метаморфозе насекомых, в явлениях перемежаемости поколений и пр.), так и внутри яйца, или в материнской утробе, одни определенные формы переходят в другие, столь же определенные, и определенным образом дополняются и замещаются» (Там же. С. 421).

Сто лет, прошедшие со времени появления двухтомника Данилевского, показали, что были не правы как его апологеты (Страхов, Розанов), так и его критики (Тимирязев, Фаминцын). И хотя его книга была забыта на несколько десятилетий, но в начале 20-х гг. нынешнего века Л. С. Берг (1922б), по существу, пришел к тем же основным выводам, что и Данилевский, отметив с удивлением, что только после написания «Номогенеза» он узнал о существовании книги Данилевского. Уничтожающий приговор Филиппенко и Тимирязева в адрес Данилевского следует признать преждевременным. Критикуя его за неоригинальность телеологической трактовки эволюции, они не заметили его громадной работы по суммированию фактов, свидетельствующих о возможности резких преобразований в процессах становления новых пород животных и сортов растений. Тем самым создавался арсенал доводов в пользу концепции, получившей уже в наши дни название «мгновенного» или «неоформогенного» видообразования (Майр, 1968, Завадский, 1968). Стремление искать альтернативные пути градуальному объяснению процессов видообразования — главная заслуга книги Данилевского. Спокойный анализ этой работы с позиций сегодняшнего дня был бы весьма своевременен и полезен.

4. 3. 5. Сальтационизм, теология и мутации В. Ваагена

Впервые термин «мутация» был использован еще в додарвиновской биологии известным французским ботаником М. Адансоном (Adanson, 1763). Обсуждая проблему возникновения новых видов, он описал различные типы изменений, которые впоследствии не раз использовались для доказательств возможности внезапного видообразования. Особый интерес вызывали различные

мутанты — уроды. Это формы с волосковидно разделенными листьями и листьями, разрезанными на узкие доли неравной ширины, у льянки, появление у обыкновенной земляники однолистной формы, внезапное появление в потомстве обыкновенного ячменя растений с четырехгранными колосьями. Правда, сам Адансон считал эти факты доказательством невозможности эволюции. Он подчеркивал, что условия среды и воздействия человека обуславливают постоянную изменчивость внутри вида, но, как правило, новые формы являются уродами и неспособны к размножению. Сравнивая рассуждения о превращении видов с мечтами алхимиков о превращении серебра в золото, Адансон подчеркивал, что в наши дни уже ни один натуралист не приемлет подобных допущений.

В 60-х гг. XIX в. термин «мутация» был вновь использован для обоснования сальтационных представлений. Изучая юрских аммонитов *Opellia subradiatus*, В. Вааген впервые использовал это понятие в области палеонтологии (Waagen, 1869). Мутациями он называл преобразования видов во времени, при переходе от одного горизонта к другому. Мутации характеризовали резкие морфологические различия между формами одного и того же вида, сменяющими друг друга в стратиграфических слоях. Они устойчивы на протяжении всего горизонта и никогда не выходят за его пределы. В этом их отличие от вариегетов (географических подвидов), которым соответствуют локальные географические формы. Формы, характерные для данного слоя, могут встречаться в различных местах, однако никогда формы из более древних отложений не встречаются в поздних слоях. Таким образом, в отличие от подвидов современных форм мутации ограничены друг от друга не горизонтально, а вертикально.

Для Ваагена мутации были скачками значительного масштаба, выходящими за рамки обычной внутривидовой флуктуирующей изменчивости, наблюдаемой у современных форм. По существу он брал фрагменты филогенетической линии, отделенные от других не столько эволюционно-биологическими параметрами, сколько геологическими, т. е. прерывами в отложениях. Восходящий ряд мутаций в серии геологических слоев, согласно Ваагену, представлял собой коллективный вид или филогенетический ряд по современным представлениям. Поскольку мутации появляются внезапно и в разных местах возникают одни и те же формы, то Вааген считал, что механизм их образования принципиально отличен от образования географических подвидов. Массовое появление мутаций он приписывал действию автономических сил, названных им «законом развития» (Waagen, 1869. S. 239).

Таким образом, характерными чертами концепции Ваагена были следующие положения: 1) принципиальное различие в механизмах формирования географических и палеонтологических подвидов, т. е. пространственных рас и рас временных; 2) внезап-

ное появление новых форм; 3) массовый характер преобразований; 4) развитие в строго определенном направлении.

Все это выводило теорию Ваагена за пределы дарвиновского учения, что он и сам прекрасно понимал, указывая на существенные отличия своих взглядов от дарвиновских представлений. Более того, в одном из своих последних сочинений он попытался рассмотреть данные палеонтологии в свете библейского мифа о сотворении Земли и ее населения, приурочивая геологические периоды (силур, девон, карбон, пермь, мезозой и кайнозой) к соответствующим шести дням творения (Waagen, 1898).

Выводы Ваагена о скачкообразном возникновении подвидов были отчасти поддержаны и другим крупным специалистом по аммонитам М. Неймайром (Neumaug, 1889), который также исследовал юрских аммонитов, но из рода *Phylloceratitea*. По мере перехода от нижних слоев к верхним наблюдалось усложнение перегородок между камерами, которое осуществлялось не постепенно, а скачкообразно. Вот как описывал сам Неймайр результаты своего исследования: «Я долго занимался подробнейшим изучением филоцератид... и пришел к выводу, что мало есть форм, у которых были бы столь незначительные различия между одновременными существующими индивидами. И если такие различия существуют, то они касаются любых других признаков, но не формы перегородок между камерами» (1889. S. 59). Вариации этого признака столь незначительны, что их заметит только опытный палеонтолог. «Но хотя именно этот признак почти не изменяется у одновременных экземпляров, в смежных геологических отложениях именно он сильно изменяется» (Там же. S. 60). Все это давало ему основания согласиться с выводом Ваагена о существовании отличий мутаций ископаемых форм от изменчивости географических подвидов.

Признавал Неймайр и наличие направленной изменчивости среди аммонитов из семейства *Aegoceratidae*, в результате чего у различных групп появляются сходные типы структуры раковины. Правда, он считал, что причина подобного параллелизма заключается в том, что организация аммонитов обуславливает возможность их изменений лишь в определенных рамках. Признаки же проявляются под действием механических факторов. В то же время построенные им ряды паллюдин свидетельствовали о строгой постепенности в преобразовании видов.

Идеи Ваагена и Неймайра получили весьма широкое распространение в палеонтологии. Так, например, французский палеоботаник Р. Зейлер (Zeiller, 1900) также утверждал наличие периодических, очень быстрых преобразований ископаемых форм. Во всех исследованных им группах, даже в случае достаточно полных рядов, изменчивость внутри вида была ограничена определенными рамками, отделяющими близкородственные виды или роды. Серии ископаемых форм в конечном счете всегда оказываются прерван-

ными. Между четко различными видами и родами никогда нет переходных форм.

Мутации Ваагена сыграли важную роль в развитии сальтационистских представлений. Если палеонтологи, постулируя скачкообразный характер формообразования, до этого обычно имели в виду возникновение крупных таксонов, то здесь впервые ставился вопрос об образовании внутривидовых единиц. К тому же установленные Ваагеном мутации носили ступенчатый характер, что в принципе могло приводить к появлению новых особенностей трансгрессивного характера.

Ископаемый материал не позволял судить о наследственном характере мутаций Ваагена. Возможно, они были лишь модификациями. По сути дела здесь вставала та же проблема, которая вызвала ожесточенную дискуссию о природе прерывистого характера изменения формы раковины у двусторчатых моллюсков *Cryptopexon vesiculous* среди сторонников и противников концепции прерывистого равновесия (Williamson, 1978).

Благодаря Ваагену и Неймайру палеонтология начала участвовать в решении вопроса о механизмах видообразования. Возникла возможность как-то синтезировать знания о результатах эволюции в масштабах геологического и исторического времени. Сальтационизм стал принимать форму микросальтационизма и практически уже совпадал с вскоре появившейся мутационной теорией Г. де Фриза. Но голый эмпиризм при решении фундаментальных проблем видообразования оказался плохим подспорьем для теории и привел в конечном счете Ваагена к обобщениям в духе телеологического мутационизма и к прямолинейному истолкованию факта прерывистости в рядах ископаемых аммонитов.

4. 4. Неокатастрофизм в американском эволюционизме второй половины XIX в.

Неокатастрофистские представления получили широкое распространение в научном сообществе Европы, а вопрос о характере эволюционных изменений был одним из наиболее оживленно обсуждавшихся на протяжении всей второй половины XIX в. Несколькими иначе обстояли дела на американском континенте (Numbers, 1998). Причин тому существует несколько. Во-первых, научное сообщество в Северной Америке в этот период еще только вступило в завершающую стадию своего формирования. Оно было свободно от интеллектуальной традиции, связанной с обсуждением вопросов, порожденных коллизиями катастрофизм—униформизм, градуализм—сальтационизм, типологизм—трансформизм и г. п. Многие аспекты проблемы неравномерности темпов эволюции, обсуждавшиеся европейскими учеными, не привлекали внимания их американских коллег.

Во-вторых, в это время в пауке уже разрешена была практически дилемма эволюционизм—креационизм. Последний в той или иной степени впитал в себя эволюционную составляющую. Показательно, что Л. Агассис, внесший значительный вклад в развитие зоологии и палеонтологии в Америке, не имел здесь учеников, разделявших его антиэволюционные взгляды, в то время как ранее в Европе ему удалось создать такую школу.

Наконец, в-третьих, научное сообщество Америки испытывало, если можно так сказать, весьма осязаемый «теологический прес-сис». Он объясним тем, что формирование новой социальной общности — американского народа, объединившего в себе представителей многих конфессий, сопровождалось широким обсуждением вопросов, казалось бы, чисто религиозного характера, но влияющих и на обсуждение проблем науки. Характерно, например, что антидарвиновская работа С. Д. Майварта, часто оцениваемая в Европе как своеобразное порождение ортодоксального католицизма, никогда не рассматривалась в таком плане в Америке. В условиях складывающейся мировоззренческой религиозной системы — фундаментализма обсуждение многих проблем науки о живом приобретало часто спиритуалистический оттенок.

Вместе с тем широкое распространение получили попытки как-то соединить духовное начало с действием селективных сил. В этих условиях противники эволюционизма, хотя и производили немало шума, вскоре оказались в явном меньшинстве в американском биологическом сообществе (Numbers, 1992). Среди протестантов все чаще стали встречаться попытки как-то соединить библейский креационизм с эволюционной концепцией (Livingstone, Noll, 2000).

При этом дарвиновская теория вызвала существенные изменения в их вере в духовную уникальность человека и американцев, как Богом избранной нации (Rupe, 1996). На восприятие дарвинизма в США значительное влияние оказывали грандиозные социальные и экономические изменения, связанные с ускоренной индустриализацией, капитализацией, нарастанием классовых различий, а также с массовой миграцией католиков и евреев из Европы. Все это угрожало позиции англосаксонской протестантской элиты. Многие из них находили утешение в эволюционной концепции Г. Спенсера, который разделял в целом ламаркистский взгляд на эволюцию как целенаправленный, прогрессивный процесс. Подобные умонастроения нашли отражение в эстетических взглядах и произведениях многих американских художников и писателей.

Вместе с тем именно в США зародилось фундаменталистское движение, сторонники которого попытались библейский креационизм доказать при помощи данных современной науки. Как показано в десятилетней книге «Креационизм в Америке 20-го века», до начала 60-х гг. фундаменталисты составляли в Америке ничтожное меньшинство (Creationism in., 1995). Теперь они явно активизировались. Их общества насчитывают десятки миллионов че-

ловек, однако им противостоят многочисленные антиклерикальные сообщества типа Общества гуманистов, Международного этического союза, отстаивающие свободомыслие, атеизм.

Вопреки широко распространенному убеждению о глубокой религиозности западного человека на самом деле идет все ускоряющаяся секуляризация общества. Даже в США, где 90 % граждан считают себя верующими, большинство из них под этим понимает не принятие церковных канонов, а верность морали, преданность стране и обществу (Митрохин, 2000). В соответствии с духом этого большинства часть американских эволюционистов подчеркивает: «Некоторые социальные последствия указывают, что эволюционные убеждения скорее совместимы с христианской верой, чем противостоят ей, как пытаются доказать это фундаменталисты в своих атаках на преподавание эволюционной теории в школах» (Ayala, 2000. P. 573).

Следует помнить, конечно, и то, что распространение эволюционной идеи в американской биологии было связано в значительной степени с небывалым расцветом палеонтологических исследований и их популярностью в обществе (Wallace, 1999). Здесь прочные позиции имело и учение Лайеля (Wilson, 1998). Наиболее видные американские эволюционисты того времени — А. Гайетт, Э. Коп, О. Марш, Г. Осборн — были палеонтологами. Своеобразным исключением в этом ряду был только ботаник А. Грей. К оценке его взглядов мы и обратимся вначале, чтобы лучше понять тот научный контекст, в рамках которого развивался американский катастрофизм.

4. 4. 1. А. Грей: понимание постепенности эволюционного процесса

Аза Грей (1810—1888) в течение более чем 30 лет являлся профессором естественной истории Гарвардского университета и пользовался большим уважением в США. Ему было доверено возглавить Американскую академию искусств и наук, а также Американскую ассоциацию содействия развитию науки. Вместе с Дж. Дана и Л. Агассисом он руководил изданием «Американского журнала науки». Грей внес весомый вклад в развитие ботанико-географических исследований. Однако в историю науки он вошел главным образом как ревностный пропагандист дарвинизма. Привычной стала оценка его как «американского Гексли», очевидно, потому, что творчество последнего, и особенно общественная деятельность, несравненно лучше изучены. Труды же самого Грея обстоятельно рассмотрены только в монографии А. Дюпре (Dupree, 1959), который подготовил переиздание книги Грея «Дарвинизма», впервые увидевшей свет в 1876 г. (Gray, 1963). Этим изданием мы и будем пользоваться.



Аза Грей

О содержании работы красноречиво говорит ее название. Грей объединил в ней те из своих публикаций по проблемам эволюции, которые считал наиболее существенными. Хронологически они распадаются на два временных отрезка: 1860—1863 и 1872—1875 гг. И это не случайно. Первый период связан с началом обсуждения «Происхождения видов» Дарвина, второй же — со временем, когда критическое отношение к его теории возобладавало в американском эволюционизме. В каждом из них по своему преломилась точка зрения Грея на вопрос о скорости эволюционного процесса.

Отправным моментом для ее характеристики служит тот факт, что Грей был чрезвычайно близок в понимании органической эволюции к Дарвину. Именно Грею Дарвин изложил в сжатом виде основные положения своей теории. Это письмо, датированное 5 сентября 1857 г., служило документом для доказательства его приоритета в разработке концепции естественного отбора. В нем Дарвин совершенно определенно формулирует свое понимание вопроса о скорости эволюции и его значения для теории естественного отбора. «У каждого возникнут многочисленные возражения против этой теории. На многие из них найдутся, я полагаю, удовлетворительные ответы. Самые резкие возражения устраняются положением: „Natura non facit saltum“. Медленность изменений, а также тот факт, что только незначительное число особей изменяется одновременно, послужат ответом на другие. Крайняя неполнота нашей геологической летописи ответит на остальные», — писал Дарвин (1950. С. 90). Под каждым из этих утверждений мог подписаться и Грей.

Впервые ему довелось обратиться к ним в 1860 г. 8 марта в Бостонском научном клубе он прочитал доклад, посвященный аксиоме «Natura non facit saltum» (см. подробнее: Dupree, 1959. Р. 285). Хотя этот доклад и не был опубликован, высказанные в нем мысли Грей использовал в выступлении на специальном собрании Американской академии наук, состоявшемся 27 марта и посвященном обсуждению дарвиновской теории отбора. Только двое из ораторов — Агассис и Грей были биологами. Кроме них выступили профессор философии и богословия Гарвардского университета

Ф. Боуэн и профессор права — Т. Парсонс. Агассис и Боуэн отстаивали идею абсолютной устойчивости видовых признаков, полагая, что индивидуальные отличия либо поглощаются при скрещивании, либо в случае резкой выраженности влекут за собой смерть организмов. Следовательно, невозможен постепенный переход от одного вида к другому, он может осуществиться только как разовое событие под контролем первичных причин. Как утверждал Боуэн, «вариации, если они слабы, редко передаются по наследству, а потому не могут накапливаться и, следовательно, не могут оказать воздействие на постоянство типа» (Bowen, 1860. Р. 500).

Парсонс придерживался иной точки зрения. Он пытался осуществить своего рода синтез идей Агассиса и Дарвина, допустив возможность образования одних видов из других в результате внезапных и масштабных отклонений, подобных уродствам. Они могут явиться результатом воздействия каких-то неизвестных факторов, стимулирующих изменчивость, на оплодотворенную яйцеклетку. Так, например, волчица, гиена или лисица могут выносить и произвести на свет щенка собаки. Грей решительно возражал против такой интерпретации трансформизма, отстаивая принцип постепенности перехода от одного вида к другому. Показательно, что его скептическое отношение к гипотезе Парсонса полностью разделял и Дарвин (см. письмо к Грею от 11 августа 1860 г.: Дарвин. 1950. С. 35).

Правда, Грей высказывал одновременно сомнения в дарвиновской трактовке неопределенной изменчивости, как основного материального источника эволюции. Он полагал, что и причины изменчивости, и ее границы предустановлены, а не являются случайными. Это расхождение казалось Грею важным, но не настолько, чтобы не согласиться с Дарвином в основных выводах. Сам Дарвин относился к этому расхождению иначе, отмечая в письме к Грею от 5 июня 1861 г., что «предначертанное изменение, как мне кажется, делает излишним мое божество „естественный отбор“» (1950. С. 49—50). Тем не менее различие их подходов к изменчивости как материалу для отбора сказывается в понимании Греем постепенности эволюционного процесса, которую он отстаивал в полемике с антиэволюционистами, исповедовавшими катастрофистские установки.

Характерно, что в обзоре «Происхождения видов», опубликованном в 1860 г., Грей прибегает к сравнению идей Дарвина, Агассиса и Ламарка. Он подчеркивает, что «теория Агассиса истолковывает возникновение видов и их современное распределение по земной поверхности как совершенно неисторические и совершенно сверхъестественные события, теория же Дарвина — как исторические и совершенно естественные события» (Grau, 1963. Р. 11). Следовательно, Дарвин развитие органического мира рассматривает с научных позиций. В этом плане он преодолевает недостатки, присущие взглядам Ламарка, который «принимал отчасти фанта-

стические, отчасти ложные причины» (Там же. Р. 19). Для Грея дарвиновский принцип постепенности изменений с точки зрения науки предпочтительнее креационистской гипотезы. Трудности, связанные с отсутствием переходных форм, легко устранимы, если принять во внимание неполноту геологической летописи. В целом же «естественный отбор, объясняя факты, объясняет к тому же многие такие их совокупности, которые нельзя объяснить с помощью тысячекратно повторяемых независимых актов творения, но можно лишь превратить их в еще более таинственные» (Там же. Р. 49).

Однако Грей не только воспроизводил выводы Дарвина, а стремился их уточнить. В серии статей, опубликованных в том же 1860 г., которые должны были доказать совместимость теории естественного отбора с теистическим мировоззрением, он затрагивает и вопрос о постепенности изменений в природе. Отвергая гипотезу всеобщих катастроф Агассиса и Д'Орбиньи, он отдает предпочтение признанию постепенности изменений видов во времени, подчеркивая несостоятельность того, что «Природа в органическом мире не совершает различных шагов — нет бесконечно малых градаций, но нет и больших прыжков» (Там же. Р. 101). Такая интерпретация принципа постепенности развития, как отмечает Грей, отлична от дарвиновской и базируется на иных философских посылах. Он не принимает материалистического объяснения целесообразности. Внутривидовая изменчивость не имеет, по его мнению, случайного и ненаправленного характера, напротив, она ограничена и направлена действием вторичных причин. И постепенность соответственно не означает абсолютно непрерывных переходов. Здесь видно, что уступка теизму в форме признания целевых причин в эволюционном процессе в конечном счете небезразлична для истолкования вопроса о характере развития живого даже у сторонников дарвинизма.

Грей и позднее сохраняет верность этой точке зрения. В 1874 г. он по-прежнему задает себе вопрос: «Были ли многочисленные формы живых организмов прошлого и настоящего созданы посредством множества специальных актов творения в различные эпохи? Или же они возникли под воздействием причин столь же естественных, как размножение и рождение и не более того, путем вариаций и преобразования предшествующих видов в последующие?» (Там же. Р. 224). Дилемма катастрофизм—градуализм все еще осмысливается здесь Греем как антиномия креационизм—эволюционизм. Он словно бы не замечает, что эволюционизм 70-х гг. — это зачастую сальтационистский эволюционизм, а креационизм вообще уже утратил право на существование. Это тем более странно, что он специально рассматривал работы, в которых данная концепция усиленно пропагандировалась, в частности книги У. Доусона и Д. Ле Конта (Там же. Р. 203—206; 216—218). Оставляя в стороне вопрос о реальности скачкообразных изменений живого, Грей отме-

чает, что приверженность данных авторов религиозным принципам носит слишком радикальный характер. Доусона она даже заставляет сбиться с пути, которого должен придерживаться истинный ученый.

Таким образом, для Грея вопрос о совместимости эволюционизма и теизма предопределяет его взгляды на темпы видообразования. Вера в подчиненность эволюции воле высшего существа, пусть и опосредованной действием вторичных причин, обусловила допущение им определенной «дозированности» эволюционных изменений. При всем том он продолжал настаивать, что «приспособление возникает не в результате абсолютного обновления, но путем постепенных модификаций» (Там же. Р. 192). Органическая природа «должна быть уподоблена не океану, который изменяется только благодаря сильным приливным колебаниям и всегда возвращается к какому-то определенному уровню, но скорее реке, которая настолько велика, что нельзя достичь ни ее берегов, ни истоков, течение которой неощутимо для существа, скользящего по ее поверхности или рожденного в ее глубинах, чья жизнь мимолетна, но от этого не исчезает» (Там же. Р. 193).

Грей, пожалуй, был единственным, кто старался совместить селекционизм с верой в религиозные догматы. Он принимает тезис Вольтера о том, что если даже Бога и нет, то его стоит придумать, — «Всегда было можно и всегда будет можно придерживаться атеистического взгляда на Природу, но гораздо разумнее принять взгляд теистический, он единственно реален с точки зрения науки и философии» (Там же. Р. 206). Как показала последующая история, такая теистическая посылка привела к заключению о скачкообразности, а не о постепенности эволюционного процесса.

Однако Грей, как сторонник постепенности и медленности преобразований органического мира, противостоял не столько креационистскому катастрофизму минувших дней, сколько подходу к решению вопросов теории эволюции с позиций неоламаркизма, который получил широкое распространение среди американских биологов во второй половине XIX в. Его крупнейшими представителями были А. Гайетт, Э. Коп и Г. Осборн, превратившие «ламаркизм в знамя антидарвинизма, в удобную платформу, объединившую различных противников естественного отбора» (Завадский, 1973. С. 174).

4. 4. 2. Особенности американского неоламаркизма

Если западноевропейский неоламаркизм довольно хорошо известен в нашей стране, а его развитие во Франции обстоятельно исследовано в специальной литературе (Назаров, 1974, гл. 4), то об американском этого сказать нельзя. Им занимались в основном американские историки науки (Lovejoy, 1957; Stocking, 1962; Pfeifer, 1965; Gillispie, 1967; Scoon, 1968; Cravens, 1978). Особый ин-

терес представляет обзорная глава в монографии одного из ведущих представителей американского неоламаркизма А. Паккарда, посвященной Ж.-Б. Ламарку (Packard, 1901).

Возникновение неоламаркизма как направления эволюционной мысли связывают либо с докладом «О параллелизме между различными стадиями жизни индивида и таковыми у всей группы моллюсков отряда *Tetrapanchiata*», прочитанным А. Гайеттом в 1866 г. (Huatt, 1866—1867) в Бостонском обществе естественной истории, либо с опубликованной практически одновременно статьей Э. Копа «Возникновение родов» (Cope, 1868). Сам Коп отдавал приоритет Гайетту (Cope, 1904. P. 8). Их выступления имели далеко идущие последствия, так как благодаря им «неоламаркизм в различных формах получил широкое распространение сначала среди американских, а затем и среди европейских палеонтологов» (Степанов, 1988. С. 58). Насчет американских палеонтологов Степанов, видимо, прав, а вот европейские палеонтологи обращались к ламарковским идеям не столько вслед за американскими, сколько параллельно с ними, в частности под влиянием работ лидера филогенетического направления Э. Геккеля.

Интерес к ламаркизму стимулировали и те критические обзоры дарвинизма, с которыми выступали в это время европейские ученые, особенно С. Д. Майварт, Г. Спенсер. Свою роль сыграли, конечно, и те уступки в пользу признания прямого влияния среды и наследования приобретенных признаков, на которые вынужден был пойти Дарвин в 60-х гг. под влиянием «кошмара Дженкина».

Начиная с конца 60-х гг. неоламаркистские взгляды быстро завоевывали себе все новых поклонников в США, и в течение последующих 15 лет это направление возобладало. Лидирующее положение продолжали занимать Гайетт и Коп. Их концепция усиленно пропагандировалась последователем Гайетта — А. Паккардом, эпитомологом по специальности, профессором биологии Университета Брауна. Среди активных сторонников неоламаркизма следует назвать палеонтолога У. Долла, ботаника Т. Михэна, орнитолога Д. Аллена. Разделяли эту точку зрения и геологи, например К. Кинг и Дж. Ле Конт. В начале своей научной карьеры к неоламаркизму примкнул и ученик Копа Г. Осборн.

Быстро распространению неоламаркизма в Америке способствовало то обстоятельство, что в распоряжении его сторонников оказались некоторые научные журналы, в частности такое влиятельное издание, как «Американский натуралист», редакторами которого начиная с 1867 г. были Гайетт, Паккард и Коп, занимавшие к тому же ведущее положение в ряде научных обществ — Американском философском обществе, Американском обществе натуралистов, Академии естественных наук Филадельфии, Бостонском обществе естественной истории и некоторых других. Эти обстоятельства обеспечивали активную пропагандистскую поддержку данной системе взглядов.

Для понимания специфики американского неоламаркизма важно подчеркнуть, что многие его сторонники получили первое представление об учении Ламарка из вторых рук, а также из работ Агассиса, прямыми учениками которого были Гайетт, Паккард, Долл и Ле Конт. Позднее они (Cope, 1887. P. 423; Packard, 1901. P. 386) и биографы Гайетта (Mauger, 1911) не раз подчеркивали, что непосредственное знакомство с трудом Ламарка произошло значительно позднее, нежели выработка концепции, сходной с его взглядами. Отрекаясь от антиэволюционизма своего наставника, в атмосфере развернувшейся в 60-х гг. ожесточенной критики теории Дарвина, они обращались к эволюционной концепции Ламарка. Переход этот был для них существенно проще, чем принятие селекционизма, поскольку и Ламарк, и Агассис пусть по-разному, но использовали в своих построениях принцип целевой причинности, который Дарвин полностью исключал.

Эти утверждения могут быть подвергнуты сомнению. Но тесная связь своего подхода с концепцией Ламарка была осознана американскими неоламаркистами далеко не сразу. Только на исходе 70-х гг. Д. Райдер характеризует его как «модифицированную философию животного разнообразия Ламарка» (Ryder, 1879), и наконец в 1884 г. Паккард вводит в употребление термин «неоламаркизм» (см.: Packard, 1901. P. 396—397). Не вдаваясь специально в вопрос о том, кто впервые предложил этот термин — А. Паули, Р. Франсэ, А. Вагнер или А. Паккард, отметим, что пальма первенства чаще всего отдается последнему из них. При этом не всегда достаточно точно указывается действительная дата этого события. Как правило, называется 1888 г. (см., например: Давиташвили, 1948; Завалский, 1973; Степанов, 1988). Концептуальная общность большинства американских эволюционистов и Ламарка стала видна со всей отчетливостью после того, как в 1888 г. была переведена и опубликована в «Американском натуралисте» седьмая глава «Философии зоологии» (Lamarck, 1888), содержащая изложение его законов влияния употребления и неупотребления органов и передачи по наследству благоприобретенных признаков.

В Америке Ламарка как сторонника теистического подхода к эволюции органического мира противопоставляли Дарвину, как приверженца материализма (см.: Packard, 1901. P. 374). Если Э. Геккель высоко ценил в деизме Ламарка именно материалистические элементы, то для американских неоламаркистов он трансформировался в теизм — платформу, на которой можно свести воедино религию и науку, к чему многие из них осознанно стремились.

Неоламаркисты в США отказались от униформизма Ламарка, который не располагал, по их мнению, достаточными данными палеонтологии и исторической геологии, могущими бы убедить его в том, что за периодами покоя неминуемо следуют периоды геологических кризисов, во время которых одни организмы сметаются с земной поверхности, а другие быстро изменяются (см.: Packard,

Сравнительная характеристика неоламаркизма и дарвинизма

Неоламаркизм	Дарвинизм
1. Изменения происходят в определенных направлениях	1. Изменения разнородны и разнообразны
2. Причиной изменения является взаимодействие живого существа со средой	2. Изменения являются «врожденными» или вызываются смешиванием мужской и женской гермоплазмы
3. Приобретенные изменения могут наследоваться	3. Приобретенные изменения не могут наследоваться
4. Изменения сохраняются в непосредственной зависимости от приспособленности к изменениям среды (естественный отбор)	4. Изменения сохраняются в непосредственной зависимости от приспособленности к изменениям среды (естественный отбор)
5. Движения организма обусловлены и руководимы ощущением или другими сознательными агентами	5. Движения организма не обусловлены ощущением или сознательным агентом, а отбираются естественным отбором из многих движений
6. Привычки животных проистекают из сознательного опыта	6. Привычки животных формируются естественным отбором
7. Умственная деятельность развивается из опыта, посредством памяти и ее передачи потомству	7. Умственная деятельность развивается путем естественного отбора разнообразных проявлений сознания

1901. P. 242). В их глазах униформизм был исторически переходящей составной частью ламаркизма.

К. М. Завадский, анализируя различия дарвинизма и неоламаркизма в решении фундаментальных проблем эволюционной теории, выделяет следующие: наименьшей единицей субстрата эволюции дарвинизм считает местную популяцию, а ламаркизм — отдельный индивид; дарвинизм разграничивает процессы наследственной изменчивости и эволюции, а ламаркизм отождествляет их; движущая сила эволюции, согласно дарвинизму, — противоречивое взаимодействие многих факторов, разрешаемое в процессе естественного отбора, а согласно ламаркизму, — целесообразно направленное действие среды или же внутренних сил; связь эволюции с процессом течения времени, согласно дарвинизму, не прямолинейна, так как темпы эволюции неравномерны, а согласно ламаркизму, — эволюционный процесс протекает пропорционально времени (1973. С. 178—179).

В связи с последним различием К. М. Завадский специально подчеркивает, что «рассадником плоского эволюционизма являлся не дарвинизм, а неоламаркизм» (Там же. С. 205). Данный вывод основан на рассмотрении работ преимущественно европейских ученых. В. И. Назаров, обращаясь к французскому неоламаркизму, полностью принимает сформулированные Завадским антитезы. О последней из них он пишет: «С однородностью реакций особей вида на изменения среды логично связывается представление о плавности эволюционного процесса... Подобные представления служат классическим примером того, что принято называть плоским эволюционизмом» (1974. С. 89).

В связи с этим может показаться неожиданным, что Э. Пфайфер, рассматривая генезис американского неоламаркизма, приходит к иному выводу: «Ниспровержение естественного отбора влекло за собой отрицание того, что эволюция должна происходить ползучим дарвиновским шагом... Эволюционные изменения в таком случае должны быть более резкими, чем это допускал Дарвин» (Pfeifer, 1965. P. 158—159). Такое умозаключение противоречит не только взглядам Завадского и Назарова, но и той сравнительной характеристике принципов дарвинизма и неоламаркизма, которую для большей наглядности предложил в виде таблицы Копп (Cope, 1904. P. 13—14). Он не отмечает существования различий между дарвинизмом и неоламаркизмом в вопросе о темпах эволюции (см. табл. 1).

Какая же из приведенных трактовок — Завадского, Назарова или Пфайфера — в большей степени соответствует действительности? Если иметь в виду неоламаркизм в целом, то все точки зрения справедливы. Если же рассматривать только американское его ответвление, то следует предпочесть взгляд Пфайфера, так как в решении вопроса о характере эволюционных изменений натуралисты Нового и Старого Света существенным образом разошлись.

Идея постепенности эволюции была для американских биологов непривлекательна. Мы уже видели, что даже такой правоверный сторонник Дарвина, как Грей, пытался разложить эту постепенность на совокупность шагов пусть и небольших, но четко различимых. Неоламаркисты же пошли в этом отношении гораздо дальше — от признания неравномерности темпов эволюции к допущению полной ее скачкообразности. В этом проявилась одна из особенностей американского эволюционизма.

4. 4. 3. А. Гайетт и Э. Копп о неравномерности эволюционного процесса

Пожалуй, ни о ком из американских эволюционистов второй половины XIX в. не написано так много, как об Альфреусе Гайетте и Эдварде Коппе. К идеям, разрабатываемым ими, обращались как современники, так и биологи последующих поколений, вплоть до сегодняшнего дня. Это объясняется прежде всего тем лидирующим положением, которое они занимали в палеонтологии, первый в об-

ласти беспозвоночных, второй — позвоночных животных. В отечественной литературе их труды достаточно подробно разобраны Л. Ш. Давиташвили (1940, 1948). Взгляды Кона были обстоятельно и интересно изложены Ю. А. Филищенко (1923). Наконец, сжатый, но содержательный очерк, посвященный их месту в истории эволюционной мысли, содержится в монографии К. М. Завадского (1973). Мы остановимся только на тех аспектах их наследия, которые относятся к проблеме темпов эволюционного процесса.

Основной идеей, пронизывающей теорию Гайетта, является мысль о принципиальном сходстве индивидуального и филогенетического развития. По его мнению, «общее соответствие между жизнью особи и жизнью группы очевидно и не нуждается в пространственных объяснениях» (Hyatt, 1866. P. 195). Оно заключается не только в подобии законов, их регулирующих, но и в параллели между стадиями развития организма и группы, к которой он принадлежит. Гайетт сформулировал представление о расчлененности онтогенеза и филогенеза на четыре стадии, универсальные практически для всех организмов. Позднее (Hyatt, 1894, 1897) число стадий филогенеза было доведено до пяти, а число основных этапов, которым они соответствуют, до трех. При этом Гайетт полагал, что каждый этап может быть рассмотрен как с точки зрения характера структурных изменений, претерпеваемых организмами (соответственно: филанаплазис, филометаплазис и филопараплазис), так и с точки зрения зрелости филума: эпакме (становление и юность группы), акме (расцвет и зрелость) и паракме (закат, приводящий к вымиранию).

Подобно тому как жизнь особи (онтоцикл) характеризуется большей изменчивостью на начальных стадиях, особенно эмбриональной, так и эволюция группы (филоцикл) характеризуется большей пластичностью на первом этапе. Гайетт утверждает, что «группы возникают внезапно и распространяются с большой быстротой». Это справедливо для большинства крупных таксонов беспозвоночных и позвоночных животных. Поэтому в качестве закона эволюции он формулирует вывод: «В момент своего возникновения типы эволюируют более быстро и между группами, их составляющими, формируются большие структурные различия, чем те, которые появляются позднее. В начальный период эволюции быстро возникают различия или вариации фундаментальных структурных признаков..., позднее же быстро изменяться могут только внешние признаки» (Hyatt, 1894. P. 371). Данный закон, по Гайетту, применим только к двум первым этапам филоцикла — эпакме и акме. На последнем его этапе проявляются противоположные тенденции.

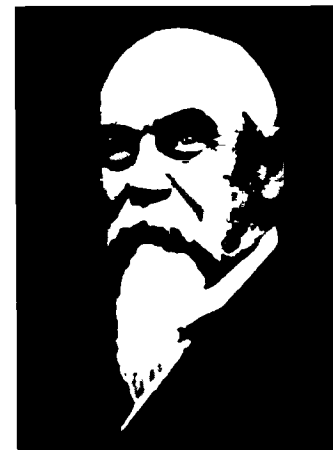
Срок жизни таксона и скорость преобразований предопределяются этапом его возникновения. Первичные формы, возникшие на этапе эпакме, «обнаруживают большее безразличие к геологическим изменениям, персистируют со сравнительно неизменными признаками в течение периодов времени более длительных, чем груп-

пы, появляющиеся в акме» (Hyatt, 1897. P. 222). Еще менее продолжительно существование групп, возникающих на закате филума в паракме.

Темпы эволюции, по Гайетту, весьма различны для разных геологических эпох. Так, в палеозое они были значительно выше, чем в мезозое. Это объясняется тем, что палеозой — время появления всех основных форм организмов, которые активно осваивают новые пространственные зоны, не конкурируя друг с другом. В мезозойскую же эпоху такого обилия свободных местообитаний уже нет, поэтому затрудняется и быстрая эволюционная экспансия группы. Гайетт полагает, что «каждый натуралист скоро убеждается на своем специальном объекте, что именно таково разумное объяснение быстрого развития типов в новых формациях и внезапного появления такого множества различных типов беспозвоночных в палеозое» (Hyatt, 1894. P. 370). Вместе с тем он считает нужным заметить, что о «внезапном» появлении групп организмов следует говорить только в вышеуказанном смысле, отличая его от тех случаев «внезапности», которые связаны с перерывами в седиментационном процессе или с миграцией группы за пределы данной провинции. Именно так он интерпретирует выражение «эволюция путем сальтаций», используемое некоторыми исследователями (см.: Hyatt, 1897. P. 224). Таким образом, «внезапность» Гайетта отлична от того содержания, которое вкладывали в этот термин многие геологи и палеонтологи.

Каковы же причины, обуславливающие неравномерную эволюцию живого? По Гайетту, они заключаются в воздействии среды обитания на организмы, которые изменяются в соответствии с преломлением влияющих физических факторов через особенности их физиологии и образа жизни (Hyatt, 1889). Признавая значение активности организмов в эволюции, Гайетт был далек от того, чтобы истолковать ее как самостоятельно действующий фактор, как некую универсальную жизненную силу. Эволюционная теория «должна решительно отвергнуть мысль, что ...существует нечто такое, как тенденция изменяться, которая является врожденной, а не вызывается внешними силами» (Там же. P. 38). Последнее суждение в сущности отличает его концепцию от взглядов большинства американских неоламаркистов.

Взгляды Кона на вопрос о темпах эволюции во многом совпадают с выводами Гайетта. Это отметил сам Кон, констатируя, что



Альфеус Гайетт

они независимо друг от друга «предприняли первую попытку показать на конкретных примерах природных таксонов, что изменения, лежащие в основе эволюции, являются не беспорядочными и неопределенными, но определенными и направленными, в противовес тому методу мышления, который не видит другого источника изменений, кроме естественного отбора» (Cope, 1904. P. 9). Гайетт и Коп посвятил свою книгу «Возникновение наиболее приспособленного», в которой были представлены основные его теоретические работы.

Как и Гайетт, Коп принимает гипотезу полного подобия онтогенеза и филогенеза. Жизнь индивидуального организма характеризуется той особенностью, что «в развитии всех животных существуют хорошо известные периоды, когда в чрезвычайно короткие промежутки времени совершается большинство важных изменений, тогда как другие изменения занимают длительные периоды» (Cope, 1887. P. 78). По мнению Коп, этот вывод должен быть естественным образом продолжен: «Превращения родов могли быть быстрыми и внезапными, а промежуточные периоды постоянства очень длительными, поскольку применительно и к матери, и к разуму всегда истинно, что макрокосм параллелен или повторяет микрокосм. Можно добавить: таково и развитие всего мира организованных существ» (Там же. P. 79). Таким образом, эволюционный процесс и в целом, и в отдельных филумах совершается неравномерно. При этом наблюдается некоторое типичное распределение скоростей — высокие в «стартовых точках», они имеют тенденцию к снижению. Данная схема нашла применение при реконструкции филогенеза многих групп позвоночных (Cope, 1904).

Говоря о причинах, влияющих на эволюцию живого, Коп утверждает: «Для того, чтобы обеспечить переживание нового признака, тем самым нового типа организмов, нужно, чтобы изменение появлялось у большого числа особей и последовательно. Чрезвычайно вероятно, что именно так все и происходило в прошедшие геологические времена. Необходимо, следовательно, найти причину, действующую одинаково и продолжительно на множество организмов. Таковые причины обнаруживаются в изменяющихся геологических условиях, которые сменяли друг друга в прошлой истории нашей планеты и благодаря этому вызвали изменения функций живого» (Там же. P. 475—476). Из этого следует, что именно в вопросе о причинах эволюции Коп расходится с Гайеттом. Уже в действии физических факторов среды он видит присутствие разумного начала. В органическом же мире сознательный фактор становится полностью преобладающим. Данному аспекту Коп уделяет чрезвычайно большое внимание и разрабатывает его во многих работах (Cope, 1887, 1904), высказывая подчас достаточно противоречивые суждения (см. подробнее: Давиташвили, 1940; 1948; Завадский, 1973). При этом его телеологические изыскания порою смыкаются с откровенно телеологическими суждениями.

Подход к проблеме темпов эволюции, представленный в работах Гайетта и Коп, имеет несомненное преимущество перед точкой зрения, высказанной Греем, чей плоский эволюционизм значительно отстоит от дарвинизма. Но и Гайетт, и Коп, допуская резкие колебания темпов эволюции, достаточно далеки от катастрофизма и сальтационизма, в которых вряд ли можно заподозрить классический ламаркизм. Ю. А. Филиппенко (1977. С. 116), говоря о возможной скачкообразности изменений, писал: «У Коп эта сторона эволюции остается как-то в стороне». Определенную близость дарвиновского понимания неравномерности темпов эволюции и точки зрения Коп отмечал П. Боулер (Bowler, 1976a. P. 130). Иначе оценивал взгляды Коп Л. С. Берг (1977. С. 302), относя его к сторонникам катастрофического образования новых форм, считая, что изменчивость организмов у него проявлялась пароксизмами. Р. Гольдшмидт (1940; цит. по Goldschmidt, 1982. P. 309) также полагал, что, по Копу, эволюция идет большими шагами на основе изменения ранних эмбриональных стадий.

Такое несходство оценок связано с тем, что теориям Гайетта и Коп присущ лишь некоторый катастрофистский и сальтационистский оттенок, обусловленный их подходом к причинам эволюции. Правда, концепции такого рода могут быть с легкостью построены на теоретическом фундаменте возведенной ими неоламаркистской доктрины.

Они допускали, что скорости эволюционных изменений могли существенным образом возрастать. Оба связывали ускорение с периодами возникновения эволюционных новообразований, но не были склонны рассматривать отмеченную ими особенность в качестве универсальной характеристики эволюции. Различия в их воззрениях состояли прежде всего в оценке факторов и причин, вызывающих быстрые эволюционные сдвиги. По Гайетту, это главным образом воздействие внешних факторов. По Копу, такие влияния опосредованы, преломляются через имманентные для живого силы и стремления. Углубляя свою концепцию, Коп роль внутренних факторов оценивал все более и более высоко, признав их в конце концов решающими. Другие же сторонники неоламаркистского подхода в США высказывались гораздо категоричнее, чем он, по вопросу об универсальности скачкообразных событий в эволюции.

4. 4. 4. Неоламаркизм и сальтационизм

Авторитетный представитель американского неоламаркизма и первый его историк Альфеус Паккард эклектически сочетал элементы, присущие взглядам Гайетта и Коп. Безоговорочно приняв мысль о том, что переход от одной видовой формы к другой совершается быстро и не может быть растянут во времени, он противоречиво высказывался о его причинах. С одной стороны, он подчер-

квивал, что возникновение новых родов приурочено главным образом к периодам усиления активности геологических факторов (Packard, 1898). С другой, — утверждал важность употребления и неупотребления органов, как и присущих живым организмам активных внутренних стремлений. В случае перехода к жизни в пещерах, например, в действие вступают именно эти факторы и виды практически сразу утрачивают органы зрения в силу их функциональной бесполезности (Packard, 1901). Таким образом, и родо-, и видообразование происходят быстро, практически сразу, но под контролем различных причин.

Для ботаника Томаса Михэна привлекательность неоламаркизма заключалась именно в сальтационизме. Он настойчиво подчеркивал, что эволюция обычно происходит путем значительных скачков и поэтому бессмысленны поиски переходных форм (Meehan, 1876). Михэн полагал, что, приняв это допущение, можно обрести основу для согласования взглядов Агассиса и Дарвина. Нужно лишь интерпретировать акты творения, на которых настаивал Агассис, как мгновенные переходы одних видов в другие. Они могут быть обусловлены совпадением активности действия внешних и внутренних факторов в силу присущей организмам способности целесообразно реагировать на средовые изменения.

Палеонтолог и геолог Уильям Долл отсутствие связующих звеньев в палеонтологической летописи объяснял тем, что эволюция происходила посредством прыжков, разрывов и сальтаций. Он был убежден, что такие скачки действительно имели место и что объяснение их причин может быть достигнуто в ходе детального исследования эволюции живого. В качестве аналогии он использовал следующий пример: вода в пруду, кажущемся абсолютно спокойным, может при определенных обстоятельствах незаметно размывать берег и бурным потоком хлынуть внезапно в другой водоем, после чего уровень ее вновь стабилизируется. В данном случае отчетливо видно присущее многим неоламаркистам убеждение, возникшее не без влияния теории Г. Спенсера, что процесс эволюции является результатом взаимодействия двоякого рода сил. Одни производят изменения, другие же стремятся сохранить уже достигнутое устойчивое состояние. Пока эти силы находятся в состоянии равновесия, органический мир достаточно стабилен, но когда тенденция к изменению возобладает, как правило, в результате внешних возмущений, происходит чрезвычайно быстрый переход к новому состоянию равновесия.

Типичный пример, использовавшийся неоламаркистами для доказательства реальности разовых крупных эволюционных изменений — метаморфоз аксолотля, заимствованный у Жоффруа Сент-Илера. Нормально размножающийся половым путем на стадии личинки, он может при изменении условий проходить полный цикл превращений, утрачивать наружные жабры, превращаться в амбистому и уже на этой стадии размножаться. Представляя исто-

рическое развитие видов как некую проекцию индивидуального развития, неоламаркисты естественно допускали и фактически мгновенное возникновение различий даже не видового, а родового ранга. Внешние факторы при этом выступали как первичные, но не решающие, они лишь пробуждали активность внутренних потенций к изменению (подробнее об этом аспекте рассмотрения взаимоотношения индивидуального и исторического развития в работах американских биологов см.: Gould, 1977a).

В пользу теории сальтаций недвусмысленно высказался профессор геологии и естественной истории Калифорнийского университета Джозеф Ле Конт. В обращении к Национальной академии наук (Le Conte, 1877) он говорил о критических периодах в истории Земли, каждый из которых знаменует собой начало новой геологической эпохи. В течение этих периодов быстрые и масштабные изменения условий существования обуславливают столь же быстрые и значительные изменения органического мира. Возникающие в результате многочисленные новые формы организмов в последующем, вероятно, претерпевают лишь относительно медленную и постепенную трансформацию, не выходящую за рамки видовых различий и продолжающуюся до наступления очередного критического периода, когда эволюция вновь «несколькими решительными шагами» продвигается вперед. По мнению Ле Конта, принятию такой точки зрения позволяет раз и навсегда разрешить проблему существования разрывов в геологической летописи, а также снять с обсуждения вопрос о том, была ли история Земли достаточно длительной для осуществления эволюции.

Ученик Агассиса Ле Конт принял эволюционную идею, но верил в ее совместимость с религиозной доктриной. Содержание же эволюционных изменений он истолковывал в спенсеровском духе, как процесс растущей дифференциации живого, в ходе которого органическая природа, хотя и не в каждой своей составляющей, прогрессивно совершенствуется благодаря интегрирующему влиянию изначально включенного в нее духовного фактора.

Для понимания концепции Ле Конта весьма важен «закон циклического движения» (Le Conte, 1891). Согласно этому закону, руководящему эволюционным прогрессом, последний осуществляется в виде серии циклических волн, каждая из которых соответствует конкретной геологической эпохе. Каждый цикл характеризуется определенным доминирующим типом организмов и отличается от других только ему присущим механизмом эволюционного развития. Тем самым он существенно модифицировал концепцию Г. Спенсера об эволюции факторов эволюции (Колчинский, 1972), которая зависела, по Спенсеру, от совершенства субстрата эволюционных изменений, т. е. самих организмов.

Основных факторов эволюции, согласно Ле Конту, шесть. В качестве исходного он выделяет ламарковские принципы прямого влияния условий существования и формообразующего воздействия

упражнения органов. Данный фактор действует самостоятельно лишь на самых первых, начальных, ступенях эволюции, которая происходит медленно и постепенно. С появлением второго фактора — сексуальной репродукции картина меняется. Масштабы изменчивости организмов в результате скрещивания значительно расширяются. Растет и скорость эволюции. Увеличение разнообразия организмов создает условия, вызывающие к жизни третий фактор — дарвиновский естественный отбор, могущий значительно ускорить эволюцию. Формируются группы близкородственных организмов. Скрещивание их может, благодаря заблачивающему эффекту, ограничить масштабы изменчивости, но это устраняется введением в действие четвертого фактора — физиологического отбора. От него осуществляется переход к следующему фактору — половому отбору, в действии которого впервые в полной мере выявляется эволюционное значение психики. Венчается этот процесс появлением человека, а с ним и последнего из факторов — сознательного. Первые пять факторов действуют, не устраняя, а лишь подчиняя друг друга. Последний же снимает в себе все ему предшествующие. Вступление на арену каждого нового фактора происходит в результате сальтационного перехода от одного эволюционного цикла к другому.

К сожалению, эти интересные идеи об историческом изменении законов эволюции были мистифицированы, так как сам этот процесс расценивался им лишь как видимая манифестация деятельности Творца, контролирующего и направляющего эволюцию (Le Conte, 1871). Последовательные ее стадии есть не что иное, как ступени все более отчетливого проявления разумного начала, всегда присущего жизни, а возникновение человека есть лишь эпоха полного торжества боговдохновенного духа над косной материей. Видимо не случайно некоторые историки науки усматривают сходство концепции Ле Конта с философией абсолютной идеи Гегеля (см.: Persons, 1968) или теорией П. Тейяра де Шардена.

Суть своей теории Ле Конт отразил в недвусмысленном суждении: «Современное состояние геологических знаний несомненно свидетельствует в пользу определенной степени внезапности и против малых градаций... Биология сегодняшнего дня показывает, что виды обретают существование внезапно и в полностью совершенном виде, остаются реально неизменными в течение всего времени своего существования и сходят с арены, не утратив своего совершенства. Другие виды занимают их место в результате не трансформации, а субституции. В таком случае меня можно спросить: „Отрицаете ли вы доктрину эволюции? Не допускаете ли вы прямого творения видов без вмешательства вторичных сил и процессов?“ Я отвечаю: „Нет!“. Наука ничего не знает о явлениях, которые не были бы обусловлены вторичными причинами и процессами. Она не отрицает существования других явлений, поскольку истинная наука не догматична, она хорошо осознает, что, углу-

бась в явление, переходя от причины к причине, мы неизбежно столкнемся с более отчетливым действием Первой Причины... Сейчас из всех мыслимых вторичных причин и процессов, посредством которых, на наш взгляд, возникали виды, гораздо предпочтительнее других выглядят именно эволюция от других видов» (Le Cont, 1874. Цит. по: Gray, 1963. P. 216). В такой трактовке совершенно двусмысленное значение получает сам термин «эволюция», а эволюционная теория становится лишь преходящей стадией в истинном постижении деятельности всемогущего божества. Временным, очевидно, является и ее преимущество перед креационизмом.

Еще более решительно, чем Ле Конт, высказался против признания постепенности эволюции Кларенс Кинг, первый директор Геологической службы США. Выступая в Йельском университете (King, 1877), он отдал предпочтение катастрофизму. Кинг исходил из того, что человеку вообще присуще стремление к определенной полярности суждений и поступков — одни для защиты от мельчайшего дождика возводят над собой крепчайшие своды, другие же даже не запасаются на этот случай зонтиком. Такое полное несоответствие психологических установок может выразиться по-разному. В геологии, например, оно выявляется в существовании двух основных школ — катастрофизма и униформизма. Их противоборство объяснимо, таким образом, не объективными, а субъективными причинами. Несовпадение выводов катастрофизма и униформизма, по Кингу, заключается в различном понимании скорости процессов высвобождения энергии, но не их результатов. Сама же энергия мыслится совершенно одинаково. В определенном смысле нет разницы в сути силы, останавливающей поезд, — происходит ли это в результате постепенного торможения или в результате катастрофы. Он критикует, с одной стороны, «огульный катастрофизм» за полное пренебрежение к медленным событиям, а с другой — «радикальный униформизм».

Последний для него особенно неудовлетворителен, поскольку «распространяет в глубь времен типичные для современности безобидные, ничего не могущие сокрушить скорости изменений», что якобы противоречит фактам геологии. Характеризуя сторонников униформизма, Кинг утверждает: «попросту говоря, они исходят из произвольного допущения (длительность масштабов времени), подкрепляют его аналогией сомнительной достоверности (современные низкие скорости изменений) и безмятежно истолковывают отсутствие данных против своей точки зрения как доказательство ее истинности». Если бы такая безмятежность суждений была присуща тем высказываниям против эволюции, которые звучат с богословских кафедр, то «биология вновь вступила бы в кулачный поединок с духовенством, чему мы уже устали быть свидетелями» (Там же. P. 462). Кинг полагает, что некоторые сторонники эволюционной идеи дальше отстоят от здравого смысла, чем теологи, их критикующие. Свои критические суждения он направляет против дар-

винизма и униформизма как одного из его краеугольных камней. Биологи зачастую отвергают катастрофизм, чтобы спасти эволюционную идею, утверждал Кинг, но, поступая так, они не сознают, что из-за недостатков, присущих униформизму, все их теоретические построения обречены в конечном итоге на полное крушение.

Причины эволюции не таковы, какими видят их дарвинисты. По мнению Кинга, они слишком большое внимание уделяют биотическим факторам среды и поэтому их «любимое чадо — естественный отбор вырастает во все пожирающего урода переростка». Единственное, что его утешает — все возрастающее внимание эволюционистов к чисто физическим факторам среды — обстоятельство, отличающее американских биологов от европейских. Это заставляет его еще более укрепиться в убеждении, что основной причиной движущей эволюцию вперед, являются быстрые геологические изменения. Они ставят организмы перед альтернативой — либо вымереть, либо измениться. Ключом к выживанию является большая или меньшая их пластичность. Конечно, естественный отбор может быть ответственен за какие-то незначительные и медленные преобразования, которые могут приходиться на спокойные в геологическом отношении периоды — на времена преобладания действия униформистских факторов. Но Владыка распорядился так, что эпохи величайших преобразований органического мира совпадают с эпохами величайших геологических катастроф. В этом убеждает Кинга опыт исследования геологических отложений.

Суть своих взглядов Кинг, заключая рассматриваемую нами работу, сформулировал в следующих словах: «Почти абсолютная универсальность таких совпадений является, по нашему мнению, гарантией того, что в недалеком будущем можно убедиться в том, что эволюция среды является самой главной причиной эволюции жизни; что не простая мальтусовская борьба начинает и вепчает эволюцию, но только Он, кто вдохнул эту таинственную энергию, которую мы называем жизнью, в первобытную материю, наделив ее в то же время способностью развиваться путем изменений, устроив все так, что взаимодействие энергии и материи, составляющей среду, должно время от времени взрывать течение жизни, устремляя ее всякий раз вперед и вверх к лучшему состоянию. Моменты великих катастроф, переведенные таким образом на язык жизни, становятся моментами творения, когда благодаря пластичности организмов вызывается к существованию нечто более новое и благородное» (Там же. Р. 470). Используя для обоснования своей точки зрения данные геологии и палеонтологии (см. об этой стороне его деятельности: Jorcy, 1952; Wilkins, 1958), Кинг, как и остальные ламаркисты-катастрофисты, прибегает к помощи Провидения. Отличие его взглядов от гипотезы Ле Конта состоит лишь в том, что он не пытается в деталях отобразить творческую деятельность Божества.

К уже сказанному следует, однако, добавить, что верить в катастрофический характер событий его заставляло убеждение в

краткости существования Земли. Он безоговорочно разделял точку зрения Томсона по этому вопросу. В результате самостоятельных изысканий, приняв за эталон остывание диабазы, он пришел к выводу, что геологическая история нашей планеты насчитывает не более 22—24 млн лет (King, 1893).

Таким образом, мы видим, насколько далеко ушли некоторые американские неоламаркисты от взглядов Гайетта и Копа. Оформилось своеобразное течение — ламаркосальтационизм. Одной из причин его возникновения является доведенная до своего логического конца та неотъемлемая черта неоламаркистских гипотез, четкую характеристику которой дал Л. С. Берг, писавший, что «неоламаркизм ничего не объясняет, если в основу его не положить... принцип изначальной целесообразности всего живого» (1977. С. 73). Не случайно суждения неоламаркистов-сальтационистов получили сочувственный отклик со стороны Уильяма Доусона, авторитетного канадского геолога и палеонтолога. Об уважении, которым он пользовался в научном сообществе, свидетельствует то, что он был единственным, кому довелось одновременно возглавлять и Американскую, и Британскую ассоциации содействия развитию науки.

Доусон был среди тех, кто крайне неприязненно встретил теорию Дарвина. Он утверждал в 1860 г.: «Вид не является только лишь идеальным единством, он выступает как единица приложения творящей силы. Никто не сумел лучше, чем Агассис, обрисовать доктрину творения животных... Вид со всеми своими качествами и способностью к размножению является таким, каким произвел его Творец» (цит. по: Ellegard, 1958. Р. 202—203). Отказ от столь неприкрытого антиэволюционизма происходил для Доусона с трудом. Сохранив прежнее отрицательное отношение даже к деистическим концепциям, сводящим роль Божества к первотолчку, он тем не менее, уступая влиянию времени, вынужден был допустить, что «человек был сотворен опосредованно в результате действия сил, участвовавших в создании и других животных» (Dawson, 1873. Р. 320). Его новый подход «в определенной степени даже не исключает эволюцию или деривацию» (Там же. Р. 341). Использование термина Р. Оуэна очень характерно, отражая минимальность уступок, на которые был способен Доусон.

Позднее он, наконец, принимает эволюционную теорию. Однако из всего разнообразия концепций его устраивает только сальтационная. В этом сказались и его профессиональные интересы, диктующие особое внимание к прерывности изменений органического мира. Он исходит из непреложного, по его мнению, утверждения: «В соответствии с принципами библейского теизма можно заключить, что Бог создал все живые существа согласно их родам или видам, но со способностью к вариации или изменению по законам, которыми он их наделил» (1890, цит. по: Dawson, 1977. Р. 20). Законы же эти требуют, чтобы всякий сколько-нибудь значительный эволюционный сдвиг совершался в виде резкого скачка. При-

нять дарвиновские принципы объяснения истории органического мира значит, по Доусону, «возвести на престол случайность или вероятность в качестве Владыки и Творца, свести мир к сплошному медленному течению, в которое мы вовлечены как бы на корабле без капитана, команды, руля и компаса и без какой-либо возможности воспользоваться указаниями карты или звезд» (Там же. Р. 27). Есть только один пуг, чтобы избежать этого: «отвергнуть дарвиновскую идею медленных изменений, тянущихся в геологическом времени, и обратиться к учению о внезапном появлении новых форм, приуроченном к одним, а не к другим промежуткам геологического времени, случавшимся преимущественно в начале, а не в конце истории животных и растительных типов, в более древние моменты геологического времени, нежели близкие к современности. Это учение о критической или спазматической эволюции... приближается к тому, что можно назвать опосредованным творением или творением посредством закона природы» (Там же. Р. 34). При этом Доусон прямо указывает на вдохновляющий пример американских неоламаркистов, разрабатывающих такие представления, хотя и полагает, что истинная теория эволюции должна отличаться и от неоламаркизма, и уж тем более от дарвинизма.

Самое интересное для нас — сближение до почти полного совпадения двух направлений в развитии научной мысли. Первое связано с движением некоторых эволюционистов от деистической к теологической концепции. Второе — с постепенным компромиссным переходом некоторых креационистов на позиции ограниченного эволюционизма. При всем различии в деталях взгляды Доусона и отдельных неоламаркистов, Ле Конта например, в существенных моментах поразительно сходятся. Таковую общность, возникшую из разных источников, объяснить одними только внутринаучными факторами невозможно. Следует принять во внимание особенности тогдашнего взаимодействия науки и религии как форм общественного сознания и общественной практики (см. подробнее: Persons, 1968; Moore, 1979).

Подводя итоги обзора взглядов некоторых представителей американского неоламаркизма, следует, во-первых, обратить внимание на то, что на протяжении второй половины XIX в. взгляды этой части эволюционистов во все большей степени изменялись в сторону принятия катастрофизма и сальтационизма. Во-вторых, нельзя не констатировать и то, что этот процесс находился в непосредственной связи с усилением элементов идеализма и теизма в эволюционных построениях ряда американских биологов. Складывается ситуация, в какой-то мере противоположная тому, что происходило в Европе, где катастрофистские и сальтационистские гипотезы эволюировали от откровенно теологического типа концепций к телеологическим построениям, достаточно далеко отстоящим от собственно религии. Здесь же, напротив, «умеренный теизм» эволюировал в сторону «радикального теологизма», параллельно с этим

катастрофистские и сальтационистские высказывания становятся все более однозначными, вплотную подходя к эклектическому совмещению принципов эволюционизма и креационизма.

Безусловно, построенный нами ряд от А. Грея до У. Доусона через неоламаркизм как промежуточное звено является не генетическим, а лишь сравнительным. И все же он объективно отражает ситуацию, сложившуюся в американском эволюционизме. Нужно уточнить устоявшиеся оценки неоламаркизма как направления эволюционной мысли, так как в американском варианте он был чрезвычайно далек от плоского эволюционизма. Последний, скорее, был свойственен для такого дарвиниста, как Грей.

Говоря о перспективах дальнейшего движения эволюционной мысли применительно к решению вопроса о прерывности или непрерывности развития живого, нужно отметить следующее. Во-первых, последствия теологизации эволюционной теории в Америке оказались достаточно долговременными. Во-вторых, не получает распространения точка зрения, сводящая эволюцию к постепенности, пусть и ограниченной. В-третьих, в ламаркистских концепциях продолжает сохраняться утверждение о внезапном характере изменений органического мира независимо от того, идет ли речь о механоламаркизме, либо о психоламаркизме. В-четвертых, наиболее продуктивным оказался подход, не связанный жестко с абсолютным принятием или полным отрицанием идеи постепенности. Намеченный работами Гайетта и Копа, он был далее развит Осборном и его последователями, но с теоретических позиций, уже отличных от тех, на которых был основан американский неоламаркизм XIX в.

4. 5. Эктогенетический неокатастрофизм

Эктогенетический неокатастрофизм базируется на представлениях, что коренные переломы и важнейшие повообразования в эволюции живого были связаны с внезапно наступившими изменениями геологических, физико-географических и космических условий. Широкое распространение это направление эволюционно-биологической мысли получило в XX в., особенно в наши дни, когда происходит попытка сформулировать теорию макроэволюции как процесса, детерминированного некими катаклизмами, как правило, космического происхождения (см. подробнее: Степанов, 1959; Завадский, Колчинский, 1977; Татаринев, 1987; Shaw, 1995; Alvarez, 1997, и др.).

Во второй половине XIX в., однако, эктогенетический неокатастрофизм не получил широкого распространения. Не случайно в большинстве работ по истории эволюционной мысли XIX в. (Делаж, Гольдсмит, 1916; Филипченко, 1923, и др.) отсутствуют разделы по эктогенетическому катастрофизму и даже не упоминаются имена его представителей — Э. Зюсса, И. Вальтера, О. Геера и др.

Только в книге К. М. Завадского «Развитие эволюционной теории после Дарвина» (1973) эктогенетическому катастрофизму уделено несколько строк в связи с тем, что эта «разновидность мутационизма», по словам автора, была чрезвычайно редка. Не оспаривая в целом это вывод, следует все же отметить, что на самом деле идеи эктогенетического неокатастрофизма имели довольно широкое распространение среди палеозоологов и палеоботаников в последние десятилетия прошлого века и их популярность постепенно увеличивалась.

Препятствием для развития идей эктогенетического неокатастрофизма стало доминирующее положение униформизма в геологии и градуализма в биологии. Успех предложенной Лайелем концепции был для большинства геологов настолько убедителен, что всякие рассуждения о каких-то катаклизмах на поверхности Земли казались многим безнадежно архаичными. Считалось, что подобные рассуждения были уместны лишь на ранней стадии развития геологии, когда еще не научились в современных факторах и законах видеть ключ к объяснению событий далекого геологического прошлого. Что же касается биологии, то эктогенез в эволюционных построениях здесь оказался неотъемлемой частью механолармаркизма, сторонники которого в формообразующем действии внешних факторов усматривали одну из главных причин эволюции. Причем действие этих факторов обычно обеспечивало плавные, постепенные преобразования организмов.

В то же время анализ ископаемого материала по-прежнему побуждал палеонтологов искать причины резких изменений флоры и фауны на границах многих геологических эр и периодов. Большой интерес вызывала и проблема массовых вымираний организмов. Некоторые из палеонтологов были склонны признавать решающую роль резких изменений биотических условий в коренных преобразованиях органического мира. И хотя подобные допущения чаще всего сочетались с униформизмом в трактовке главных событий эволюции, сам материал, способ его осмысления явно выводили за рамки униформизма и градуализма в сторону концепции эктогенетического неокатастрофизма. Подобные колебания между градуализмом и неокатастрофизмом были характерны для очень многих крупнейших палеонтологов этого времени.

4. 5. 1. Градуализм и идеи эктогенетического неокатастрофизма

Среди палеонтологических работ того времени классической и всеобъемлющей сводкой считалась многотомная работа «Основы палеонтологии» Карла Циттеля (Zittel, 1876—1896). В первом томе этой работы автор убеждал, что новейшие исследования окончательно поколебали представления о катастрофах, обуславливаю-

щих абсолютные границы между эрами и периодами в истории жизни. Разделение формаций было для него произвольным, так как «развитие органических форм было постепенным и непрерывным» (Zittel, 1876. S. 23), а по мере расширения наших знаний об ископаемых организмах границы между формациями будут все больше стираться, так как непрерывно будет возрастать число форм, переходящих из одной формации в другую. Вместе с тем уже здесь он вынужден был признать, что существуют резкие границы там, «где, благодаря значительным изменениям в условиях существования и прежде всего в распределениях суши и моря, происходили глубокие преобразования в органическом мире и перерывы в отложениях осадков» (Там же. S. 23).

Еще сильнее этот мотив зазвучал в работах Циттеля, написанных в конце XIX в. (Zittel, 1899a, 1899b). Он признавал, что современная наука не в состоянии объяснить процессы вымирания трилобитов, аммонитов, рудистов, ихтиозавров, лепидодендронов, как и многих других групп животных и растений. В их развитии короткие периоды интенсивной диверсификации сменялись длительными периодами стабилизации, а затем и быстрого вымирания. В качестве возможной причины подобных резких изменений он вновь называл изменения внешних условий и прежде всего соотношения между океаном и сушей, а также колебания климата, солёности океанических вод и т. д. Допускал он вымирание и в результате истощения жизненной энергии у соответствующей группы организмов и потери ими способности к размножению. Но каковы бы ни были конкретные причины вымирания организмов, для Циттеля было ясно, что в истории Земли были периоды, когда процессы формообразования и вымирания организмов шли очень быстро и энергично, а затем наступали длительные периоды стабилизации, в течение которых виды оставались неизменными.

С Циттелем был полностью согласен французский палеонтолог А. Годри, который писал: «Хотя мы вынуждены оставить теорию катастроф, но ясно, что существовали периоды, когда процессы превращения и уничтожения органических форм протекали гораздо быстрее и энергичнее, а между такими периодами были паузы, в течение которых виды оставались абсолютно неизменными» (Годри, 1896. С. 76).

В фундаментальном сочинении «Древний мир и история его развития» немецкий палеонтолог Э. Кокен (Koken, 1893) также декларировал свою приверженность принципу однообразия действующих сил. «Во все времена, — уверял он, — действовали те же факторы, которые еще и сегодня окружают организмы и воздействуют на них, нигде мы не встречаем указания на особые силы, не существующие в настоящее время» (Там же. S. 47). Оставаясь качественно неизменными, эктогенетические воздействия, согласно Кокену, резко менялись по своей интенсивности и комбинациям.

Периодически происходили усиления геологических процессов и прежде всего процессов горообразования, которые коренным образом изменяли всю физико-географическую обстановку на поверхности Земли. Эти преобразования неизбежно сказывались на составе фауны и флоры, периодическое обновление которых шло не в результате «каких-то творческих актов или катаклизмов, а вследствие физикалистских изменений или же вторжения новых групп в ареал обитания ранее существующих (Там же. S. 621).

Пульсационный характер преобразования органического мира Кокен демонстрировал на примерах установленного им итеративного видообразования, когда персистирующий вид периодически дает начало пучкам новых разновидностей. Итеративное видообразование вновь сменяется длительным покоем. Подобное чередование итеративного видообразования и персистирования видов Кокен исследовал у брюхоногих, пектенид и т. д. По мнению Кокена, естественным отбором и конкуренцией невозможно объяснить эти пульсирующие порождения форм. В этих случаях «видообразование, скорее всего, зависит от конституции и от воздействия извне» (Koken, 1902. S. 14).

Стремясь установить причинную связь между «эволюцией лика Земли и эволюцией организмов во времени и пространстве», В. П. Амалицкий (1896. С. 3) в целом старался не выходить за рамки градуализма. Он отмечал, что эволюция, как правило, протекала последовательно и постепенно, а вымирание организмов шло в соответствии с естественным ходом геологических событий. Катастрофы же никогда не носили универсального характера, их действие было ограниченным. Вымирание только тогда протекало быстро, когда затрагивало малочисленные группы организмов с ограниченным ареалом обитания, куда они оказались вытесненными конкурентами.

Вместе с тем в рассуждениях Амалицкого отчетливо звучат и идеи эктогенетического неокатастрофизма. Анализ палеонтологических данных приводил его к выводу, что «...движение организованного мира имеет характер прогрессивный, ускорительный, но с чередованием периодов относительного покоя с периодами энергичного и быстрого эволюционного движения» (Там же. С. 11—12). Для него казалась очевидной тесная связь пульсирующих изменений в органическом мире с главными моментами в истории преобразования поверхности Земли. Особую роль он придавал орогенетическим процессам. «Продолжительные периоды спокойного изменения рельефа земной коры, главным образом происшедшего благодаря денудационным—размывательным процессам, сменявшиеся периодами интенсивного проявления горообразовательных процессов, должны быть поставлены в параллель с периодами спокойного последовательного развития органического мира, прерываемого короткими промежутками интенсивной эволюции, а энергичное проявление горообразовательных процессов

в конце палеозойской эры и другое, еще более энергичное проявление их в самом начале кайнозойской паходят себе аналогию в разграничении и последовательном увеличении по степени интенсивности эволюции — палеозойской, мезозойской и кайнозойской» (Там же. С. 27). Этот вывод Амалицкого особенно важен, так как он послужил отправной точкой для его ученика Д. Н. Соболева, создавшего в 20-х гг. нашего столетия первую синтетическую концепцию неокатастрофизма (Соболев, 1924, 1926, 1927а, 1928).

В подобных работах к минимуму было сведено различие между градуализмом и неокатастрофизмом, поскольку признавались и резкая пульсирующая неравномерность геологических и эволюционно-биологических процессов, и единообразие основных законов, которым они подчиняются. Различные комбинации постоянно действующих сил природы, по мнению многих палеонтологов, обуславливали различный характер и темп преобразований. Иногда подобные комбинации обуславливали внезапный переход от медленных и постепенных изменений к очень энергичным и бурным (Нооукаас, 1959).

Появилось много работ, в которых дарвинизм сочетался с признанием ведущего значения эктогенетических факторов в резком ускорении процессов вымирания и формообразования. Иногда действие этих факторов рассматривалось не как самостоятельное, а как опосредованное через процессы борьбы за существование и естественного отбора. Примером могут служить работы Н. И. Андрусова (1891, 1897) по ископаемым и современным моллюскам в верхнетретичных отложениях Понто-Каспийской области. Установив стадии умеренной эволюции, расцвета и упадка в семействе дрейссенид (*Dreissensidae*), Андрусов показал связь этих стадий с периодическими процессами колебания солености водоемов при соединении и изоляции их. Уменьшение или повышение солености определенного бассейна вело к вымиранию их прежних обитателей, в результате чего освобождались огромные пространства, доступные для миграции новых форм. Отсутствие конкурентов способствовало вспышке у них формообразования. Здесь изменения внешних условий выступали в виде пускового механизма, обуславливавшего через конкуренцию и отбор исчезновение одних групп и расцвет других.

Даже М. Неймайр, будучи убежденным сторонником дарвинизма в объяснении большинства классических примеров внезапного вымирания таких организмов, как трилобиты, аммониты, гаиноидные рыбы, динозавры и т. д., полагал, что конкуренцией со стороны более приспособленных организмов объяснимы далеко не все случаи вымирания. В частности, ему казалось загадочным вымирание гигантских млекопитающих. Неймайр вынужден был признать, что здесь «...мы стоим перед великой загадкой, перед великим явлением, которое мы не можем разрешить, но которое нам показывает, что во время делювиального периода произошли неизвестным

образом и по неизвестным причинам глубочайшие изменения жизненных условий на большей части всех континентов земного шара, что было влияние более общего значения и распространения, чем какие бы то ни было причины, которые мы склонны приписать им» (цит. по: Неймайр, 1919. С. 288). В дарвиновских факторах он не находил объяснения внезапного расцвета фузулии в карбоне, рудистов в мелу, нуммулитов в третичном периоде, а также последовавшего за этим резкого уменьшения числа форм и их вымирания.

4. 5. 2. Возникновение эктогенетического неокатастрофизма

Многие американские геологи полагали, что в Европе эволюционисты склонны преуменьшать роль крупных геологических изменений в макроэволюции. На самом же деле эта ясно осознаваемая связь крупных изменений в органическом мире с изменениями на поверхности Земли побуждала многих крупных европейских геологов и палеонтологов искать объяснение вне рамок дарвиновского градуализма. Даже в эпоху непопулярности катастрофизма идеи Кювье не были окончательно забыты и находили своих, правда немногочисленных, приверженцев (Willow, 1959). К их числу относились австрийский геолог Э. Зюсс и швейцарский палеоботаник О. Геер. Уже вскоре после выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина они выступили с гипотезами эктогенетического неокатастрофизма, так как были не согласны с дарвиновскими объяснениями причин эволюции и с его представлениями о соотношении современных факторов эволюции с факторами, действовавшими в прошлом.

Причиной, побудившей Зюсса выступить против теории Дарвина, были результаты его многолетних исследований ископаемых граптолитов, плеченогих, аммонитов и третичных млекопитающих в окрестностях Праги и Вены (Süess, 1863). Анализируя смену ископаемых фаун, Зюсс пришел к выводу, что дарвиновские факторы играли незначительную роль в крупных преобразованиях органического мира. Естественный отбор, по его мнению, мог лишь поощрять только элиминирующую функцию и почти не влиял на становление новых форм.

Историческое развитие Зюсс рассматривал как чередование периодов бурного образования новых форм с периодами их относительного покоя, во время которых изменчивость не выходит за рамки внутривидовой. Периоды относительного покоя, по его мнению, управлялись дарвиновскими факторами эволюции. Во время этих периодов целые сообщества организмов, населяющих ту или иную область, остаются постоянными до тех пор, пока однажды под влиянием какой-то необычайной причины не разражается их массовая перечекалка. Зюсс полагал, что образование новых видов

происходило всегда скачкообразно и «время их формирования было очень коротким» (Süess, 1863. S. 330). Подобные резкие преобразования происходили довольно часто, и при этом не «одни виды заменялись другими, а исчезали целые сообщества и на их месте появлялись новые» (Там же. S. 326). Естественному отбору отводилась только стабилизирующая функция, как преобразующий фактор он может лишь до некоторой степени видоизменить форму эволюции, осуществляя дошлифовку уже имеющихся адаптивных форм в пределах относительно неизменного вида. Видовые признаки, согласно Зюссу, отличаются значительной устойчивостью и довольно консервативны. Они недоступны естественному отбору.

Зюсс не был согласен с постепенным суммированием мелких отклонений, благодаря которому происходило бы образование новых видов. Такая эволюция требовала времени гораздо большего, чем насчитывала вся история Земли. Нет никаких оснований допускать возможность образования новых видов в результате аккумулярующего действия естественного отбора, если до сих пор на протяжении всей истории человечества не было получено ни одного нового вида. Он полагал, что, суммируя «малое», нельзя получить «большое». Представление об органической эволюции как чередовании геологически продолжительных периодов стабильного состояния видов и целых сообществ с кратковременными периодами их массовых перечеканок, по мнению Зюсса, лучше всего согласовывалось с результатами описанных им последовательностей смен третичных млекопитающих в Венском бассейне. Выводам, основанным на изучении столь ограниченного региона, он считал возможным придать общепланетарную значимость.

Хотя в своих палеонтологических исследованиях Зюсс касался вопросов жизнедеятельности и условий обитания ископаемых животных, он был больше геологом, чем биологом, и не особенно задумывался над проблемой, каков был механизм столь фронтальных перечеканок, захватывающих не только одновременно третичных млекопитающих, но и другие группы животных и растений, обитавших вместе с ними. Зюсс ограничился только констатацией связи периодов образования новых форм с эпохами интенсивных изменений во внешней среде. «Мы видели, — писал он, — что происходят изменения физико-географических условий, не вызывающие преобразования фауны, но мы не видели изменений жи-



E. Suess

Эдуард Зюсс

вотного мира без изменений внешних условий» (Там же. S. 326). Таким образом, в истории органического мира были и такие ситуации, когда крупные изменения в физико-географических условиях не сопровождались сменой сообществ организмов. Это побуждало его довольно скептически относиться к возможности установить истинные причины макроэволюции.

Подобный же скепсис был характерен и для работ другого представителя раннего эктогенетического неокатастрофизма О. Геера, получившего теологическое образование в Галле и проработавшего почти 50 лет в Дюрехе. Геер был одним из основателей палеоботаники в немецком языковом пространстве. Вместе с другим ее пионером в Германии, Г. Гёппертом, он в 40-х гг. был сторонником катастрофизма и принимал концепцию повторных актов творения. Однако, если Гёпперт даже после публикации книги Дарвина остался антиэволюционистом (Göppert, 1864—1865), то Геер под влиянием новых данных об ископаемой третичной флоре пришел к выводу, что далеко не все виды уничтожаются в периоды глобальных катастроф, часть из них переходит в новые геологические периоды, а другие, возможно, скачкообразно изменяются и дают начало новым видам. В итоге он в 50-х гг. независимо от Дарвина разработал собственную позицию, изложенную впервые в третьем томе «Третичной флоры Швейцарии», опубликованном в том же в 1859 г.

Изучение ископаемой арктической флоры Гренландии, Шпицбергена, Канады, Исландии привело Геера к выводу, что изменения происходят не внутри отдельных семейств и родов, а захватывают все жизненное сообщество или, как его называл Геер, экономическое единство. Члены подобных сообществ, по его утверждению, всегда совместно появляются и исчезают.

Геер предложил впервые сам термин «перечеканка» исходных форм для характеристики механизма образования новых видов (Heer, 1860. S. 56). Внезапная перечеканка флоры и фауны вела к появлению новых групп с ярко выраженной способностью к эксплозивному (взрывному) развитию. В дальнейшем эти группы стабилизируются и оставались неизменными в течение длительных геологических периодов. Так, видовое сходство сообществ альпийских и арктических растений сохраняется, «несмотря на то что они с ледникового периода изолированы друг от друга и подвергаются различным внешним воздействиям» (Heer, 1865. S. 595).

Сам Геер не мог дать удовлетворительного ответа на вопрос о причинах резких изменений растительных сообществ. И современникам его взгляды казались не слишком убедительными. По мнению Б. Котта, «перечеканка» была новым словом, новым взглядом, но не новым объяснением» (Cotta, 1866. S. 205). Тем более, что Геер отказывался от решения «вечной загадки творения», полагая, что без вмешательства высшего разума необъясним прогресс в мире живого (Heer, 1865). Осознавая, что теистические рассужде-

ния теряют значение в науке, Геер все же попытался указать в качестве возможного направления будущего поиска на климатические изменения, связанные с перемещениями Земли и Солнечной системы в космическом пространстве (Heer, 1860). Перемещаясь вместе с Солнечной системой, Земля, по мнению Геера, могла попадать в области с различной плотностью звезд и резкими отличиями в температуре. Этим, возможно, и объясняются «грандиозные климатические изменения на Земле, которые связаны с ее ходом в мировом пространстве» (Heer, 1868. S. 77). В связи с громадной продолжительностью солнечного года чередование периодов преобладания теплого и холодного климата на Земле предопределило, с одной стороны, стабильность «экономических единств» в течение геологических периодов, а с другой стороны, внезапные и резкие их перечеканки. Поэтому в истории Земли мы видим «не постепенные изменения, а мощные периодически повторяющиеся волны, которые обусловлены главной причиной, но модифицировались под влиянием теллурических факторов (изменений соотношений между поверхностями суши и моря)» (Там же. S. 77). Решение этих загадок в истории органического мира, по мнению Геера, будет возможным только благодаря дальнейшим совместным усилиям палеонтологов, геологов и астрономов. Тем самым Геер предвосхищал многие попытки нашего времени, связанные с поисками космических факторов макроэволюции.

Если Геер в поисках механизмов воздействия Творца на эволюцию обратился к космосу, то Зюсс продолжал искать теллурические факторы крупных преобразований. В 1875 г. вышла его книга «Происхождение Альп» (Suess, 1875), в которой впервые была изложена контракционная гипотеза тектонических процессов. В ней складчатость рассматривалась как результат неуклонного уменьшения радиуса Земли и площади ее поверхности в результате охлаждения и сжатия. Происходящие при этом процессы горообразования, дислокации земной поверхности, глобальные трансгрессии и регрессии моря обуславливали и грандиозные преобразования в органическом мире. Эвстатическим колебаниям земной поверхности, процессам складкообразования и орогенеза, мощным трансгрессиям и регрессиям Зюсс приписывал не региональный, а глобальный характер. Поэтому и изменения в органическом мире охватывали одновременно все географические зоны.

К этой проблеме он вновь обратился в трехтомном «Лице Земли», где был дан грандиозный синтез геологических знаний того времени (Suess, 1884, 1909). В отличие от ранних работ здесь Зюсс уже не выдвигает на передний план свои расхождения с Дарвином. Напротив, он подчеркивает, что сам Дарвин никогда не настаивал на принципе равномерности эволюционных преобразований, а лишь подчеркивал преемственность в эволюции организмов. Палеонтологические исследования последних десятилетий убедили его в правильности этого положения. Преемственность прослежи-

вается практически в любой филогенетической ветви, в том числе и в смене фаун третичных млекопитающих, изучение которых было одним из источников, приведших его к неокатастрофизму в 1863 г.

Однако и через двадцать лет Зюсс был убежден, что предстоит еще решить проблему ритмики в процессах преобразования организмов, «которые обусловлены великими, но еще неизвестными периодическими изменениями во внешних условиях существования» (Süess, 1884. S. 13). Ссылаясь на работы Геера, Гризебаха, Вагнера, Неймайра, Марша и Копа, он по-прежнему находил в истории Земли немало примеров, «когда все сообщество, вся флора и фауна, если можно так выразиться, все экономическое единство природы совместно появляются и также совместно исчезают» (Там же. S. 13). Одновременно менялись все наземные и морские организмы всех континентов Северного полушария. И вновь в качестве основного аргумента используются ископаемые млекопитающие из третичных формаций в окрестностях Вены, где Зюсс насчитывает по меньшей мере четыре эпохи резких, глобальных изменений во внешних условиях. В заключительной главе последнего тома «Лица Земли» (Süess, 1909) он попытался как-то объяснить наличие преемственности в развитии органического мира и факт грандиозных переканок всего населения Земли под воздействием глобальных физико-географических изменений. С этой целью он подробно развивает идею существования четырех «убежищ» (Лаврентия, Ангара и Гондвана и т. д.), в которых наземная фауна спасалась во время грандиозных трансгрессий и регрессий.

Идеи Зюсса о глобальном характере катастроф и связанных с ними периодах обновления органического мира получили поддержку и в трудах французского геолога М. Бертрана (Bertrand, 1887), который выделил в истории Земли четыре эпохи горообразования и складчатости. Он предложил назвать эти эпохи гуронской, каледонской, герцинской и альпийской. Эта классификация эпох осадкообразования и орогенеза получила широкое признание, и к ней не раз прибегали в дальнейшем те сторонники эктогенетического неокатастрофизма, которые ведущую роль в эволюции жизни отводили процессам орогенеза и вулканизма (см., например, Соболев, 1924; Павлов, 1924, и др.).

Постепенно идеи эктогенетического неокатастрофизма получали все большее распространение. Их все чаще использовали в палеонтологических работах. Нашли они отражение и в трудах известного немецкого палеонтолога и геолога И. Вальтера. Подробное изучение ископаемых морских животных (грантолитов, аммонитов, иглокожих и т. д.) убедило Вальтера в тесной связи между изменениями в физико-географической обстановке и преобразованиями сообществ организмов (Walther, 1897). Впоследствии он стал одним из основателей палеобиологии, т. е. палеоэкологии. Выяснению проблем взаимоотношений организмов с окружающей

средой была посвящена и работа Вальтера по геобиологии (Walther, 1936).

Отмечая громадное значение руководящих ископаемых для стратиграфии, Вальтер подчеркнул, что часто в их качестве выступают группы (грантолиты, белемниты, аммониты), которые «неожиданно появляются, быстро распространяются и внезапно исчезают» (Walther, 1897. S. 235). Правда, он допускал, что столь внезапные появления и исчезновения этих групп могут объясняться не только эксплозивным их развитием и катастрофическим вымиранием, но также перерывами в отложениях или миграциями новых форм из каких-то неизвестных еще областей.

В следующей работе по закономерностям образования пустынь Вальтер сделал решительный шаг к признанию большого значения катастроф в эволюции наземных животных. Он прямо заявил об ошибочности отказа от катастрофизма, так как «медленное развитие Земли нередко прерывалось сильными катастрофами» (Walther, 1900. S. 6), что особенно характерно для пустынных зон. Вальтер своими работами подытожил развитие эволюционизма и вошел в XX в. «неокатастрофистом» (Высоцкий, 1977. С. 131). Вот почему мы вынуждены выйти за рамки XIX в. и проследить дальнейшую эволюцию его воззрений.

Идеи неокатастрофизма Вальтер сформулировал в книге «История Земли и жизни» (1908, цит. по русскому изданию 1912 г.), в которой популярность изложения сочеталась со строго научной трактовкой основных проблем геологии. Особое внимание Вальтер уделил неравномерности темпов изменений как физико-географических условий, так и организмов. Эти изменения, по выражению Вальтера, нельзя свести «к равномерности часового механизма» (1912. С. 512). Выделял он и фазы усиления изменчивости органических форм, которые следуют за длительными периодами их относительной стабильности. «В историческом развитии большинства циклов органических форм нетрудно отличить периоды большой изменчивости (анастроф) от периодов устойчивых, лишь незначительно колеблющихся свойств» (Там же. С. 97).

Введя новый термин «анастрофа», Вальтер подчеркивал, что речь идет здесь не о геологических процессах (катастрофах), губительных для органического мира, а о биологическом явлении, обуславливающим бурную вспышку формообразования, причины которого еще предстоит выяснить. Причем, в отличие от Зюсса и Геера, Вальтер считал, что анастрофы охватывали не все население Земли, а лишь некоторые группы наземных животных. В каждой филогенетической линии он выделял две основные фазы. Вначале группа слабо дифференцирована, малочисленна, занимает ограниченный ареал. На этой фазе она как бы накапливает «большое количество энергии и жизненной силы» (Там же. С. 522). Затем наступает анастрофическая фаза с быстрым формообразованием, возникновением новых таксонов и интенсивной экологической

экспансией. Такие анастрофы часто совпадали с границами геологических формаций.

Вальтер очень ярко описывал анастрофы (Там же. С. 521). Мы позволим привести подробную цитату, так как в перефразированном виде она потом не раз будет встречаться в работах многих сторонников неокатастрофизма. Выражая квинтэссенцию своих воззрений, Вальтер писал: «Как бы разрывается связь, которая еще внешним образом скрепляла более или менее число внутренних уже обособившихся рядов развития, как бы однородные корневые побеги отделяются друг от друга, и с этого времени каждый из них начинает вести самостоятельную жизнь и самостоятельным путем идти вперед и взбираться на более высокую ступень развития. Быстро отступают на задний план унаследованные от предков признаки; новое приспособление, богатое расчленение, интенсивная дифференциация накладывают на разделившихся братьев и сестер особый отпечаток, сообщают каждому из них новую физиономию и в скором времени об общем родстве напоминают еще лишь скрытые, едва уловимые признаки. Вместе с растущим разнообразием форм растёт способность жить и процветать при разнородных внешних условиях. Многочисленные новые виды и роды населяют те места, откуда они в своем завоевательном стремлении вторгаются в новые области, далеко за пределы своей области и, таким образом, заселяют обширные пространства земной поверхности» (Там же. С. 521). Самая грандиозная анастрофа, по мнению Вальтера, привела к возникновению жизни, когда из индифферентных начальных форм очень быстро возникли основные типы беспозвоночных.

В последующие десятилетия Вальтер еще не раз обращался к проблеме причин анастроф. В качестве таковых он чаще всего называл периодическое усиление солнечного излучения, поэтому «история жизни представлялась ему одновременно историей солнечного излучения» (Walther, 1919. S. 771). Увеличение солнечной активности, по мнению Вальтера, вело к усилению всех эктогенных процессов. В связи с этим в третьем издании «Законов образования пустынь» (1924) он заявлял, что вынужден отказаться окончательно от идей Лайеля и Дарвина о непрерывном развитии Земли и жизни путем суммирования мелких изменений, так как «...ход земной истории не соответствует идеям Лайеля и Дарвина. Темп его постоянно менялся» (цит. по: Высоцкий, 1965. С. 35). Вместе с тем он подчеркивал ошибочность сведения крупных изменений в органическом мире к какой-нибудь одной причине. Наряду с солнечным излучением здесь играли роль и процессы трансгрессии и регрессии и связанные с ними явления осолонения и опреснения водоемов. К тому же одни и те же факты оказывали различное влияние на разные группы организмов, благоприятствуя одним и угнетая другие. Что касается орогенеза, то, по мнению Вальтера, он всегда протекал медленно и постепенно и посему не мог стать причиной катастроф.

Популярность работ Вальтера обеспечила быструю известность гипотезы анастроф. Она оказала громадное влияние на развитие палеонтологии и эволюционной теории. Указывая на сходство смен фаз в филогенезе и онтогенезе, на связь изменений во внешних условиях с анастрофами, Вальтер по существу предвосхитил многие синтетические концепции циклического катастрофизма, получившие наибольшее развитие в трудах Д. Н. Соболева (1924, 1926, 1927а, 1927б, 1928) и О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1950; 1954, 1958, 1963, 1964, и др.). На труды Вальтера ссылались и другие сторонники циклического неокатастрофизма (Р. Ведекинд, Э. Дакке, К. Бойрлен и др.), в целом стоящие на позициях автогенеза.

Однако сам Вальтер не выходил за рамки эктогенетического неокатастрофизма. Не случайно одним из первых подхватил идею Вальтера об анастрофах старейший ученик Зюсса палеонтолог К. Динер (Diener, 1910). Хотя сам Вальтер утверждал, что анастрофы обычно захватывают лишь отдельные группы животных, Динер усматривал в этой гипотезе подтверждение высказываний Геера и Зюсса о коренных преобразованиях целых сообществ животных. Он уверял, что ископаемых остатков вполне достаточно, чтобы, несмотря на пробелы в палеонтологической летописи, установить неравномерный, ритмический характер развития во многих группах. Постепенные преобразования современных видов, по мнению Динера, по своей значимости сильно уступают тем подлинным «перечеркам» форм, которые происходили на границах геологических периодов и эр. Именно в анастрофах он видел причины быстрого формообразования и столь же быстрого вымирания многих групп аммонитов (например, роды *Hoplites*, *Lytoceras* и др.). Чем крупнее анастрофа, тем существеннее ее влияние на органический мир. Иногда они захватывают целые биологические сообщества в пределах обширных географических зон, вызывая расцвет одних групп и обуславливая вымирания других. Отсутствие генетической связи между различными группами, охваченными анастрофами, заставляет думать об эктогенетическом характере этих причин.

Таким образом, несмотря на малую популярность классического катастрофизма в геологии и палеонтологии, мысль о значительной роли резких изменений во внешних условиях для эволюции живого по существу всегда находила своих сторонников. Идеи эктогенетического неокатастрофизма использовались прямо или косвенно в работах многих палеонтологов, пытавшихся как-то объяснить причины бурных преобразований в истории органического мира. Для многих из них было характерно сочетание градуализма и неокатастрофизма, когда дарвиновское объяснение периодов относительно спокойного развития видов дополнялось признанием ведущего значения крупных изменений внешних условий в коренных преобразованиях отдельных групп и даже всего биологического сообщества.

С конца XIX в. все сильнее стала ощущаться неудовлетворенность униформизмом и градуализмом и начался процесс научной реабилитации и катастрофизма, и сальтационизма. По времени это совпало с возникновением генетики и связанным с этим событием формированием мутационной концепции видообразования Г. де Фриза. Отныне идеи об ударных факторах преобразований, в числе которых назывались орогенетические процессы, перемещение Солнечной системы в космическом пространстве, колебания солнечного излучения, осолонение или опреснение водоемов, трансгрессии и регрессии моря, вулканизм, создавали широкую основу для разработки самых разнообразных концепций экогенетического неокатастрофизма.

4. 6. Теория гетерогенезиса С. И. Коржинского (ранний мутационизм)

Выдающийся русский флорист и систематик Сергей Иванович Коржинский (1861—1900) вошел в историю эволюционного учения как непосредственный предшественник одной из форм генетического антидарвинизма — мутационизма. Под этим углом зрения его наследие обстоятельно рассмотрено в историко-научной литературе (Филиппченко, 1923; Базилевская, 1957; Бердышев, Синливицкий, 1961; Гайсинович, 1971, 1988; Завадский, 1973).

Теория гетерогенезиса впервые была доложена Коржинским 2 января 1899 г. на заседании Физико-химического отделения Академии наук. В том же году было опубликовано предварительное сообщение, содержащее краткий очерк теории (1899а), а затем и подробное изложение первой части задуманной работы (1899б). Краткое изложение своих взглядов Коржинский опубликовал и на немецком языке (Korschinsky, 1899). Позднее был переведен основной текст (Korschinsky, 1901). Таким образом, с концепцией гетерогенезиса могли ознакомиться и зарубежные эволюционисты.

Суть ее, коротко говоря, состоит в том, что дарвиновские факторы — борьба за существование и естественный отбор объявляются недостаточными для объяснения эволюции, и на смену им предлагается гипотеза сальтационного возникновения новых видовых форм. К идеям такого рода Коржинский пришел не сразу, хотя можно встретить и утверждение о внезапности его превращения из дарвиниста в антидарвиниста (Тимирязев, Соч. Т. 5. С. 33; Т. 8. С. 123).

Одним из источников его новых взглядов явился опыт исследования конкретных флор как исторических образований, опыт практического систематика. Им было сформулировано представление о виде как совокупности, состоящей из одной или нескольких рас. Говоря об изменчивости растений, Коржинский, предвосхищая понятие о генотипической и фенотипической изменчивости, выде-



Сергей Иванович Коржинский

лил две ее категории: вариации — отклонения, происходящие независимо от среды в силу свойственной всем организмам тенденции к изменчивости, и модификации — отклонения, происходящие под прямым влиянием условий существования. Исследуя взаимоотношения видов растений, Коржинский придавал важное значение борьбе за существование, но вместе с тем и подчеркивал, что учение о ней «оставалось каким-то лишь теоретическим представлением, не имеющим реального значения» (1888а. С. 126; см. об этом подробнее: Галл, 1976). В эти годы Коржинский разрабатывает по сути виталистическое учение о жизненной энергии, которая хотя и отличается от жизненной силы древних мыслителей, поскольку материальна, делает невозможным познать жизнь на основе принципов механицизма (1888б). Так формировались предпосылки для теории гетерогенезиса.

Каковы же были ее основные положения? Коржинский дает следующее определение гетерогенезиса: «Под именем гетерогенезиса (Spontane Variation, heterogene Zeugung Кёлликера, Heterogonismus Гартмана) я подразумеваю явление, которое состоит в том, что среди однородного потомства от нормальных родителей неожиданно появляются отдельные экземпляры, резко отличающиеся от всех остальных. Вырастая, эти экземпляры сохраняют все свои особенности и передают их по наследству, давая таким образом на-

чало особой расе» (1899б. С. 60). Заимствуя у А. Кёлликера и термин «гетерогенез», и представление о внезапном возникновении новой формы в результате изменения зародышевых клеток организма, он утверждает, что его концепция «не отличается ни особой солидарностью, ни убедительностью. Не удивительно поэтому, что эта теория не имеет никакого успеха, и что даже в специальных руководствах и энциклопедиях мы далеко не всегда можем встретить о ней упоминания» (Там же. С. 4).

Устранению такой легковесности должна способствовать обстоятельная сводка случаев, наблюдаемых главным образом у культивируемых человеком растений, внезапного появления и закрепления новых видовых форм, представленная Коржинским в опубликованной первой части работы. Многочисленность подобных фактов заставляет его прийти к утверждению, что «в этой сфере теория Дарвина не осветила нам явлений, которые остались столь же темными и неясными, как были прежде» (Там же. С. 1), абсолютно игнорировало этот вопрос и большинство дарвинистов. Между тем «гетерогенез есть явление, хотя и редкое, но вполне нормальное, свойственное как животным, так и растительным организмам и играющее огромную роль в их эволюции» (Там же. С. 75). Судить о факторах, порождающих внезапные гетерогенные отклонения, трудно, но «очевидно, что не во внешних условиях нужно искать причины этого явления, что здесь дело в каких-то внутренних процессах, в каких-то изменениях яйцевой клетки, о сущности которых, впрочем, мы не можем еще составить себе никакого понятия» (Там же. С. 78).

Констатируя наличие в эволюции скачкообразных изменений, Коржинский не просто восполнял пробелы в дарвиновской теории эволюции, но был намерен ее неспровергнуть. Об этом можно судить по сформулированным им в предварительном сообщении семи пунктам, по которым «теория трансмутации» и «теория гетерогенеза» резко расходятся. По ним можно представить, что помимо утверждения сальтационной гипотезы в его намерение входило показать, что «борьба за существование и связанный с нею отбор есть фактор, ограничивающий формы и пресекающий вариации, но ни в коем случае не содействующий получению новых форм. Это есть начало, враждебное эволюции» (1899а. С. 263). Должна была быть обоснована и мысль, что «приспособление, являющееся следствием борьбы за существование, совсем не есть синоним прогресса. Эволюцию организмов невозможно объяснить чисто механическим путем. Чтобы понять происхождение высших форм из низших, необходимо допустить существование в организмах особой тенденции прогресса, тесно связанной или тождественной с тенденцией изменчивости» (Там же. С. 264). Обоснование сальтационного характера развития живого было для Коржинского не самоцелью, а лишь частью задуманной им ревизии эволюционной теории. Преждевременная смерть помешала ему воплотить эти замыслы.

Влияние теории гетерогенеза на последующее развитие эволюционной мысли не понять, если не принять во внимание различие, которое Коржинский проводит между «гетерогенными вариациями», возникающими внезапно и у отдельных особей, и «модификациями», характерными для множества организмов и находящимися в непосредственной зависимости от внешних условий. Гетерогенные вариации наследуются, модификации — нет (1899б. С. 73—74). По сути дела Коржинский формулирует таким образом представление о скачкообразной мутационной изменчивости. Не случайно, что на его наблюдения ссылался в своей «Мутационной теории» Г. де Фриз (Vries, 1901. S. 50—51). Концепция Коржинского предвосхитила открытия генетиков, слилась с ними воедино — в этом и состоит главный ее исторический интерес.

Теория гетерогенеза была подвергнута беспощадной, порою даже желчной критике со стороны К. А. Тимирязева, который даже взгляды де Фриза считал более предпочтительными: «Де Фриз, привыкший к общему научному складу мышления, как мы видим, не находит возможности обойтись без естественного отбора. Коржинский его-то и отрицает. Но что же дает он взамен в своей теории, которая призвана будто бы упразднить дарвинизм? Ничего: он отделяется словами: для „объяснения происхождения высших форм из низших“» (цит. по: Соч. Т. 7. С. 230). Столь же категорично оценил ее и В. И. Талиев: «Воззрение Коржинского, не обставленное пока никакими научными доводами, представляет собой пеструю смесь по существу неоригинальных идей с густой окраской субъективизма» (1900. С. 278). Иначе ее оценивали русские биологи немного позднее, когда угасло неприятие, связанное с личными мотивами, — «работа Коржинского представляет выдающийся интерес, так как в ней совершенно ясно намечено все то, что известно нам теперь о внезапных изменениях организмов, или мутациях, почему совершенно справедливо считать его наравне с де Фризом создателем мутационной теории, которая играет теперь столь важную роль во всех наших представлениях об изменчивости и эволюции организмов» (Филипченко, 1977. С. 163). То, что эта оценка принадлежит генетику, вовсе не случайно. К сказанному следует добавить и то, что теория гетерогенеза получила в общем сочувственный отклик тех биологов, которые были склонны противопоставить дарвинизму теорию сальтаций. Так, Л. С. Берг писал: «Хотя... фундамент теории Коржинского и де Фриза оказался заложенным на непрочном базисе, самые соображения этих авторов о гетерогенном или мутационном характере эволюции остаются в силе» (1922, цит. по: 1977. С. 76). Можно, следовательно, с полным на то основанием утверждать, что взгляды Коржинского оставили достаточно заметный след в эволюционной мысли первых десятилетий XX в.

Таким образом в трудах крупнейших палеонтологов и биологов-эволюционистов во второй половине XIX в. были сказаны все главные аргументы в пользу сальтационного образования новых признаков, типов организации и внезапного обновления флоро-фаунистических комплексов. Тогда же сформировались основные положения (постулаты) неокатастрофизма и их разнообразные комбинации, предвосхитившие фактически все современные варианты этого направления в эволюционной биологии. Некоторые из них стали родоначальниками научных традиций и школ, в рамках которых шло становление современных концепций неокатастрофизма. Одним из таких мест был палеонтологический музей Тюбингенского университета, который последовательно возглавляли Э. Кокен и О. Шиндевольф. И преемственность их идей очевидна.

Тем не менее за последние 5 лет в мировой литературе, если судить по библиографии по истории науки, ежегодно публикуемой в журнале «ISIS» и насчитывающей каждый раз более 4 тысяч названий, никому из самых видных представителей этого направления в эволюционизме XIX в. не было посвящено ни одной сколь-нибудь значимой публикации. Даже в немецкоязычном пространстве, где его традиции оказались наиболее прочными в XX в. и где в настоящее время наблюдается взрыв публикаций по истории эволюционной теории в Германии (Hossfeld, 1997; Die Rezeption..., 1995; Die Entstehung der Synthetischen..., 1998. S. 31—78; Welträtsel..., 1999, и мн. др.), мы не найдем никаких упоминаний о К. Динере, И. Вальтере, О. Геере, Э. Зюссе, Э. Кокене, К. Циттеле и др. О главном же «оппоненте» сальтационизма и неокатастрофизма — Дарвине, чьи взгляды, по мнению некоторых его современных критиков, давно уже должны быть сданы в «архив» науки, каждый год публикуются десятки журнальных статей и книг в наиболее престижных издательствах мира.

В самых ярких работах современных биологов, ратующих за принятие системных мутаций и глобальных катастроф как главных причин макроэволюции, практически не упоминаются авторы подобных идей. Исключение, как всегда, подтверждающее правило, составляет только С. И. Коржинский, но и на него указывают лишь как на предтечу мутационной концепции Г. де Фриза. Подобная забывчивость представляется знаменательной. Парадигма «неокатастрофизма—сальтационизма» явно доминировала в эволюционной теории XIX—первой трети XX в. Даже многие классические концепции неоламаркизма использовали ее для объяснения макроэволюции. Но их положения и аргументы не выдержали проверку временем, оказавшись более уязвимыми для критики, чем дарвинизм. Выяснилось, что принять различного рода «деривации», «анастрофы», «перечеканки» и т. д. можно лишь при допущении целесооб-

разности как неотъемлемом свойстве жизни, что само по себе оказывалось невозможным без веры в целеполагание.

Рост атеистических настроений в обществе, а также физикализация биологии, внедрение в основные ее дисциплины экспериментального метода и т. д. делали неприемлемыми для ученых телеологические объяснения. Еще большим анахронизмом становились ссылки на Творца. Наука и теология дивергировали все дальше друг от друга. В результате даже сторонники сальтационизма—неокатастрофизма в первые десятилетия XX в. считали для себя неприличным ссылаться на работы своих учителей, открыто или косвенно построенные на телеологии или тем более на теологии.

И это при том, что большинство из них оставили монументальные, нередко многотомные труды, представлявшие собой подлинные энциклопедии эволюционно-биологических знаний своего времени. Вместе с тем еще мало кто осознавал, в том числе и сам Дарвин, что нет никакого принципиального противоречия между селекционизмом и неокатастрофизмом, хотя именно в «Происхождение видов» были собраны основные доказательства в пользу крупных новообразований как возможного материала для действия естественного отбора и видообразования.

ГЛАВА 5

Неокатастрофизм и дилемма сальтационизм—градуализм в первой трети XX в.

5. 1. Причины усиления неокатастрофизма

Уже не раз отмечалось, что на границе XIX и XX вв. намечился кризис эволюционной теории (Provine, 1971; Завадский, 1973; Maug, 1982a; Завадский и др., 1983; Колчинский и др., 1993). Это было вызвано рядом обстоятельств и прежде всего отсутствием объективных возможностей экспериментального изучения эволюционного процесса. Незнание законов изменчивости и наследственности, структуры видов, отсутствие точных данных о процессах борьбы за существование и естественного отбора препятствовали выработке стройного представления о факторах и движущих силах микроэволюционных преобразований. По-прежнему сохраняли свою силу выдвинутые ранее возражения против теории естественного отбора (неадаптивность видовых признаков, отсутствие селективной ценности начальных этапов возникновения новых, в особенности сложных, органов и структур и т. д.).

5. 1. 1. Мутационная теория и кризис селекционизма

Непосредственной причиной кризиса эволюционной теории стали переоткрытие законов Менделя в генетике и установление скачкообразного характера наследственных изменений (Bateson, 1894; de Vries, 1894), послужившие основой для создания мутационной теории. Высказанная в 1899 г. гипотеза о существовании специфической, дискретной видообразовательной изменчивости уже вскоре получила, казалось бы, экспериментальное подтверждение в результатах многолетних наблюдений Г. де Фриза над *Oenothera lamarckiana*. К этому объекту он обратился после многочисленных безуспешных попыток экспериментально создать новый элементарный вид растений. Уже в первых поколениях потомков среди 15 000 растений, полученных от высаженных в 1886 г. девяти экземпляров, были выявлены три формы, резко отличавшиеся от родительской. В последующем ему удалось получить более 800 мутантов, которые отличались друг от друга общим габитусом, ростом, шириной листьев, величиной и окраской цветков, формой плодов и семян, обилием пыльцы и т. д. Оказалось, что все новые формы устойчивы, наследственно закреплены, резко отличаются друг от друга и, следовательно, могут быть хорошими примерами скачкообразного появления новых видов.

Этим данным было суждено сыграть важную роль в истории генетики и эволюционной теории, так как с ними связано не только переоткрытие законов генетики, но и возникновение мутационной теории. С самого начала генетика предстала экспериментальной наукой, противостоящей описательной биологии уходящего века и подводящей надежную фактическую базу под сальтационизм. Судьба Г. Менделя, его законов и их переоткрытия на рубеже веков — излюбленный сюжет историко-научных сочинений, авторы которых пытаются осознать причины столь долгого неприятия его открытия биологическим сообществом в XIX в. (Rheinberger, 1995; Orel, 1996; Голубовский, 1997, 2000). В качестве примера их называют даже его приверженность концепции Св. Августина о божественном творении неких зародышей, предопределивших в деталях все будущее существа (Wahlsten, 1998). Недавние прочтения исследовательских записей де Фриза от 1896 г. по гибридизации и рабочих журналов К. Корренса в 1896—1899, изучавшего на горохе и кукурузе влияние пыльцы на окраску, форму и размеры плода материнского растения, убедительно показали, сколь важное значение в науке имеет не столько социально-культурный контекст, сколько переход знания в личностное убеждение. В частности, де Фриз задолго до 1900 г. знал о законах Менделя, но вспомнил о них только тогда, когда понял, что они помогают объяснить его концепцию внутриклеточного пангенеза, предложенную в 1889 г. (Stamhius, 1995; Stamhius et al.,

1999). Естественным завершением эволюции этой концепции стала и его мутационная теория, изложенная впервые в 1901 г. и к которой он не раз обращался в последующие годы (de Vries, 1901, 1906, 1913). Суть ее заключается в том, что новые виды возникают внезапно, ступенчато. Каждая вновь возникающая форма образует новую ступень, которая четко отделена от предшествующей. Опираясь на анализ многих из известных тогда случаев появления новых форм в культуре, де Фриз находил подтверждение своей гипотезы в практике доместикации. Более того, он справедливо указывал, что и сам Ч. Дарвин, хотя и не использовал термина «мутация», активно употреблял это понятие при описании домашних животных и культурных растений. Градуализм, по оценке де Фриза, был больше характерен для А. Уоллеса и других сторонников теории естественного отбора, чем для самого Дарвина.

Важной чертой мутационной теории де Фриза было положение о чередовании периодов покоя и резкого усиления мутационной активности. Изучаемая им энотера, казалось, и находилась в стадии взрывного формообразования, в результате чего исходный вид порождает целую группу новых форм. Таким образом, видообразование носит всегда групповой характер, что, по мнению де Фриза (de Vries, 1913), соответствует гипотезе М. Штанффусса о взрывообразном массовом характере появления новых видов, родов и т. д. Он попытался вывести математическую формулу, характеризующую продолжительность мутационных и стабильных периодов. Однако эти его изыскания поселили сугубо спекулятивный характер.

Нет необходимости подробно останавливаться на дискуссии вокруг работ де Фриза, которая уже не раз анализировалась в трудах историков биологии (см., например: Provine, 1971, 1986; Завадский, 1973). С позиций современной генетики она недавно была проанализирована М. Д. Голубовским (2000), который считает необоснованным распространенное мнение, что де Фриз открыл не мутации, а лишь редкие рекомбинации, выщепляющиеся в потомстве транслокационных гибридов, а посему его мутационная теория не была фактически подтверждена. С момента появления взгляды де Фриза были популярны и нашли отклик в работах столь раз-



Гуго Де Фриз

личных по своим взглядам ученых, как В. Л. Комаров (1901, 1940), М. А. Мензбир (1902), У. Уэлдон (Weldon, 1902), А. Вейсман (Weismann, 1902), В. М. Шимкевич (1906), К. А. Тимирязев (1908), У. Бэтсон (Bateson, 1914), Л. Плате (1914), Я. Лотси (Lothsy, 1916), Б. М. Козо-Полянский (1925), Н. И. Вавилов (1936) и мн. др. При чем некоторые из них, несмотря на отрицание де Фризом творческой роли внутривидовой борьбы за существование и отбор, видели в мутационной теории, скорее, подтверждение дарвиновского учения о дискретном характере наследственной (неопределенной) изменчивости, чем опровержение селекционизма. Высоко оценивалось и стремление де Фриза поставить на место спекулятивных рассуждений, характерных для всех эволюционных концепций XIX в., строгие экспериментальные методы. Многие биологи, разочаровавшиеся в возможностях описательной биологии и сомневавшиеся в состоятельности ссылок на неполноту палеонтологической летописи, а следовательно, и в градуализме, увидели в трудах де Фриза подтверждение сальтационизма. Это вызвало резкие возражения со стороны убежденных селекционистов, например А. Вейсмана (Weismann, 1902), который был убежден, что данная теория не применима к животным, где невозможно провести грань между флуктуациями и мутациями. Кроме того, у животных, по мнению Вейсмана, все признаки носят приспосабливательный характер и их возникновение можно объяснить только индивидуальной изменчивостью, контролируемой отбором.

Известно, что в свое время Дарвин не обратил никакого внимания на присланную ему статью Менделя. Позднее его соавтор по теории естественного отбора А. Уоллес (1911) увещал апологетов генетики, что нет оснований развертывать сложные таблицы и диаграммы, «трубя в трубы и уверяя в их важном значении». Для него законы Менделя были применимы только к резким качественным изменениям, хорошо известным еще самому Дарвину.

В целом учение де Фриза можно резюмировать в следующих основных положениях: 1) новые виды возникают внезапно, без перелома; 2) новые элементарные виды постоянны с момента своего возникновения; 3) видообразование носит массовый характер; 4) способность к мутациям пробуждается периодически; 5) мутационная изменчивость принципиально отлична от флуктуаций. В трансформированном виде все эти положения составляют ядро последующих сальтационистских и неокатастрофистских концепций, в том числе и новейшей из них — концепции прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1979). В начале XX в. многие из крупнейших последователей менделизма были сторонниками прерывистой эволюции и были уверены, что с неоспоримостью законов Менделя градуализм окончательно опровергнут. В свою очередь и дарвинисты нередко усматривали неразрывную связь менделизма с сальтационизмом, заявляя в связи с этим о его недостаточной обоснованности. Нега-

тивному отношению к дарвинизму способствовали и результаты опытов В. Йоганнсена (Johannsen, 1903), показавших «бессилие» естественного отбора в гомозиготных линиях. В результате широко распространились представления об естественном отборе как исключительно элиминирующем факторе, а скачкообразная изменчивость стала рассматриваться как непосредственная движущая сила эволюции.

5. 1. 2. Тератология и внезапное видообразование

Другим источником усиления неокатастрофизма стали успехи тератологии. Ее основы были заложены еще К. Вольфом и Э. Жоффруа Сент-Илером в конце XVIII—начале XIX в. Последнему принадлежит авторство идеи о ведущем значении различного рода аномалий и уродств в трансформации органических форм. Позднее его сын Исидор Жоффруа Сент-Илер (Geoffroy St. Hilaire, 1854—1862) в фундаментальном труде по тератологии определил уродство как приращенную и резко выраженную аномалию, которая затрудняет или делает невозможным отправление одной или многих функций и значительно снижает жизнеспособность. По существу уродства представляют собой крайний случай индивидуальной изменчивости. Как и его отец, он пытался связать уродства с возникновением новых групп организмов.

Дальнейшее развитие эволюционные аспекты тератологии получили в трудах Дареста, Гьонарда, Швалбе, Циглера и др. Некоторые из них выступили с критикой дарвинизма, указывая, что благодаря уродствам могут возникать формы, кладущие начало новым группам организмов. Особенно подробно эти идеи были обоснованы Дарестом (Durest, 1877), который фактически стал основателем эволюционного тератологического сальтационизма. Особенность этой формы сальтационизма заключается в том, что здесь главным источником теоретических обобщений была не палеонтология, а эмбриология. В трудах Дареста был выказан ряд положений, в значительной степени предвосхитивших учение Р. Гольдшмидта о перспективных уродах (Goldschmidt, 1940).

Бурное развитие экспериментальной эмбриологии (О. Гертвиг, Г. Дриш, В. Ру и др.) существенно расширило число установленных типов аномалий, а также позволило начать систематическое изучение причин их появления. Г. Осборн (Osborn, 1918) предложил выделять следующие типы аномалий: геногенные, т. е. возникающие в зависимости от условий развития половых клеток: гаметогенные, зависящие от условий редукции гамет и оплодотворения; эмбриогенные, возникающие на зародышевой и личиночной стадиях жизненного цикла. Интенсивные исследования, основанные на экспериментальном вмешательстве в процессы эмбриогенеза, позволили выявить самые разнообразные факторы гератогенеза. Среди них

были различного рода механические и электромагнитные воздействия, отклонения в тепловом и световом режимах, изменения химического состава соков зародыша и т. д. В то же время оказалось, что самые различные по своей природе химические и физические агенты вызывают сходные уродства. Внешние воздействия выступали чаще всего лишь как фактор, нарушающий нормальный ход морфогенеза, итог же предопределялся природой самого зародыша. Тем самым опровергались механистические воззрения сторонников макросальтационизма, отстаивавших идею о прямом формо-генном воздействии среды.

Для большинства ученых было ясно, что необходимо отличать наследственные аномалии от морфозов, возникающих в результате воздействия на процесс эмбриогенеза внешних факторов. Причем размеры аномалий и их влияние на жизнеспособность уродов зависели от времени появления отклонений. Чем раньше нарушался нормальный ход эмбриогенеза, тем тяжелее были его последствия для организма. Вместе с тем оказалось, что даже при резких отклонениях организмы могли быть жизнеспособны и плодовиты. Был получен ряд свидетельств, что аномалии и уродства нередко совпадают с видовыми и родовыми признаками. Эти данные произвели большое впечатление на В.М.Шимкевича (1898, 1907а, 1907б), который в серии работ стремился показать, что для многих случаев уродств и тем более незначительных аномалий можно найти аналогии в процессах видообразования. «Аномалии и уродства, — по его мнению, — представляют собой лишь скачки по тому пути, по которому идут индивидуальные уклонения вообще и по которым шло образование видов» (1907б. С. 79).

Шимкевич проанализировал эволюционное значение различных типов гетерохронии и гетеротопии, благодаря которым могло происходить образование новых органов. Среди значимых в этом смысле отклонений он называл также перенесение признаков одного пола на другой (гермафродитизм) и гетеротаксию (смещение органов). Моделью формообразования, по мнению Шимкевича, могли служить также разнообразие случаи недоразвития или, напротив, переразвития органов, разделения или слияния органов, неполного разделения особей-двойников, карликовость, гигантизм, альбинизм, меланизм и т. д.

Обсуждая эволюционное значение различных типов аномалий, Шимкевич четко выделял среди них две большие группы. Первая связана с появлением признака, который не встречался у предков, но вполне мог послужить основой видообразования у близкородственных форм. Вторая охватывала различные случаи атавизмов. К первой группе относятся различные случаи безрогости или, напротив, появление второй пары рогов у овец, коз, коров. Такие аномалии могли быть основой создания различных безрогих пород скота, а в диком состоянии привести к появлению четырехрогой антилопы. Наличие различного рода роговых наростов у многих

млекопитающих, в том числе и у человека, указывает на возможные пути появления рогов в разных отрядах копытных. Редукция волосяного покрова могла послужить основой для появления теккинской и арабской пород лошадей, китайских собачек. Противоположная же аномалия, т.е. длинношерстность, могла привести к появлению различных пород кошек, коз и кроликов, известных под общим названием ангорских. Альбинизм мог стать основой для возникновения белоокрашенных пород гусей, уток, кроликов, мышей, крыс. Укорачивание верхней челюсти и носовых костей приводило к появлению различного рода бульдогообразных пород быков, собак и т. д. Укорачивание конечностей стало расовым признаком у многих пород собак, овец, кур. У лошадей-рысаков и борзых собак наблюдается лишняя пара ребер.

Совокупность подобных примеров позволила Шимкевичу заключить, что «если у домашних животных аномалии, появившиеся у одного экземпляра, иногда служили для возникновения новой породы, то мы вправе предположить то же самое относительно животных, находящихся в их естественной обстановке» (1898. С. 40). Следовательно, «многие признаки... могли возникнуть более или менее внезапно» (Там же). В то же время он не пытался как-то противопоставить сальтационные изменения постепенным. Напротив, Шимкевич указывал на трудности, а иногда и на принципиальную невозможность отграничить резкие изменения от постепенных, поскольку различия между ними чаще всего носят, скорее, количественный, чем качественный характер. Например, любое постепенное изменение числа метамерных органов носит характер скачка.

Поскольку различного рода атавизмы у человека были известны давно, Шимкевич не останавливался на случаях, свидетельствующих о происхождении человека от приматов (излишняя волосатость, хвостатость, остроконечное ухо и т. д.). Его внимание привлекли атавизмы, несущие признаки более далеких групп млекопитающих и даже рыб и амфибий, включая и многочисленные случаи появления дополнительных пар сосков с вполне развитыми млечными железами, рудиментарных сосцов и даже просто темноокра-



Владимир Михайлович Шимкевич

шенных пятен. Особенно поражает аномалия, описанная французским анатомом Крювелье, когда соски полностью отсутствовали. На их месте были некие углубления, на дне которых открывались протоки млечных желез, что напоминает млечные карманы ехидны и утконоса. Весьма разнообразны и аномалии развития млекопитающих, напоминающие признаки рыб и амфибий: усиление развития рогового слоя, появление чешуек (ихтиоз), расщепленный язык, конические зубы, двойная грудина, сохранение следов жаберных щелей и т. д.

Такого рода примеры аномалий Шимкевич расценивал как косвенное указание на возможные пути формообразования и видообразования. Осознавая, что палеонтологические данные скудны и не могут дать прямых доказательств сальтационного возникновения новых таксонов, Шимкевич считал возможным говорить о значении резких аномалий в происхождении крупных таксонов. Так, например, он считал, что наличие гигантских и карликовых видов у птиц, млекопитающих и рептилий (колибри и динорнис, мыш-малютка и кашалот, ящерица и англозавр, ерш и белуга, сепиола и осьминог) доказывает эволюционную значимость гигантизма и карликовости. Исчезновение конечностей у многих позвоночных совпадает с аномалиями недоразвития или слияния конечностей.

Есть все основания предположить, что изменения, затрагивающие признаки крупных таксонов, происходили скачкообразно. Появление сходных аномалий у родственных организмов свидетельствует не только о единстве механизмов морфогенеза, нарушение которого обуславливает появление уродств, но и о принципиальной возможности возникновения новых форм путем сальтаций. Хотя все эти доказательства носят косвенный характер, на их основании вполне оправдан вывод о возможности скоординированных изменений целых систем органов. Тем самым под макросальтационизм подводился некий эмпирический базис.

Именно поэтому успехи тератологии стали одним из главных источников усиления сальтационизма и неокатастрофизма. Появлялись все новые и новые доводы в пользу возможности внезапного появления новых форм. Достаточно назвать случаи переноса периферических кровеносных сосудов или нервов с одного ствола на другой, изменение числа жаберных дуг у костистых рыб, изменение числа лучей в непарных спинных плавниках рыб или даже числа спинных плавников, увеличение числа лучей у морских звезд до 50, появление дополнительных рогов у некоторых групп ископаемых копытных, формирование механизма скелетообразования у моллюсков и ракообразных. Многочисленные примеры такого рода аргументов были недавно суммированы и критически проанализированы в книге Л. П. Татарина «Очерки по теории эволюции» (1987). В целом они подтверждали представления о принципиальной возможности появления новых таксонов в результате макро-

сальтаций, хотя и не могли объяснить, насколько широко распространен этот способ видообразования и как сформулировалась множественность признаков, затрагивающих многие системы органов, по которым различаются виды и тем более надвидовые таксоны. Тем не менее тератология вместе с работами ранних генетиков явно расширила арсенал фактических и теоретических аргументов неокатастрофизма.

5. 1. 3. Палеонтология и дилемма сальтационизма и градуализма

В начале XX в. весьма противоречиво шло и развитие палеонтологии. Начались широкие и планомерные палеонтологические исследования в Азии, Европе и Северной Америке, давшие богатый материал по филогении преимущественно беспозвоночных. Серия уникальных открытий была сделана В. П. Амалицким, обнаружившим в 1896 г. пермских рептилий на Северной Двине. В первые два десятилетия XX в. были открыты крупные захоронения ископаемых млекопитающих в третичных отложениях Русской равнины, Тургайской области, Северного Кавказа, Таманского полуострова. Почти одновременно на азиатском континенте, прежде всего в ходе американской экспедиции в Монголию в 1923—1926 гг., были сделаны уникальные открытия американских палеонтологов (Ф. Купер, Г. Осборн, Дж. Симпсон, В. Мэттью и др.). Собранный ими материал позволил сформулировать гипотезу об азиатском континенте как центре формирования главных отрядов рептилий и млекопитающих и приступить к детальному рассмотрению вопросов о происхождении главных групп наземных позвоночных, в том числе и млекопитающих, представители которых до сих пор были известны только в виде относительно высоко развитых форм, внезапно появившихся в Европе и Северной Америке в начале третичного периода.

Значительные успехи были достигнуты в реконструкции филогении отдельных групп животных. Достаточно вспомнить родословные титанотериев (Г. Осборн), лошадей (О. Абель, У. Д. Мэттью), примитивных млекопитающих (Дж. Симпсон), в основе которых лежало представление о непрерывном характере эволюции. Открытие И. В. Ефремовым в 1928 г. раннетриасовых лабиринтодонтотов дало возможность изучать возрастную и индивидуальную изменчивость, что очень редко удавалось раньше для ископаемых наземных позвоночных (Ефремов, 1928, 1931, 1933). В эти же годы были выполнены первые работы Дж. Симпсона (Simpson, 1928, 1929a, 1929b) по мезозойским и кайнозойским млекопитающим (Multituberculata, Insectivora, Marsupialia) Северной и Южной Америки и Евразии, открывающие путь к изучению распространения тех или иных признаков во времени, направленности преобразования популяций, их зависимости от биотической среды и т.д. Исследования взаимоот-

ношений между условиями окружающей среды и строением организма занимали значительное место в работах Л. Долло, А. П. Павлова, О. Абеля, П. П. Сушкина, А. А. Борисяка и способствовали развитию «палеобиологического» или, точнее, «палеоэкологического» метода.

Одновременно завершилось оформление эволюционной палеоботаники. Этому способствовали классические работы В. Готана, М. Д. Залесского, А. Н. Криштофовича, Р. Потонье, Д. Скотта и др. по ископаемым палеозойским водорослям, девонской и карбоновой псилофитовой флоре, меловой и третичной флоре покрытосеменных. В результате развернулись систематические исследования развития наземной флоры и закономерностей распространения фитогеографических областей в прошедшие геологические эпохи.

Следует отметить, что в первые десятилетия XX в. был опубликован целый ряд обобщающих работ по палеозоологии и палеоботанике, в которых главное внимание уделялось не столько описанию ископаемых остатков и реконструкции вымерших форм, сколько последовательному рассмотрению палеонтологического материала с эволюционной точки зрения (Seward, 1898—1919; Zeiller, 1900; Koken, 1902; Stemmann, 1908; Diener, 1910; Abel, 1912; Wedekind, 1916; Walther, 1919; Dacque, 1921; Gothan, 1921; Яковлев, 1922в; Scott, 1923; Павлова, 1927; Henning, 1932; Криштофович, 1934; Циттель, 1934, и др.).

Кризисные явления, захватившие эволюционную теорию, сказались и на эволюционной палеонтологии. Этому способствовали и особенности предмета палеонтологии, и ее возможности в познании ископаемых организмов. Эволюционная палеонтология изучает исторические преобразования преимущественно методами описания и сравнения материалов, относящихся не к самому процессу эволюции, а к его результатам, т. е. к следствиям эволюции, тем или иным способом зафиксированным в ископаемых остатках. Однако, выделяя филогенетические закономерности, палеонтология сама по себе еще не могла делать окончательные выводы о движущих силах развития организмов. Не случайно более ста лет тому назад Т. Гексли утверждал, что «данные палеонтологии вполне совместимы с любой формой учения о прогрессивных изменениях» (цит. по: Гексли, 1927. С. 114). А полвека спустя А. А. Борисяк вынужден был признать, что «палеонтология изучает конечный результат действия механизма эволюции ... и не имеет данных для восстановления этого механизма. Последнее — дело экспериментальных биологических наук» (1973. С. 123).

С этим, однако, не были согласны многие палеонтологи. Среди них в начале XX в. широко распространилась другая крайняя точка зрения, что палеонтология как наука, изучающей реальной процесс органической эволюции в масштабе геологического времени, принадлежит и решающая роль в объяснении причин и закономерностей эволюции. Достаточно вспомнить имена О. Йекеля, Ш. Денере, Г. Осборна, О. Абеля, К. Циттеля, К. Бойрлена, Э. Дакке, Д. Роза,

А. Вудворта, Г. Штейманна, для того чтобы убедиться, насколько глубоко укоренилось в палеонтологии убеждение, что филогенетические закономерности, выделенные при реконструкции отдельных филумов и всей картины эволюции органического мира, якобы и являются ее факторами и причинами. В конечном счете это открывало возможности для выдвижения различных гипотез о существовании неких факторов и причин эволюции, в принципе не доступных проверке. Постоянно происходило смешивание пройденного, уже завершившегося этапа эволюции с совершающимися в данный момент эволюционными преобразованиями. Ретроспективный анализ сохранившихся документов органической эволюции субъективно воспринимался как фундаментальное каузальное изучение. Прошлое использовалось для объяснения настоящего, а не наоборот. Отсюда стремление представить отдельные результаты и стороны филогенетических процессов как доказательство существования особых законов эволюции: например закона инерции (О. Абель), закона филогенетического роста (Ш. Денере), запрограммированности срока существования таксона (Д. Роза, К. Бойрлен, Ш. Денере) и др. Широкую популярность получили разнообразные филогенетические рассуждения о том, что любой таксон проходит те же стадии юности, зрелости, старения и смерти, что и любой индивид. Расцвету различного рода гипотез о циклическом характере эволюции способствовало и распространение в философии истории идеи о существовании строгой стадийности развития цивилизаций (Ф. Ницше, Н. Я. Данилевский, О. Шпенглер и др.).

Кризисные процессы в эволюционной теории и в эволюционной палеонтологии привели к усилению неокатастрофизма. Основой этих концепций по-прежнему служили отсутствие переходных форм между крупными таксонами, неполнота палеонтологической летописи, внезапные вымирания крупных групп растений и животных на границах многих геологических периодов. При этом интерпретация палеонтологического материала, свидетельствующего в пользу суждений о существовании крупных переломов в истории органического мира, находила как будто бы подтверждение в данных экспериментальной генетики и экспериментальной эмбриологии. Создавалось впечатление, что новейшие открытия в этих областях биологии подтверждают сальтационизм и неокатастрофизм.

5. 1. 4. Неокатастрофизм и неоуниформизм в геологии

Крупный советский историк геологии Б. П. Высоцкий (1977) полагал, что катастрофизм постепенно терял своих сторонников в геологии и практически исчез окончательно в 70-х гг. XIX в. и что этот рубеж был связан со смертью в 1874 г. его последнего представителя Э. де Бомона. Однако, на наш взгляд, ближе к истине

К. Бюлов (Bülow, 1959), который полагал, что идеи Кювье не только всегда находили в геологии своих сторонников, но и постоянно входили в ее теоретические основы. И хотя во второй половине прошлого века влияние катастрофизма сильно уменьшилось, но тем не менее оно сохранилось, изменив масштабы и формы. Достаточно вспомнить, например, контракционную гипотезу Э. Зюсса (Süess, 1875, 1884).

Резкий перелом в отношении к катастрофизму произошел на границе XIX и XX вв. На смену отрицанию катастрофизма приходили попытки его переоценки в свете новейших данных геологии. Широкое распространение получили идеи о глобальном характере периодически усиливающихся процессов складчатости, орогенеза, вулканизма, трансгрессий и регрессий. В свою очередь это вызвало резкое обострение теоретических дискуссий, так как сторонники неоуниформизма посчитали необходимым выступить в защиту лайелевских принципов. Не вдаваясь в подробности споров между геологами, которые не раз были предметом исследований в теоретических и исторических обзорах (Павлов, 1921, 1938; Е. В. Милановский, 1923, 1929, 1936, 1938; Е. Е. Милановский, 1984; Шатский, 1937; Хаин, 1939, 1970, 1977; Тихомиров, Хаин, 1956; Яншин, 1973; Высоцкий, 1977; Завадский, Колчинский, 1977; Резанов, 1987; Малахова, 1989, и др.), остановимся кратко на их сути.

Начало дискуссии было ознаменовано публикацией статьи Э. Ога (Naug, 1900) «Геосинклинали и континентальные платформы». В ней автор суммировал основные идеи Дж. Халла и Дж. Дана о неравномерности тектонических процессов и на их основе сформулировал главные принципы учения о геосинклиналях. Среди них было и положение о том, что геологическая история нашей планеты есть не что иное, как история следующих друг за другом циклов (Naug, 1907).

Более или менее одновременные на всей поверхности Земли краткие движения в зонах геосинклиналей обуславливали преобразование всей физико-географической обстановки. Они оказывали влияние на ход осадкообразования, орогенеза, трансгрессий и регрессий. В предложенной Огом хронологической последовательности фаз складчатости (гуронская, каледонская, герцинская, альпийская) учитывались не только орогенетические, но и эпейрогенетические движения в геосинклинальных областях. Важной чертой учения о геосинклиналях стала трактовка ритмики как смены эпох спокойного осадконакопления и градуальной эволюции организмов периодами диастроф и пароксизмов. Любопытно, что философское основание своих взглядов Ог усматривал в учении Ф. Ницше о циклическом ходе истории, воплощенном в представлении о «вечном возвращении».

По мнению Ога (Naug, 1921) и А. Зондера (Sonder, 1922) в истории Земли было четыре глобальных революции с периодичностью от 200 до 300 млн лет. В отличие от них Дж. Баррелл и Ч. Шу-

херт в те же годы называли пять таких революций, а Дж. Джоли (1929) — уже шесть или семь. Соответственно и периодичность таких революций, согласно Джоли, составляла порядка 160—200 млн лет. Как видно, расхождения в оценках были весьма значительны.

В возрождении неокатастрофизма в геологии особая роль принадлежит немецкому геологу Г. Штилле (1964), в трудах которого развивались идеи об эволюционно-революционном характере тектонического развития Земли. Впервые он изложил их на заседании Международного геологического конгресса в 1910 г. и во вступительной лекции, прочитанной в Лейпцигском университете в 1913 г. В систематизированном виде его концепция была изложена в 1924 г. в фундаментальной книге «Основные вопросы сравнительной тектоники».

Суть взглядов Штилле сконцентрирована в «первом законе времени орогенезов», согласно которому «все складчатости приурочены к относительно редким и кратким по времени фазам более или менее (подчеркнуто нами. — Э. К.) планетарного значения» (Штилле, 1964. С. 91). К тому же он считал, что «орогенез одновременно проявляется в самых различных областях Земли» (Там же). Рассматривая историю Земли как чередование эволюционных и революционных событий, Штилле относил к числу первых образование бассейнов, а ко вторым — процессы горообразования. При этом процессы складчатости и горообразования были связаны Штилле в едином процессе орогенеза, что позволяло ему описывать историю Земли как чередование длительных эпох тектонического покоя с кратковременными орогенетическими фазами, которых он с начала кембрия насчитывал около 30. Оценивая среднюю продолжительность орогенетических фаз приблизительно в 250—300 тыс. лет, Штилле отводил периодам покоя 15—18 млн лет. Таким образом, речь шла о катастрофическом характере орогенетических событий лишь в масштабе геологического времени. Это важно отметить, поскольку по существу здесь налицо сильное отличие от катастрофизма XIX в. Все фазы орогенеза Штилле вслед за М. Бертраном группировал в три коренные эпохи складчатости: каледонскую, герцинскую и альпийскую.

Идеи Штилле о чередовании фаз орогенеза и эпейрогенеза в истории Земли нашли немало сторонников, особенно среди немецких и советских геологов (Bubnoff, 1931, 1941; Тетяев, 1934; Усов, 1938, 1940). Так, например, В. В. Белоусов (1948) полагал, что периодически происходящие колебательные движения земной коры придают определенный ритм всему процессу тектогенеза и как бы отбивают в истории Земли главные вехи. Идея циклического характера геологических процессов была поддержана сторонниками концепции тектоники литосферных плит (Wegener, 1915; Арган, 1935; Личков, 1936, 1941), а также авторами пульсационной гипотезы глобального тектогенеза (Rothpletz, 1903; Bücher, 1933, 1939;

Grabau, 1936; Обручев, 1940; Усов, 1940) и теми, кто разделял концепцию о глобальном характере эвстатических колебаний уровня океана (Белоусов, 1948; Страхов, 1948).

Против них, однако, выступили многие геологи, считавшие недоказанным вывод о глобальном характере циклических процессов (А. Д. Архангельский, Г. Бетхер, Р. Бэртлинг, Дж. Гуллилу, В. В. Меннер, Д. В. Наливкин, К. Оберге-Бринка, Е. В. Милановский, Н. С. Шатский и др.). В докладе на сессии XVII Международного геологического конгресса в 1937 г. А. Д. Архангельский отметил, что до сих пор остаются спекулятивными основные положения геотектоники «относительно универсального значения и одновременности всеми принимаемых в настоящий момент тектонических циклов — каледонского, герцинского, альпийского» (цит. по: Архангельский, 1954. С. 314). Изучение громадного материала по геологической истории Евразии свидетельствует о том, что «определенные циклы с характерным для каждого из них комплексом событий приурочиваются к определенным участкам земной коры. В других участках события могут протекать существенно иначе» (Там же. С. 314—315). Несколько позже, дискутируя с В. А. Обручевым по вопросам тектонической терминологии и тектоники СССР, Архангельский еще раз подчеркнул, что «тектонические циклы с их колебательными движениями, влекущими за собой трансгрессии и регрессии с их складчатостями, интрузиями и т. д., распространяются не на всю земную поверхность, но ограничиваются определенными крупными участками земной коры» (Там же. С. 302).

Особенно резко против идеи о прерывности, эпизодичности и синхронности орогенеза на громадных пространствах выступил Н. С. Шатский (1937). Он исходил из того, что начиная с докембрия на поверхности Земли существовали геосинклинальные зоны и платформенные области, отличающиеся друг от друга по мощности откладывавшихся в них осадках, по типам осадочных вулканогенных формаций, по вулканизму, а, следовательно, по характеру и интенсивности движений, различающихся для платформ и геосинклиналей. Поэтому он решительно не соглашался с утверждениями, что история Земли представляла собой чередование эпох, характеризующихся только эпейрогенетическими движениями, и эпох орогенеза. Свою позицию Н. С. Шатский называл неоуниформистской и высказывал полное несогласие с доминированием в геологии взглядов немецких неокатастрофистов. Следует напомнить, что сам термин «неокатастрофизм» принадлежит Шатскому.

Позиция Шатского, по существу, была поддержана Е. В. Милановским, который также считал, что «вопрос об одновременности отдельных фаз усиления орогенетических движений на обширных пространствах земной коры... требует пересмотра» (1938. С. 528). Геологическая хронология, по его мнению, «еще слишком несовер-

шенна, чтобы мы могли с полной уверенностью синхронизировать сравнительно кратковременные явления в районах, удаленных друг от друга» (Там же).

Дискуссии сторонников неокатастрофизма и неоуниформизма продолжаются и в наши дни. В этом легко убедиться, открыв любую работу по теоретическим проблемам геологии (см., например, Мартынов, 1968; Яншин, 1973; Казаринов, 1976, 1979; Е. Е. Милановский, 1982, 1984а, 1984б; Хэллем, 1983; Миясиро и др., 1985). Мы не намерены вмешиваться в споры геологов. Да нам и трудно оценить обоснованность той или иной точки зрения. Но само существование столь значительного разброса мнений позволяет сделать вывод, что неокатастрофистские построения остаются гипотезами. Нет оснований принимать их за окончательные истины и тем более базироваться на них при объяснении проблем биологической эволюции. Справедливо писал крупный французский тектонист Э. Н. Гогель: «Залогом прогресса геологии является такое положение, при котором гипотезы, даже наиболее популярные, постоянно подвергаются критическому рассмотрению и их выводы ставятся под сомнение. Гораздо хуже дать какому-нибудь явлению ложное объяснение, не позволяющее искать других объяснений и заводящее в тупик, чем отвергнуть эти объяснения и признать свое незнание» (1964. С. 386). Полезно учесть призыв Гогеля: «Уметь сознавать свое незнание» (Там же).

Это важно осознавать применительно к спорам неокатастрофистов и неоуниформистов, так как идеологические и мировоззренческие установки здесь зачастую довлеют над фактами и эмпирическими обобщениями. Наиболее ярко проявилось это в дискуссии между геологами Германии и Советского Союза в 30-х гг., что, видимо, не случайно, поскольку именно в этих странах были почти одновременно предприняты попытки идеологизировать научные исследования и построить некие особые науки: арийскую в Германии и пролетарскую в СССР (Колчинский, 1999б, 2000; Уолкер, 2002). Так, К. Бойрлен (Beurlen, 1935) отвергал всякое научное значение актуализма на том основании, что он якобы превратился в догму и препятствует изучению и пониманию переломов в геологической истории, имеющих качественный характер. Красноречива и «философская» аргументация автора: «Актуализм построен на механистическом мировоззрении Лайеля, который отвергал всякое развитие. ...Немецкий дух не может быть удовлетворен таким мировоззрением в области геологии» (Там же. S. 521).

Не менее своеобразны и высказывания советских геологов. Шатский имел все основания протестовать против попыток неоправданно переносить понятия и термины диалектического и исторического материализма на процессы природы и считал необоснованными рассуждения о революциях в земной коре, геологической истории и т. д. Однако эти вполне оправданные протесты встретили резкую отповедь со стороны его научных оппонентов (Тетяев.

1934; Усов, 1938, 1940; Обручев, 1940), которые именно в диалектическом материализме искали дополнительные аргументы в пользу защищаемого ими неокатастрофизма. Так, например, М. А. Усов уверял, что в основу его тектонической теории Земли, суть которой заключается в признании «непрерывно-прерывистого хода Земли с быстрыми революционными фазами тектогенеза» (1938. С. 10) положены принципы диалектического материализма. Более того, настаивая на глобальном характере революционных преобразований на поверхности Земли, он уверял, что «всякая серьезная фаза движения, как образующая скачок в саморазвитии материи Земли, не может не быть всеобщей» (1940. С. 8). В соответствии с духом того времени М. И. Воронцов призывал «на основе овладения марксистско-ленинской теорией вести непримиримую, острую борьбу на два фронта — против реакционной теории катастрофистов и вульгарных эволюционистов» (1939. С. 22), которые, по мнению автора, являются «гнильем и пустоцветом» в «пышном расцвете» советской науки. Сам стиль аргументов делает излишним анализ идеолого-политических основ подобного неокатастрофизма в геологии. Тем не менее мы должны признать, что именно геологический неокатастрофизм стал одним из главных источников эктогенетического неокатастрофизма, особенно распространенного среди советских и немецких биологов и палеонтологов.

5. 2. Эктогенетический неокатастрофизм в первой трети XX в.

Эктогенетический неокатастрофизм базируется на представлении, что коренные переломы и важнейшие новообразования в эволюции живого были связаны с внезапно наступавшими изменениями геологических, физико-географических и космических условий.

Во второй половине XIX в. он не получил широкого распространения. Препятствием для развития идей эктогенетического неокатастрофизма стало доминирующее положение униформизма в геологии и градуализма в биологии. Успех предложенной Лайелем концепции был для большинства геологов настолько убедителен, что всякие рассуждения о каких-то катаклизмах на поверхности Земли казались многим безнадежно архаичными. Что же касается биологии, то эктогенез в эволюционных построениях оказался неотъемлемой частью неоламаркизма, особенно механоламаркизма, сторонники которого в формообразующем действии внешних факторов усматривали одну из главных причин эволюции. Причем обычно считалось, что действие этих факторов обеспечивало плавные, постепенные преобразования организмов.

В то же время анализ ископаемого материала по-прежнему побуждал палеонтологов искать причины резких изменений флоры и

фауны на границах многих геологических эр и периодов. Большой интерес вызывала и проблема массовых вымираний организмов. Некоторые из палеонтологов были склонны признавать решающую роль резких изменений абиотических условий в некоторых преобразованиях органического мира. И хотя подобные признания чаще всего сочетались с униформизмом в трактовке главных событий эволюции, однако сам материал и способ его осмысления явно выводили за рамки униформизма и градуализма в сторону концепции эктогенетического неокатастрофизма.

Усиление эктогенетического неокатастрофизма в начале XX в. было связано не столько с оживлением неокатастрофистских настроений среди геологов, сколько с отсутствием удовлетворительного объяснения причин вымирания крупных таксономических групп в истории органического мира. В трудах Дарвина и его ближайших сподвижников сама эта проблема оказалась по существу отодвинутой на дальний план и была сведена к конкурентному вытеснению ранее доминирующих групп более прогрессивными формами. Иногда это положение подкреплялось и конкретными примерами, особенно убедительными казались, в частности, случаи, описанные В. О. Ковалевским (Kowalevsky, 1874) при анализе эволюции копытных, где столкновение инадаптивных групп (антропо-териев, аноплотериев и т. д.) с адаптивными формами казалось главной причиной вытеснения первых. Однако такое объяснение устраивало далеко не всех палеонтологов, так как трудно было представить параметры, по каким должны были конкурировать крупные таксоны, например мезозойские рептилии и млекопитающие.

В результате появлялось все больше и больше гипотез, в которых вымирание связывали с чрезмерной специализацией организмов и потерей ими эволюционной пластичности (Соре, 1896; Денере, 1921); внутренней запрограммированностью срока существования таксонов (Rosa, 1899; Берг, 1922), деятельностью человека (Fritch, 1902; Steinmann, 1908; Hoernes, 1911, 1912). Особой популярностью стали пользоваться и гипотезы о внезапных вмешательствах мощных абиотических факторов общепланетарного и даже космического масштаба, вызывавших резкие изменения в составе растительного и животного мира. Эти изменения объяснялись геологическими революциями, ортогенетическими процессами (Соболев, 1928; Криштофович, 1934), переменами в режиме вращения Земли, вызывавшими изменения рельефа, режима денудации и т. д. (Личков, 1936, 1941, 1945), подводным вулканизмом и связанным с ним загрязнением атмосферы ядовитыми газами (Павлов, 1924; Соболев, 1928), резкими колебаниями климата (Сушкин, 1922; Яковлев, 1922а), изменением освещенности Земли под влиянием некой космической причины (Голенкин, 1927; Marshall, 1928; Wilser, 1931). Как видно из этого далеко не полного перечня, количество подобных гипотез достаточно вели-

5. 2. 1. Тектонические гипотезы

ко и нет возможности рассмотреть каждую из них подробно. Поэтому придется оценивать целые группы гипотез, отличающиеся друг от друга по типу ведущего абиотического фактора, ответственного за пертурбации в органическом мире. Эктогенетический катастрофизм интересующего нас периода был представлен тектоническими, климатическими, газовыми и космическими гипотезами.

Но прежде чем приступить к их анализу, необходимо отметить, что сама возможность воздействия того или иного абиотического события катастрофического масштаба на процессы вымирания не оспаривалась никем из эволюционистов или палеонтологов. Речь шла лишь о его месте в детерминации истории органического мира. Решающее значение подобных факторов в вымирании отдельных групп животных признавали сторонники самых различных эволюционных доктрин. Среди них — дарвинисты (В. О. Ковалевский, М. В. Павлова), ламарко-дарвинисты (М. Неймайр), неоламаркисты (Э. Коп, Л. С. Берг, Г. Штейнманн, Ш. Депере) и т. д. Однако многие из них, признавая роль этих факторов в вымирании отдельных подвидов или видов, отрицали возможность их воздействия на судьбы родов, семейств и т. д.

Так, например, Г. Штейнманн (Steinmann, 1908) полагал, что внезапные геологические факторы (извержения вулканов, наводнения, сильные морские приливы и т. д.) могли оказаться губительными лишь для населения данного региона, не вызывая, как правило, гибели всего вида, а тем более рода. Лишь в некоторых случаях они могли приобретать большое значение, как это произошло при извержении вулкана Кракатау в 1883 г. В таких случаях возможно полное уничтожение эндемичной фауны. Для эндемичных форм островов и прибрежных районов столь же губительными могут быть также крупные приливы и штормы, а для водных организмов внезапное опреснение или, напротив, осолонение бассейна. О. Абель (Abel, 1922) признавал возможность массовой гибели морских животных в результате воздействия металлосодержащих соединений, выделяющихся при извержении вулканов. Он же указывал на возможное воздействие ледникового похолодания на гибель глубоководных рыб. Г. Осборн (Osborn, 1906) указывал на многократные извержения вулканов в системе Вайоминг и Юта, где сохранилось несколько слоев вулканического пепла, содержащих целые скелеты третичных млекопитающих, что указывает на внезапную их гибель.

С учетом всего вышесказанного нам представляется необходимым относить к числу эктогенетических неокатастрофистов тех авторов, которые в абиотических факторах видели не столько причину вымирания отдельных видов или даже целых эндемичных фаун, сколько главную причину обновления фаун и флор.

Мысль о причинной связи тектогенеза с этапностью эволюции стала приобретать все большее число сторонников в связи с популярностью гипотезы Г. Штилле (Stille, 1924) о периодически разражающихся «геологических революциях». Многие авторы старались найти доказательства временных совпадений коренных преобразований в органическом мире с периодами глобальной складчатости, хотя и вынуждены были признать, что конкретный механизм этой связи окутан туманом. Так, например, А. Н. Криштофович (1934), оценивая палеоботанические данные о внезапном появлении всех основных групп цветковых растений в середине мела, пришел к выводу о зависимости макроэволюции от геологических процессов. Он был уверен, что наиболее резкие изменения растительного покрова и организации самих растений связаны с периодами орогенеза. Тектонические процессы и сами вызывали изменения растительных форм и освобождали место для миграции видов, оказавшихся приспособленными к новым условиям. Массовая гибель ранее доминирующих форм резко ускоряла процессы видообразования. Криштофович был уверен, что учение Кювье хорошо согласуется с современными палеоботаническими данными.

Среди сторонников гипотезы о решающем воздействии геологических процессов на эволюцию живого были Л. Корбер, Т. Сцалаи и др., которые утверждали, что прогрессивное развитие живого обусловлено горообразовательными процессами. Делались попытки установить причинную связь между поднятием каледонских гор и возникновением первых наземных растений, а В. Саломон (Salomon, 1918) отстаивал некую «теорию пароксизмов» и рассматривал ее как возрождение теории катастроф д'Орбigny.

На протяжении нескольких десятилетий Б. Л. Личков (1936, 1941, 1945, 1965) не только интенсивно разрабатывал гипотезу о взаимосвязи процессов диастрофизма, изменения климата и макроэволюции, но и сумел убедить в ее правильности В. И. Вернадского (1965). Будучи сторонником гипотезы А. Вегенера о дрейфе материков, Личков полагал, что их перемещения и связанные с этим смещения полюсов Земли и изменения солнечной постоянной оказали решающее влияние на всю физико-географическую обстановку. В результате «фазы развития жизни и кризисов в этом развитии совпадали с основными переворотами в жизни земной коры и явились следствием последних» (1936. С. 124). Он отмечал, что «каждый раз революция в органическом мире всеземного масштаба происходит в эпоху образования складок земной коры или орогенеза» (1945. С. 169), которые в свою очередь являются следствиями перемен в режиме вращения Земли под влиянием неких закономерностей вселенского характера. Циклические изменения, вызванные орогенетическими процессами, определяли перестройку царств растений и животных, причем «каждая волна соответствует своему геологическому

кому циклу и укладывается в промежуток между двумя соседними тектоническими диастрофами» (1965. С. 91).

Личков выделяет шесть геологических циклов или «волн жизни», начало которых приурочено к тектоноическим революциям: восточнославянской, каледонской, варисцийской, древнекиммерийской, повокиммерийской, альпийской. Так, например, орогенетическая фаза каледонской складчатости хронологически совпадает с силурийским вымиранием трилобитов, беззамковых брахиопод, цистондей, части грантолитов. Последнему массовому вымиранию предшествует альпийское горообразование: исчезли огромные рептилии, аммониты, белемниты, ряд семейств брюхоногих моллюсков, огромное количество пластинчатожаберных моллюсков и т. д.

Каждый из выделенных Личковым циклов начинался фазой геологической революции (образование гор и геосинклипалей, оледенение), которую он называет «творческой», так как именно в это время происходило накопление занасов воды на материках и формировался контрастно сложный рельеф. Каким же образом геологические революции воздействовали на эволюцию? С одной стороны, Личков утверждает: «победителям в жизненной борьбе пришлось пережить ледниковую эпоху... огромные миграции и перемещения. Они-то и были характерной чертой и проявлением борьбы за существование в ту эпоху. При миграциях происходило видообразование в виде накопления на почве естественного отбора новых признаков» (1945. С. 170). С другой стороны, эта «революционная» ледниковая фаза играла в эволюции «роль творческую, созидательную, ибо на протяжении ее определилось новое население Земли: новые исходные формы дальнейшей прогрессивной эволюции» (Там же. С. 177). Вторая длительная фаза — пенеплетизация гор — характеризуется умеренным климатом, обилием влаги и пищевых ресурсов. Эволюция идет замедленно, новые крупные таксоны не образуются, хотя процесс видообразования достигает своего максимума. В третьей, последней фазе каждого цикла происходит сокращение количества поверхностных вод, климат становится засушливым, идут развитие пустынь и ксеротизация флор и фаун. Целые отряды и классы животных и растений вымирают. «Голод и жажда явились основной причиной градиозных вымираний живых существ» (Там же. С. 170). Такое истребление, однако, не было поголовным. Экологически пластичные формы выживали. Они существовали и раньше, но не были господствовавшими. Унаследовав освободившиеся после массового вымирания места, такие «победители» вступали в следующий геологический цикл, т. е. в фазу новой революции и оледенения. Правда, совершенно неожиданно Личков пишет, что именно ксеротермные «фазы вымирания явились фазами усиленного творчества нового», в то время «как для ледниковой эпохи характерно уже не столько вымирание, сколько переселение живых существ» (Там же. С. 179).

На первый взгляд, в этой гипотезе нет ничего неокатастрофистского. Автор признает, что крупные изменения физико-географических условий воздействуют на органический мир через «крупные изменения естественного отбора и борьбы за существование в зависимости от количества пищевых ресурсов» (Там же. С. 176). Резкие смены в органическом населении Земли объясняются им как переживание неспециализированных форм, обладающих способностью адаптироваться к новым условиям, поскольку «приспособленные к одной геологической фазе оказались неприспособленными к следующей фазе, и наоборот» (1936. С. 122). Сам Личков вначале рассматривал свою гипотезу лишь как важное дополнение к дарвинизму. Вместе с тем он прекрасно понимал, что его теория есть попытка вернуться, «хотя и в смягченной видоизмененной форме, к отвергнутым в свое время старым идеям Кювье о революциях в жизни Земли и о причинах связи эпох великих преобразований земной коры с великими переменами в органическом мире» (Там же. С. 122).

Дарвиновская терминология фактически лишь прилагалась им к трактовке эволюции как совокупности громадных циклов, важнейшие фазы которых детерминировались прямым влиянием абиотических факторов. Не дав ясного ответа на вопрос о причинах повышения уровня организации животных и растений при переходе от одного геологического цикла к другому, о приуроченности «творчества» новых форм к конкретной фазе каждого цикла, Личков в конечном счете противопоставил дарвинизму (как ошибочной доктрине эволюции) кювьеизм (как правильную доктрину), основанный на идее «волн жизни», великих «переворотов» на Земле, положивший начало «большой эволюционной теории» (1965. С. 90). Правильной он стал считать и идею номогенеза. «Только сейчас, — писал Личков, через 20 лет после первой работы (фактически это было через 30 лет. — Э. К.), — я могу считать свой труд законченным, поскольку ввел „волны жизни“ и „перевороты“ в смысле Кювье и дал этим понятиям законченное логическое обоснование» (Там же. С. 97). На заключительном этапе разработки эта гипотеза оказалась гораздо сильнее пронизана идеями антидарвинизма и кювьеизма, чем это было характерно для ранних работ Личкова. Правда, возможно, это следует объяснить не столько эволюцией взглядов самого Личкова, сколько некоторым изменением социально-политической обстановки в стране, появлением возможности более свободно выражать свое отношение к дарвинизму.

Гипотеза Личкова оказала значительное влияние на представления Вернадского об эволюции биосферы. В посмертно изданной книге «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения» (1965) Вернадский к числу новейших геологических идей, прочно вошедших в арсенал современной науки, относил и концепцию существования в истории Земли периодов «большой и меньшей интенсивности геологических (в том числе и палеонтологических)

процессов» (Там же. С. 48). Ссылаясь на труды Соболева и Личкова, он насчитывал по крайней мере пять периодов «критических», «революционных» пульсаций, во время «которых одновременно или последовательно во времени наблюдаются усиления орогенетических, тектонических, вулканических, ледниковых изменений биосферы и ...этому же времени соответствуют основные палеонтологические изменения планетной жизни» (Там же. С. 291).

С последним критическим периодом в истории биосферы он связывал появление *Homo sapiens*, «мозга человека, биогеохимической энергии 3-го рода и особенного состояния биосферы — ноосферы». Подобные совпадения в изменениях физико-географических параметров биосферы и ее живого вещества представлялись Вернадскому далеко не случайными, поскольку жизнь является неотъемлемой функцией биосферы. В то же время он уклонялся от обсуждения вопросов о причинах глобального синхронного изменения всей биосферы. Он отмечал только, что они лежат как в самой биосфере или близких к ней геосферах, так и связаны с находящимися «вне биосферы космическими силами» (Там же. С. 58).

Весьма характерно, что тектонические гипотезы, как правило, отстаивались геологами, смутно представляющими себе сложность процессов детерминации эволюционных преобразований. Это хорошо видно из рассуждений С. С. Кузнецова, который был уверен, что история Земли и эволюция жизни подчинены одним и тем же механизмам. «За долгие годы покоя, — писал он, — в недрах Земли происходит медленное накопление механической или химической энергии. Она, наконец, выражается катастрофическими потрясениями, приводящими за собой резкую смену одних жизненных форм другими» (1930. С. 45). Неудивительно, что сей популяризатор науки даже не задумывался о том, как конкретно эти изменения сказывались на эволюции органических форм. Более странно, что и очень авторитетные геологи были столь же легковесны в суждениях о сопряженности процессов тектогенеза и эволюции живого. Так, очень популярный в начале XX в. английский геолог Дж. Джолли (1929) был твердо убежден в том, что только благодаря Луне жизнь сохранилась на нашей планете. Обуславливая регулярные отливы и приливы морских вод и периодические приливы земной коры, Луна, по его мнению, способствовала накоплению во время приливов коры радиоактивной теплоты, которая, переходя в воды океанов, и спасает их обитателей от губительной перемены в условиях существования. Вряд ли какой биолог удовлетворится подобным объяснением.

Не останавливаясь на работах других сторонников тектонических гипотез, ограничимся лишь некоторыми соображениями. Едва ли приходится сомневаться в том, что тектонические события в отдельных крупных регионах могли влиять на процессы эволюции и привести к изоляции крупных географических зон или, напротив, к их воссоединению. Достаточно вспомнить книгу одного

из столпов современного селекционизма Дж. Симпсона «Великолепная изоляция» (1983). Однако геологические процессы оказывали влияние на развитие жизни, лишь преломляясь через сложную цепь биоэкологических и внутривидовых отношений.

Выше уже отмечалась спорность самой гипотезы о геологических революциях глобального масштаба. Она и по сей день имеет как горячих сторонников, так и не менее горячих противников (Мартынов, 1968; Казарин, 1976, 1979; Салоп, 1982; Милановский, 1982, 1984а, 1984б; Хэллем, 1983, и мн. др.). Да и сам термин «геологическая революция», хотя и широко используется, однако им обычно характеризуют тектонические события регионального масштаба (Gilluly, 1967). Вызываемые ими грандиозные физико-географические изменения оказывали умеренное воздействие на эволюцию животных и растений. Они приводили обычно лишь к изменениям в распределении биогеографических зон и ареалов отдельных видов, действуя как элиминирующий или распределяющий фактор. Подобные возражения против тектонических гипотез макроэволюции не раз высказывались в трудах приверженцев самых различных концепций эволюции, в том числе и неокатастрофистских (Hoernes, 1911; Павлов, 1924; Schindewolf, 1950, 1954; Henbest, 1952; Simpson, 1953; Rensch, 1954, и др.). Особенно убедительной была критика Дж. Симпсона.

Рассуждения о периодических грандиозных изменениях живого под влиянием тектонических процессов остаются гипотезами, построенными на других гипотезах, так как нет никаких фактов, свидетельствующих в пользу чисто абиогенной природы факторов арогенной эволюции. Как справедливо писал А. Мюллер: «...невозможно скоординировать тектонические процессы с фазами расцвета жизни» (Müller, 1955. S. 43).

Поднимая важный вопрос о возможном влиянии на эволюцию жизни мощных геологических агентов, авторы данных гипотез, к сожалению, отрывали их действие от уже установленных факторов эволюции (мутагенез, отбор, конкуренция, изоляция и т. д.). В итоге эти гипотезы оставались в разряде принципиально непроверяемых. В то же время нельзя забывать и о том, что они находят все новых и новых сторонников, предлагающих их модифицированные варианты (см., например, Иванова, 1955, 1958; Дысса и др., 1960; Newell, 1963, 1967; Неручев, 1979; Малиновский, 1979, и др.).

5. 2. 2. Климатические гипотезы

Климатические изменения издавна рассматривались как важный фактор в преобразовании флоры и фауны. Их воздействия на судьбы отдельных видов анализировались в работах Г. Штейнмана (Steinmann, 1908), Р. Гернеса (Hoernes, 1911, 1912), Ф. Фреха (Frech, 1906). Однако все они были уверены, что климатические

изменения оказывают не столько прямое, сколько косвенное влияние на виды, вызывая их усиленную миграцию, изменения в образе жизни, питания, размножения и т. д.

Наряду с этим в 20-е гг. появились попытки обосновать идею о решающем воздействии изменений климата на эволюцию всего органического мира. С такими гипотезами практически одновременно выступили два крупных отечественных палеонтолога: Н. Н. Яковлев (1922а, 1922б) и П. П. Сушкин (1922, 1923). По их мнению, резкие климатические изменения вызывают массовые вымирания ранее доминирующих групп организмов и тем самым освобождают множество экологических зон, которые заполняют новые доминанты.

Свою гипотезу П. П. Сушкин развивал, анализируя эволюцию наземных позвоночных, выделив пять крупных этапов изменений климата. Преимущественно сухой климат и пустынные ландшафты девона благоприятствовали доминированию кистеперых и двоякодышащих рыб, у которых подсобным органом дыхания служил вентральный плавательный пузырь. Вследствие периодических пересыханий водоемов предки наземных позвоночных выработали добавочный орган дыхания — легкие. Влажный же климат карбона и широкое распространение болот благоприятствовали развитию палеозойских стегоцефалов. Переход от стегоцефалов к рептилиям был обусловлен континентальным климатом в пустынных и степных ландшафтах перми и триаса, а резкое ухудшение климата в конце мела привело к вымиранию рептилий, место которых заняли млекопитающие. Даже резкие изменения в эволюции человека Сушкин связывал с резкими похолоданиями, наступавшими во время периодических ледниковых эпох.

При этом Сушкин стремился исходить из дарвинистских представлений, предполагая, что абиогенные факторы не оказывают прямого формообразующего влияния, что «воздействие общей перемены условий заключается в том, что существенно меняется программа отбора» (1922. С. 30). Организмы, преобладавшие в прежних климатических условиях, элиминируются, а одна из ранее существовавших групп «выдвигается на первый план и быстро занимает жизненную арену» (Там же). Как видно, речь не идет ни о возникновении нового типа под воздействием изменившихся условий, ни о конкурентном вытеснении прежней фауны. «Излом преобладания доминирующего типа производится прежде всего переменой условий, а не прямой конкуренцией» (Там же). Понимая под борьбой за существование прежде всего конституциональную борьбу, а под отбором элиминацию абиотическими условиями, Сушкин явно отходил от дарвиновского представления о ведущей роли биотических взаимодействий в эволюции.

Сам он прекрасно осознавал отличие своих воззрений от классического дарвинизма и указывал на их идейную связь с катастрофизмом. Они «имеют то общее с теорией катастроф, что припи-

мают грандиозное воздействие геологических изменений не только на местную фауну, но и на общую историю позвоночных» (Там же). Но катастрофизм для него еще ассоциировался и с антиэволюционизмом Кювье, поэтому он предостерегал от оценки своей гипотезы как катастрофистской. В действительности же она вполне укладывалась в рамки эктогенетического некатастрофизма. Естественный отбор здесь рассматривался лишь как процесс, связывающий абиотические агенты с органическим населением Земли. Отметим, что Сушкин практически не затрагивал вопрос о механизме формирования новых таксонов.

Выделяя три «критических» периода (конец силура, конец палеозоя и конец мезозоя) в истории жизни, Яковлев полностью отвергал возможность конкурентного вытеснения крупных таксонов. По его мнению, «если бы происходило уничтожение одной группы другими в борьбе за существование, ...то сдача позиций одними группами в пользу других происходила бы постепенно» (1922а. С. 26). Он не видел оснований для связывания кризиса головоногих с появлением панцирных рыб, а вымирания аммонитов с их конкуренцией с костистыми рыбами, так как неясно, питались ли эти рыбы паутильдами или аммонитами и могли ли они вообще ими питаться?

В отличие от Сушкина Яковлев прямо исходил из сальтационизма в вопросе о происхождении новых групп. Образование свободных экологических зон в результате массового вымирания ранее господствующих групп под влиянием климатических изменений, как полагал Яковлев, стимулировало внезапное появление новых типов организации путем сальтации. «Одна группа не вытесняет другую, вступая с ней в борьбу, но занимает место, освобождаемое вследствие вымирания от неблагоприятных условий... При заселении свободных мест открывались широкие возможности в образовании мутаций де Фриза» (Там же), приводившие к возникновению преадаптаций, согласно Л. Кено.

Эти гипотезы получили весьма неоднозначную оценку. Идея о ведущем значении климатических изменений в смещении флор и фаун имела немало сторонников. В этих изменениях А. Аудова (Audova, 1929) видел причину вымирания хвостатых амфибий, а Р. Лалл (Lull, 1924) динозавров группы *Sauropsida*. Пермокарбонное оледенение, по мнению К. Бойрлена (Beurlen, 1933а), особенно сильно сказалось на тропической фауне Австралии и Африки, где чувствительные к холоду амфибии и рептилии не только вымерли, но и дали начало новым формам. Даже столь убежденный сторонник дарвинизма, как Л. Плате, придавал большое значение климатическим факторам. Он был уверен, что «климатические перевероты (оледенение в пермские и юливиальные периоды, тропический климат в Европе в эоценовый и олигоценый периоды, превращение сырых болотистых лесов миоценового периода в сухие травянистые степи плиоценового периода) ...должны были уничтожить целые фауны и флоры» (Плате, 1928. С. 91). Примером таких ка-

таклизмов были для него и сильное похолодание в конце перми, вызвавшее массовое вымирание аммонитов, а также потепление в начале кайнозоя, обусловившее расцвет покрытосеменных и млекопитающих. Но, в отличие от Сушкина и Яковлева, Плате считал такие изменения, скорее, пусковыми механизмами, ускоряющими вымирание узкоспециализированных форм.

Гипотезы Яковлева и Сушкина имели и много противников. Они вызвали резкие возражения со стороны Д. Н. Соболева (1924, 1928), А. П. Павлова (1924), М. В. Павловой (1924, 1927), М. И. Голеникиной (1927), О. Абеля (Abel, 1922), Дж. Толмачева (Tolmacheff, 1928). Чаще всего они сводились к тому, что нельзя крупные изменения флоры и фауны связывать только с резкими колебаниями климата, так как крупные преобразования в органическом мире происходили и в стабильных климатических условиях. Совершенно неясно в таком случае преобразование морской фауны на границе девона и силура, наблюдавшееся в условиях устойчивой температуры морей. Древние амфибии, напротив, за время своего существования с конца девона до конца триаса пережили гумидную обстановку карбона, нижнепермское оледенение, сухой континентальный климат перми и триаса, а время их наибольшего расцвета падает как раз на неблагоприятный для них в климатическом отношении пермский период. Приводились и примеры массового вымирания палеозойских рептилий, казалось бы в наиболее благоприятных для них климатических условиях нижнего триаса.

Вызывал критические возражения и сальтационный механизм образования новых форм, допускаящийся в гипотезе Яковлева и др. К тому же с древнейших времен существовала климатическая зональность, и поэтому остается необъясненным глобальный характер смен флор и фаун. Климат не изменялся повсеместно, следовательно вызванные его преобразованиями вымирания могли носить только региональный характер.

Немало аргументов, ставящих под сомнение саму идею о внезапном исчезновении таких широко распространенных групп животных, как аммониты, панцирные рыбы, амфибии, рептилии, белемниты и др., было приведено и в последующие десятилетия (Балмасова, 1939; Давиташвили, 1940, 1969; Габуня, 1969; Грант, 1980; Татаринев, 1987). Если новые формы всегда лишь занимают освобожденные места, а не вытесняют своих предшественников, то усложнение и прогрессивное развитие организмов, сменяющих друг друга в стратиграфическом разрезе, остаются непонятными.

Несмотря на все эти возражения, дискуссии вокруг гипотез о климатических факторах макроэволюции не утихают и по сей день. Постоянно выдвигаются все новые и новые их варианты, в каждом из которых предлагаются специфические комбинации неокатастрофизма с градуализмом, с одной стороны, и селекционизма с сальтационизмом — с другой. Климатические изменения, конечно, являются важной абиотической составляющей каузальных

основ эволюции. Палеотермические исследования последних лет показывают влияние температур на качественный состав экосистем, ареал популяций, размеры, морфологию и физиологию организмов. Особенно сильно это воздействие сказывается на стенотермных организмах. Вместе с тем нет надежных оснований связывать именно с климатическими изменениями эпохи глобальных обновлений флоры и фауны. Сам факт массовых вымираний в короткие периоды геологического времени вызывает обоснованные сомнения у многих палеонтологов. Они полагают, что действительно крупные преобразования биоты (например, мезозойской в кайнозойскую) были многоэтапными, весьма продолжительными, затягивавшимися на несколько десятков миллионов лет. Даже у наземных организмов, более чувствительных к климатическим изменениям, чем морские, столь радикальные пертурбации, как оледенение, сказывались в основном в изменении биогеографических зон, в миграциях растений и животных. Вымирали лишь эндемичные формы.

5. 2. 3. Газовые гипотезы

Критические периоды в эволюции жизни, по мнению крупного геолога и палеонтолога А. П. Павлова (1924), возникали внезапно вследствие резкого усиления подводного вулканизма. Обильное выделение ядовитых газов отравляло атмосферу и гидросферу. В результате наступало массовое вымирание форм, не устойчивых к интоксикации (*stenoletria* — по терминологии Павлова). Ядоустойчивые же формы (*curyoletria*) расселялись, дивергировали и становились доминирующими группами. Преимущество своей гипотезы Павлов видел в том, что она лучше, чем другие, согласуется с палеонтологическими данными и позволяет объяснить синхронность вымирания водных и наземных фаун. Сам он отнюдь не настаивал на мгновенности таких вымираний, а допускал их растягивание во времени.

Павлов подробно остановился на «критических эпохах», характеризуя каждую из них теми группами организмов, которые пережили их, а если и пережили, то утратили былое доминирующее значение и остались на положении реликтов. Акцентируя внимание на роли газовой интоксикации в вымирании организмов, он вместе с тем считал, что прогресс определяется всецело дарвиновскими факторами эволюции. Нет объяснения избирательности воздействия отравляющих веществ, т. е. почему в результате усиления концентрации ядовитых газов гибли одни таксоны, а другие, даже близкородственные, сохранялись? Вулканические извержения обычно локальны и вряд ли могли быть решающим фактором вымирания широко распространенных организмов. Они могли гибельно сказаться только на эндемичных формах. К тому же оставался необъяснимым факт



Алексей Петрович Павлов

несовпадения во времени крупных преобразований в растительном и животном царствах.

Оригинальная гипотеза Павлова не приобрела многочисленных сторонников. Пожалуй, в 20-х гг. она оказала влияние только на гипотезу Д. Н. Соболева о вымирании в результате «газового голода», вызванного повышением концентрации углекислого газа в периоды интенсификации вулканизма. Правда, в последние годы были сделаны попытки объяснить массовые вымирания повышением концентрации микроэлементов или тяжелых металлов в почве и пище в результате усиления вулканизма (Salmi, 1955; Ковальский, 1974; Таусон и др., 1984). Однако используе-

мые при этом факты повышения содержания тех или иных элементов в остатках животных вполне могут быть объяснены посмертным ростом их концентраций (Султанов, Исаев, 1967; Татаринев, 1987).

5. 2. 4. Космические гипотезы

Были и попытки объяснить переломные моменты в истории органического мира событиями космического масштаба. Исходя из факта хронологического несовпадения периодов коренного обновления флоры с геотектоническими процессами и с колебаниями климата, которые к тому же не могли сказываться одновременно во всех экологических зонах. М. И. Голенкин (1927) объяснял одну из наиболее значительных революций в истории органического мира — массовое вымирание голосеменных растений и завоевание господствующего положения покрытосеменными — изменением яркости освещения земной поверхности под влиянием некоего космического события. Изменение освещенности позволило покрытосеменным растениям, сформировавшимся несколько раньше (в какой-то неизвестной для нас области), распространиться по всей Земле. Широкое их распространение повлекло за собой глубочайшие изменения и в животном мире. Это разделило всю историю жизни на две части — до появления покрытосеменных (древний период) и после него (новый период). «На границе этих периодов и произошла необычайная своеобразная катастрофа.., отразившаяся

глубочайшим образом на дальнейшем существовании и эволюции всех живых существ» (1927. С. 76).

Принимая в целом дарвиновское объяснение причин смены доминирующих таксонов, Голенкин считал все же, что смена растительного покрова в середине мела произошла иначе. Хвойные растения отступили не в результате конкурентного вытеснения их цветковыми. Последние заняли в биологических сообществах уже «опустевшие» места. Доказательство этому Голенкин видел в отсутствии палеоботанических данных о существовании смешанных голосеменных и покрытосеменных флор в мезозое. Главная особенность покрытосеменных (приспособленность к яркому солнечному освещению), по его мнению, возникла задолго до резкого изменения освещенности Земли.

Вскоре появились модифицированные варианты его гипотезы. Так, Г. Маршалл (Marshall, 1928) вымирание животных объяснял периодически возникающими колебаниями ультрафиолетовой радиации. В изменениях коротковолновой солнечной радиации Ю. Вильзер (Wilser, 1931) усматривал важный фактор эволюции и вымирания животных, который мог одновременно действовать на всю фауну. Неоднозначную реакцию вызвала гипотеза Голенкина у ботаников (Хахина, 1972). Наряду с положительными оценками (Любименко, 1927) встречались также скептические и резко критические. А. Л. Тахтаджян, хотя и допускает возможность влияния космических факторов на возникновение и широкое распространение покрытосеменных, однако отмечает, что в «настоящее время еще слишком мало данных, чтобы принять эту догадку в качестве рабочей гипотезы» (1970. С. 54). На спекулятивный характер представлений Голенкина указывал Б. М. Козо-Полянский (1949).

Вместе с тем идеи Голенкина были подхвачены и развиты в работах В. А. Вахрамеева (1952), М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1959). В настоящее время среди внеземных факторов, вызывающих коренные пертурбации в органическом мире, чаще всего называют резкое усиление космической радиации (Красовский, Шкловский, 1957; Schindewolf, 1963), падение метеоритов (Laubenfels, 1956; Alvarez et al., 1980; Будыко, 1984, и др.). В новых вариантах гипотез о космических факторах макроэволюции делаются попытки найти универсальные причины глобальных изменений не только в мире растений, но и в царстве животных.

* * *

При оценке эктогенетического неокатастрофизма следует учитывать важность самой идеи о том, что такие процессы, как горообразование, движение материков, изменение климата, возрастание интенсивности вулканической активности и т. п., вызывая крупные изменения физико-географической среды, бесспорно оказывали существенное влияние на преобразование живого. И хотя

ведущая роль в эволюции принадлежит биотическим взаимодействиям, сами они могут в значительной степени зависеть от абиотических условий. Крупные изменения физико-географических условий ведут к нарушению установившихся в биоценозах связей, к более или менее значительным вымираниям и к освобождению многих экологических ниш. Все это создает возможность для ускорения эволюции новых прогрессивных групп и их широкого распространения.

В то же время все еще нет данных в пользу чисто абиогенной природы факторов макроэволюции и возникновения под их воздействием новых крупных таксонов. Преувеличивая значение конституциональной формы борьбы за существование и преуменьшая роль биотических отношений, сторонники данных гипотез не смогли дать удовлетворительного объяснения избирательности воздействия изменений климата, ядовитых газов, освещенности Земли и т. д. на организмы. В самом деле, почему резкие изменения климата, орогенетические процессы, газовые отравления, изменения солнечной радиации и т. д. вызывали гибель одних таксонов, а другие, им близкородственные, сохранялись? И наконец, каким образом в результате влияния этих процессов происходило прогрессивное развитие органического мира? Сколько-нибудь удовлетворительного ответа на эти вопросы бесполезно искать в концепциях эктогенетического неокатастрофизма. В лучшем случае можно найти только самые общие рассуждения. Наконец, предложенные в этих гипотезах объяснения макроэволюции принадлежат к числу непроверяемых, поэтому-то и существовал всегда спектр различных, внешне правдоподобных гипотез.

5.3. Автогенетический неокатастрофизм в Старом Свете

Выше (см. 4.3.1) уже были отмечены те обстоятельства, которые способствовали возникновению и постепенному росту популярности телеологического сальгационизма. Несмотря на успехи в изучении филогенеза беспозвоночных (фораминифер, кораллов, морских лилий и ежей, брахиопод, мшанок, трилобитов, брюхоногих моллюсков, аммонитов) и практически всех отрядов млекопитающих, палеонтологам не удавалось представить реконструируемые ряды в виде генеалогического древа и проследить переходы от одной группы к другой. Даже специалисты по одной и той же группе, как правило, не могли прийти к общему выводу об ее филогении. В тех же случаях, когда теоретически реконструировался облик промежуточной формы, ее обычно не могли отыскать в палеонтологической летописи. В итоге на базе палеонтологических данных в лучшем случае удавалось восстановить лишь филогенез отрядов и семейств. Все это вело к нарастающему сомнению в самой воз-

можности построения филогенетических древ (Maier, 1999). Геккелевская филогенетика среди специалистов стала считаться пережитком. Вслед за С. Чулоком (Tschulok, 1922) и А. Нэфом (Naef, 1931) многие немецкие биологи, включая А. Ремане (Remane, 1952), настаивали на отделении морфологии от филогенетики, отдавая при этом абсолютный приоритет морфологической методологии при построении логико-иерархической системы, что позволило бы избежать бесплодных дискуссий о высшей и низшей организации. Например, Чулок (Tschulok, 1922) подчеркивал, что эволюционная теория является логически самостоятельной точкой зрения наряду с другими отраслями биологии. В России этот подход получил поддержку в трудах В. Н. Беклемишева, П. Г. Светлова, Д. Н. Соболева, А. А. Любищева.

Среди палеонтологов все прочнее укоренялись убеждения, что в принципе невозможно восстановить ход эволюции, ее движущие силы и закономерности, «если руководствоваться данными фактами и не обманывать себя более или менее гениальными, но бесплодными соображениями, выходящими за рамки этого знания» (Дакке, 1915. С. 44). Особенно проблематичным оставалось происхождение крупных таксонов, так как в самых древних отложениях были представлены практически все типы животных, за исключением позвоночных. Излюбленный аргумент градуалистов о неполноте палеонтологической летописи становился все более неубедительным, по мере того как возрастало число известных ископаемых видов, обилие которых во многих группах (например, у головоногих моллюсков) превышало даже современные. Не случайно именно среди специалистов по обильным ископаемым группам (гононатиты, криноидеи, цистоидеи и др.) сальгационизм пользовался наибольшей популярностью (О. Йекель, К. Бойрлен, Э. Дакке, Д. Н. Соболев и др.).

Как правило, подобные представления базировались на телеологизме и организмоцентризме. Организму, трактуемому в духе идеалистической морфологии А. Нэфа как целостно-гармоническое единство, приписывалась активная роль в эволюции. Господствовала организмоцентристская макрофилогенетика, которая в свою очередь была базой и мощным стимулом для процветания нефилогенетической морфологии и палеонтологии, а также телеологических концепций эволюции.

Отмеченные уже философские и естественнонаучные традиции, характерные для Германии и России, продолжали сказываться и в первой трети XX в. Более того, появились и новые факторы, определявшие сохранение и усиление уже сложившихся особенностей развития эволюционной мысли в Старом и Новом Свете. Если в Северной Америке, как отмечал О. Йекель (Jaekel, 1914), палеонтологией занимались обычно зоологи и ботаники, то в Европе, и прежде всего в Австро-Венгрии, Германии и России, палеонтологические исследования оказались в полной зависимости от

геологии, цель которой — поиск руководящих форм для стратиграфии — явно была далека от задач максимально точного восстановления филогении. Сами ископаемые хранились не в ботанических и зоологических музеях, а в геологических. Естественно, в первую очередь обсуждались геологические (возраст, характер, толщина и распространенность осадочного слоя) или прикладные палеонтологические (место находки, характер захоронения, тафономические факторы, фациальная приуроченность, фаунистические и флористические корреляции с другими находками) проблемы. Для биолога же требовались еще сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования, изучение питания, размножения, роста, движения, адаптационной значимости признаков и т. д. Немецкие и русские палеонтологи, будучи более геологами, чем биологами, не очень заботились о выяснении генетических и экологических условий появления новых групп. Зачастую сам факт перерыва в отложениях рассматривался как окончательное доказательство внезапного появления новых форм. Из неонтологической биологии привлекались преимущественно лишь данные экспериментальной эмбриологии и тератологии.

Нельзя игнорировать и общность философских симпатий немецких и русских палеонтологов. К прежнему увлечению немецкой классической философией добавилось благосклонное отношение к идеям Н. Я. Данилевского, К. Н. Леонтьева, Ф. Ницше, О. Шпенглера о цикличности развития, о вечном возвращении к исходному состоянию в процессах космического круговорота, о непознаваемом волевым порыве и т. д. Характерно, что, начиная с Данилевского, многие философы именно в биологии искали эмпирическое подтверждение постулируемых ими законов развития цивилизационных типов как целостных, замкнутых и автономных систем, проходящих в своей истории через три неизбежные стадии: юности, зрелости, старости — по Данилевскому; или неразвитой простоты, цветущей сложности и вторичного смесительного упрощения — по Леонтьеву. Характерно, что концепция циклического развития отдельных культур (египетской, китайской, еврейской, славянской, германской, романской и т. д.) опиралась первоначально на чисто биологические аналогии, а позже они же стали использоваться палеонтологами уже для обоснования концепции развития в биологии. Влияние, а иногда и прямые ссылки на работы Ницше и Шпенглера видны не только в трудах немецких, но и русских биологов. Зародившиеся в России идеи цикличности развития отдельных культур возвращались к нам через работы немецких философов и палеонтологов. Нельзя забывать и о воздействии механистических представлений о вечном круговороте, основу которого нередко видели в законе сохранения энергии (Лукашевич, 1909; Умов, 1912, 1916).

Ниже будут рассмотрены два течения в автогенетическом неокатастрофизме. Стронники телеологического сальтационизма

продолжали разработку идей А. Келликера, А. Виганда, В. Ваагена, С. И. Коржинского, Э. Гартмана о наличии некоего внутреннего закона, действующего импульсивно лишь на определенных этапах филогенеза. Представители же второго направления главное внимание уделяли аналогиям в развитии организма и филогенетических линий как индивидуальных систем. В рамках этого направления разрабатывались гипотезы о существовании трехфазных циклов в истории каждого филогенетического ствола. Как правило, при этом предполагалось, что на каждой фазе действовали специфические факторы и причины эволюции, исчезающие при переходе от одной фазы к другой. По существу здесь произошло объединение идей телеологического сальтационизма с филогеронтическими воззрениями Дж. Брокки (Brocchi, 1814) и Д. Роза (Rosa, 1899), столь популярными в эволюционной палеонтологии первой трети XX в. (О. Абель, Ш. Депере, О. Булман, А. Грабау, Р. Беллини, У. Ланг, В. Смит и мн. др.).

5. 3. 1. Телеологический сальтационизм

В модернизации идей телеологического сальтационизма особое место принадлежит докладу О. Йекеля (Jaekel, 1902) на V Международном зоологическом конгрессе в 1901 г. Его концепция представляла собой синтез идей неоламаркизма и сальтационизма на базе концепции регрессивных ортогенетических рядов. Основой его воззрений служила палеонтология, рассмотренная сквозь призму результатов работ по экспериментальной эмбриологии (В. Ру, Г. Дриш, О. Гертвиг и др.). Цель своих теоретических построений Йекель формулировал следующим образом: «обобщить материал о значении эпистатической изменчивости (т. е. различных случаев неотении, дегенерации, атавизма. — Э. К.) для эволюции и указать на роль онтогенетических преобразований в возникновении новых форм» (Там же. S. 24). Сам термин «эпистаз» Йекель заимствовал у Т. Эймера (Eimer, 1888), который называл так временную или частичную остановку органического роста. Но если у Эймера эпистаз по существу обозначал гетерохронию в развитии отдельных органов и неодинаковую скорость эволюции в близкородственных группах, то Йекель трактовал его, скорее, в духе катагенеза А. Гайетта (Huatt, 1889).

Йекель доказывал, что собранный им материал по ископаемым криноидеям свидетельствует о «всеобщем, внезапном и спонтанном» характере эпистатических изменений. У криноидей он выделял следующие типы таких преобразований: «онтогенетическое сохранение оральных пластинок»; «сохранение анальных пластинок в стенках чашечки»; «сохранение базального венца у комматулид»; «дегенеративный ряд гибокриид» (Jaekel, 1902. S. 24—28). Ярким примером возможности скачкообразного возврата к ап-

цестральному признаку был первый случай. Вначале у пентакринид главную часть крышки чашечки составляли пять больших треугольных оральных пластинок. Позднее они распались на мелкие пластинки, хотя в онтогенезе куммутулид они еще закладываются. Однако известны случаи, когда происходит возврат к сохранению крышки чашечки у взрослых форм. В результате признак воспроизводится в том виде, в каком он уже встречается у цитокринид: силура или сохраняется еще на ранних стадиях у современных специализированных куммутулид. О том, насколько значимыми могут быть эпистатические преобразования онтогенеза, по мнению Йекеля, хорошо свидетельствует и дегенеративный ряд гибокринид, где род *Hylocystites* был редуцирован до такой степени, что его сперва относили даже к цистодеям, а не к морским лилиям, т. е. к совершенно другому классу.

Йекель находил многочисленные примеры обратимой эволюции и в других группах (трилобитов, морских ежей, моллюсков, рыб и т. д.). Более того, он считал возможным выделить специфические формы эпистаза — например, «метакинез», под которым подразумевалось почти насильственное, во всяком случае очень глубокое преобразование, которое могло происходить только на самых ранних стадиях индивидуального развития, когда отдельные органы еще гистологически не специализированы и поэтому «обладают еще более или менее автономной пластичностью» (Там же. С. 35). Таким путем, по мнению Йекеля, могли образоваться различные классы и даже типы. Так, брюхоногих и пластинчатожабберных моллюсков он рассматривал как дегенерировавших головоногих, а круглоротые были для него результатом регресса костистых рыб. Более того, весь тип иглокожих, согласно Йекелю, возник путем обратного и скачкообразного развития от неких высокообразованных вторичноротых форм. Подобные примеры казались малоубедительными даже для сторонников идеи обратимости эволюции и сальтационизма (Соболев, 1924). Еще более фантастическими являлись его рассуждения о происхождении всего класса рыб от неких гипотетических наземных позвоночных (эотетрапод).

Выступая против традиционных методов построения генеалогических древ, Йекель отказался считать видообразование исходным пунктом диверсификации. Нарушения на ранних стадиях онтогенеза могли сразу привести к перестройке сложившихся коррелятивных связей, тем самым к возникновению «новых форм, которые бы сильно отличались от исходного типа» (Jaekel, 1902. С. 54). Поэтому в палеонтологической летописи и нет переходных форм. Из множества скачкообразно возникших форм сохранялись только те, которые были гармоничны, целостны, способны к ортогенетической реализации заложенных в момент их возникновения эволюционных потенциалов.

На первый взгляд новизна идей Йекеля не выходила за рамки терминологии. Но это не совсем так. Фактически речь идет не о

каком-то едином законе ортогенетического роста, которому подчинены все группы, а о законе, специфичном для каждой группы, эволюционная судьба которой предопределяется в момент метакинеза. Кроме того, регрессивное развитие становится у него не просто второстепенным моментом эволюции, но главным способом образования новых типов. Наконец, объем привлекаемого материала и прежде всего результатов собственных исследований по ископаемому иглокожим обеспечил большую популярность его работам. Примеры и обобщения, почерпнутые из них, вот уже почти сто лет используются в работах сторонников самых различных эволюционных концепций. Их можно найти и в работах дарвинистов (К. де Бир, А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен) и их противников (Э. Дакке, Д. Н. Соболев, Р. Ведекинд, О. Шиндевольф и др.). Наибольшее внимание привлекали его выводы о ведущем значении в эволюции резких изменений на ранних стадиях онтогенеза и о возникновении крупных таксонов в результате дегенерации предков.

Другим примером автогенетического сальтационизма являются взгляды Э. Дакке, изложенные в большой статье «Палеонтология, систематика и эволюционное учение», опубликованной в 1912 г. Русский перевод ее увидел свет в 8-м выпуске сборника «Новые идеи в биологии» в 1915 г. В пользу сальтационистского понимания эволюции, по мнению Дакке, свидетельствуют обилие пропусков в палеонтологической летописи, удивительная малочисленность «обобщенных» типов, наличие хиатусов между современными таксонами и большая вероятность того, что формы, называемые переходными, вроде археоптерикса, в действительности являются боковыми ветвями. Для него неубедительными были доводы градуализма о том, что переходные формы не сохранились из-за малочисленности, быстрой смены поколений, ограниченного ареала распространения, неблагоприятных условий существования. Даже если это и так, все-таки «где-нибудь такие формы должны были обнаружиться хоть раз, если только они вообще существовали в том виде, как их представляют» (Дакке, 1915. С. 49). Все формы, выдаваемые за переходные, уже высокоспециализированы. В связи с этим Дакке повторял крылатое выражение Э. Кокена (Cope, 1893), что ни моря, ни земли прошлого не были населены схематичными организмами, несущими якобы в себе все признаки своих будущих потомков. Эти доводы склоняли его к заключению, что «типы действительно новые всегда специализированны и должны возникнуть внезапно» (Дакке, 1915. С. 52).

Вначале Дакке стоял на позициях телеологического сальтационизма. Эволюция представлялась ему «ортогенезом, соединенным с внезапными мутациями в выбранном направлении» (Там же. С. 68). Этим объясняются полифилетическое происхождение всех таксонов, начиная с рода, и широкое распространение параллелизмов в эволюции различных групп древнейших наutilus. Дакке, однако, еще воздерживался от суждений о причинах эволюции. Для

него оставалось неясным, были ли они механическими, виталистическими или психофизическими. Ответ он нашел только в начале 30-х гг., когда стал одним из соавторов обновленной идеалистической морфологии, и принял гипотезу трехфазных циклов в развитии любой филогенетической линии (Dacqué, 1935). Поэтому подробнее его взгляды будут рассмотрены в следующем разделе, посвященном циклическому неокатастрофизму.

Если палеонтологи-сальтационисты основное внимание уделяли сбору фактических доказательств внезапного появления новых форм, то многие специалисты в других отраслях биологии пытались как-то объединить принципы униформизма и катастрофизма на телеологической основе. Примером тому служат труды Л. С. Берга (1922а, 1922б). Остановимся на его взглядах, относящихся к обсуждаемой проблеме.

Цель своего труда Берг усматривал в доказательстве закономерного, направленного и преформированного характера эволюции, причины которой заложены в конституции организма и действуют неизменно и непрерывно. «Каждая группа организмов в течение определенного промежутка времени достигает расцвета, а затем, повинуясь внутренним, скрытым в конституции организма причинам, вымирает или отступает на задний план, оставляя свое место другим» (1922а. С. 47). Изменения климата, трансгрессии и регрессии моря, инфекции, конкуренты, хищники не оказывали существенного влияния на смену фаун, а могли лишь замедлить или ускорить появление новых или исчезновение старых групп. Подобно индивиду таксон вымирает только тогда, когда истекает запрограммированный срок его существования. Берг, правда, допускал, что трилобиты, аммониты, итеродактили, динозавры и другие группы были уничтожены отбором как неприспособленные.

Ихтиолог по специальности Берг к основным положениям своей концепции пришел в результате «работ по систематике и географическому распределению рыб» (Там же. С. 111). Но «решающее слово в вопросе о ходе и причинах эволюции, — по его мнению, — принадлежит палеонтологии» (Там же. С. 48). На самом же деле он эту роль отводил эмбриологии, так как концепция номогенеза базировалась на отождествлении закономерностей онтогенеза и филогенеза. Однако утверждения о внутренне предопределенном сроке вымирания не согласовывались с данными палеонтологии, свидетельствующими о существовании многих видов на протяжении сотен миллионов лет без всяких признаков «старения» и «вырождения». Гипотеза о запрограммированности срока существования каждого таксона признавала, что как у индивидов разных видов, так и у видов каждого таксона сроки существования должны были резко отличаться. Но остается непонятным, почему в критические эпохи истории Земли вымирали одновременно представители самых различных классов и типов. Суждения же Берга о независимости эволюции от физико-географических условий не под-

креплялись ни палеографией, ни палеоэкологией, которые еще не давали сколь-нибудь надежных сведений об абиотической среде той или иной ископаемой группы, условиях ее вымирания и захоронения (Ефремов, 1950).

В диссонанс с униформистской трактовкой органического роста и вымирания звучат высказывания Берга об особых периодах интенсивного образования новых форм, возникающих скачкообразно, путем массовых перечеканок. «Образование новых форм идет периодически, скачками. Есть эпохи, когда творческая сила природы проявляется в образовании неистощимого калейдоскопа органических форм, и есть времена, когда эта сила работает по будничному или как бы дремлет» (1922а. С. 265). Сальтационная гипотеза массового образования новых форм, по мнению Берга, «объясняет целый ряд явлений, ранее загадочных: ...1) полифилетизм как мелких, так и крупных групп... 2) внезапное появление видов... 3) отсутствие переходов между видами...» (Там же. С. 266).

Главные доказательства сальтационизма Берг черпал в работах палеонтологов (Waagen, 1869; Cope, 1887; Neumayr, 1889; Zeiller, 1900; Walther, 1908). Ссылаясь на данные о низкой жизнеспособности мутантов, Берг не принял мутационную теорию де Фриза. Установленные к тому времени генетиками мутации у энотеры, львиного зева, колорадского жука, дрозофилы и т. д., по его мнению, не могли дать начало новым формам, да к тому же возможны обратные мутации. В конечном счете он воспринял механоламаркистскую концепцию формообразования, уверяя, что «для получения новых стойких форм необходимо массовое преобразование всего или почти всего комплекса особей на данной территории: только тогда вариация будет прочно закреплена наследственностью» (1922. С. 263).

Отказавшись от данных генетики, Берг вынужден был искать подтверждение своего заключения о том, что любой процесс развития осуществляется скачками, не столько в биологии, сколько в физике, истории общества, языка, науки. Само деление истории органического мира на эры, периоды и эпохи оценивалось как доказательство того, что эволюция живого носит ритмический, циклический и катастрофический характер, и в этом отношении формообразование аналогично рождению идеи, переходу газа в жидкость, квантированию энергии и т. д.

Дань идеям телеологического сальтационизма отдал и А. А. Любищев (1925). Представление о постепенном и скачкообразном преобразовании (эволюция и революция) Любищев рассматривал как одну из четырех основных апорий современного эволюционизма. Принцип непрерывности, по мнению Любищева, начинает отступать перед обновленными Д. Н. Соболевым (1924) и Н. Н. Яковлевым (1922а, 1922б) концепциями катастрофизма. В истории живого ясно выделяются революции, под которыми Любищев понимал резкий скачок, повлекший за собой крупное преобразова-

ние всей организации. Этому скачку всегда предшествует кризис. Именно кризис и скачок обуславливают «разрыв преемственности в развитии» (цит. по: Любищев, 1982. С. 144). Правда, он сам предостерегал против буквального истолкования термина «скачок» как однократного преобразования. Под ним, скорее, подразумевалось резкое ускорение темпов эволюции.

Любищев не отрицал, что в теории Дарвина имеются указания на возможность резкого ускорения темпов эволюции, но оценивал это не как проявление дарвиновской добросовестности, выражающееся в широкой трактовке постепенности, а как доказательство «чрезвычайной непоследовательности, доходящей до полной беспринципности» (Там же. С. 141). Отказав Дарвину в праве участвовать в разработке «революционного трансформизма», Любищев попытался самостоятельно вчерне охарактеризовать эволюцию. При этом он не привел каких-то новых данных и не сформулировал новых обобщений. Критика плоского эволюционизма покоилась на обычных ссылках на разрывы в палеонтологической летописи. Любищев особенно подчеркивал, что речь должна идти не о сальгационном изменении отдельного признака или организма, а о преобразовании целых сообществ. Доказательством этого он почему-то считал явление предвращения признаков.

Немногих выкладок Любищеву оказалось достаточно для заключения о глубоком кризисе трансформизма и для признания «революционного происхождения всех наиболее крупных достижений по пути развития органического мира» (Там же. С. 142). В соответствии с традициями 20-х гг. он характеризовал свои взгляды как диалектические и утверждал, что революционность и периодичность в эволюции жизни свидетельствуют о «спиралеобразном характере филогенеза, что, видимо, является одной из существенных особенностей гегелевской диалектики» (Там же. С. 145). В конечном счете в этом он видел действие некоего «единого закона диалектического развития организма». Однако подобная суперреволюционная терминология не способствовала ясности его аргументации. Попытка чисто умозрительно решить дилемму «революция—эволюция» явно была неубедительной для биологов. Возможно, поэтому в своих последующих трудах Любищев, хотя и называл эту пару противоположных понятий, но более не останавливался на их анализе.

В ходе дискуссий, развернувшихся вокруг работ Берга, Любищева, Соболева, филогенетический преформизм был отвергнут по ряду соображений, в том числе и как не соответствующий диалектическому материализму. Но сам Любищев был убежден, что его концепция ближе к диалектическому материализму, чем любая другая гипотеза эволюции. Телеологический сальгационизм оказался надолго элиминирован из отечественной биологии и лишь отдельные, утрированные его моменты можно было встретить в построениях лысенкоистов. Иной оказалась судьба этой

концепции в Германии. Соединив реанимированные идеи филогенетизма не только с новейшими данными эволюционной палеонтологии и механики развития, но и с философией жизни В. Дильтея и Ф. Ницше, немецкие палеонтологи сформулировали новую разновидность неокатастрофизма — автогенетический циклический неокатастрофизм.

5.3.2. Автогенетический циклический неокатастрофизм

Основой формирования этого направления неокатастрофизма стали труды палеонтолога Р. Ведекинда (Wedekind, 1916, 1920). Исследования ископаемых беспозвоночных (кораллов, трилобитов, гониатитов, брахиопод и фораминифер) убедили его в том, что эволюция протекает крайне неравномерно и непрямолинейно. После возникновения таксон стабилизируется, прекращается эволюция и отдельных органов, и организма в целом. Ярво выраженная неравномерность эволюции выражается в существовании в каждом филогенетическом стволе двух крупных периодов: периода «стабилизации» (Invirenzperiode) и периода «превращения» (Virenzperiode) или периода «расцвета» (Blutepioden).

На первый взгляд, последний период похож на анастрофы И. Вальтера (1911) (Walther, 1897) или на метакинез О. Йекеля (Jaekel, 1902). На самом деле здесь есть существенное отличие. Если Вальтер и Йекель говорили о чередовании периодов коренных преобразований и периодов постепенной эволюции, то Ведекинд считал, что в течение громадных промежутков времени формы остаются практически неизменными. Все преобразования происходят только на стадии превращения, которая в свою очередь распадается на три фазы. Каждая из этих фаз отличается специфическими факторами и скоростями эволюции.

Переход от периода стабилизации к периоду превращения осуществляется на фазе «лабильного развития». Резко возрастает флюктуирующая изменчивость ранее стабильных форм. Появляется множество новых форм, связанных между собой цепью непрерывных переходов и дивергирующих веерообразно. Однако все они наследственно не закреплены, так как единственным фактором, действующим на этой фазе, является модификационная изменчивость. На следующей фазе «скачкообразного развития» главным фактором становятся крупные мутации, вызывающие внезапные, наследственно закрепленные перечеканки исходной формы. Темп эволюции резко возрастает. Ранее тесно связанные «пучки» форм неожиданно распадаются и выявляются резко обособленные филогенетические группы. Наконец, на фазе «ограничения стволов» происходит реализация потенциалов. Главным законом эволюции становится ортогенез. Происходит постепенное затухание

эволюционных преобразований, которые могут идти как в прогрессивном, так и регрессивном направлении. Эволюционная судьба отдельных ветвей различна — одни вымирают, другие же персистируют. Вымиранием или персистированием завершается весь период «превращения». Реликтовые формы переходят к длительному периоду стабилизации, во время которого на них сходят и модификационная изменчивость. Этот вывод явно противоречил многочисленным данным о том, что реликтовые формы, как правило, отличаются довольно широкой изменчивостью, в том числе и модификационной. Неубедительны были и заявления Ведекинда о том, что модификации, макромутации и ортогенез не только являются самостоятельными действующими факторами эволюции, но и что каждому из них принадлежит главная роль на отдельных фазах филогенеза.

Свои теоретические построения Ведекинд иллюстрировал графическими схемами смен различных периодов в филогенезе палеозойских беспозвоночных (Там же. S. 23—25, 30). Многие из этих графиков в измененной форме использовались и в других трудах сторонников циклического неокатастрофизма. Весьма символически и тот факт, что в том же номере журнала была опубликована статья крупнейшего и оригинальнейшего сторонника неокатастрофизма О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1920), в которой он на примере образования сифона у аммонитов высказывает ряд идей, получивших дальнейшее развитие в 30—50-х гг. Отмечая здесь это обстоятельство, мы подробнее остановимся на эволюционных воззрениях Шиндевольфа в специальной главе.

В отличие от Ведекинда К. Бойрлен (Beurlen, 1932, 1933a, 1933b, 1937) не признавал стабилизацию в качестве особого периода, а включал ее как один из моментов во вторую фазу постулируемого им автогенетического цикла. Поклонник немецкой философии жизни, Бойрлен оценивал приход нацистов к власти как время возвращения немецкого народа к своим истокам, означающего духовное возрождение нации. Циклы, двигательной силой которых является «воля к жизни», «стремление к преодолению смерти», он усматривал и в живой природе. В связи с этим он считал необходимым освободиться от градуализма, доминирующего в романских странах.

Исходным пунктом его построений стали исследования ископаемых ракообразных (*Decapoda*), известных с нижнего триаса, где они сразу представлены резко отграниченными друг от друга пектонными и бентосными формами. Обе группы с самого начала включают много ветвей, каждая из которых в дальнейшем развивается независимо. Второй ярко выраженный период расщепления наступает у бентосных ракообразных в юре. Вновь возникшие ветви снова эволюируют независимо друг от друга. Чередования периодов расщепления и более медленного развития составляют автогенетический цикл эволюции.

Начальную фазу каждого цикла — эксплозивное развитие (*explosiver Aufspaltung*) — Бойрлен характеризовал как бурное образование новых типов (*Neomorphose*) организации в результате педоморфоза, неотении и других резких трансформаций онтогенеза. Это фаза юности и молодости таксона, эволюция которого может идти в самых разных направлениях. «Скачкообразное типобразование есть следствие взаимодействия между организмом в эмбриональном развитии и средой» (Beurlen, 1932. S. 78). Но поскольку результат этого взаимодействия зависит от природы организма, то он, как правило, не является приспособительным. Образовавшиеся на этой стадии организмы практически были «чистыми фенотипами», отвечающими на воздействие среды широким спектром модификаций. Стабилизация внешних условий способствовала наследственному закреплению онтогенетических механизмов. В конечном счете это вело к снижению способности к модификациям.

Вторая фаза — ортогенетическое развитие — представляет собой процесс, детерминируемый главным образом внутренними факторами, заложенными в конституцию организмов на предыдущей фазе. Наследственная фиксация модификаций предопределяет зависимость онтогенеза от генотипа. На этой фазе и только на ней, как подчеркнул Бойрлен, действуют все те законы, которые до сих пор были выделены и изучены: нарастающая специализация, увеличение размеров тела, параллелизмы в эволюции родственных групп. Одновременно начинает действовать и закон необратимости эволюции, запрещающий возврат к уже пройденным состояниям и повторение осуществленных однажды адаптаций. Темп эволюции постепенно снижается, а в конце фазы происходит «застывание» формы.

В заключительной фазе, по Бойрлену, вновь возрастает изменчивость, которая часто носит аномальный характер. Все признаки, характерные для вымирающих групп (увеличение размеров, сверхспециализация, гипертрофия отдельных признаков и органов), были следствиями задержки в развитии половой системы. Нарушения половой, следовательно и эндокринной, системы ведут к патологической изменчивости. Задерживается развитие половых желез, уменьшается плодовитость, снижается рождаемость. В итоге большинство видов обречено на «старческое вырождение», бесплодие и т. д. Это создает реальную возможность для вымирания, которое никогда не грозит крупному таксону с широким ареалом. Любые физико-географические катаклизмы (наводнения, похолодания, горообразования) «могли быть второстепенными, ускоряющими или замедляющими факторами» (Beurlen, 1933b. S. 7). Только благодаря действию «закона преодоления смерти» некоторым группам, запятым в тупик сверхспециализации и дегенерации, удается избежать вымирания и путем омоложения (неоморфозы по Бойрлену) дать начало новым филогенетическим ветвям, которым суждено пройти прежний цикл. Отметим, что примеры инадаптивной эво-

люции, установленной В. О. Ковалевским, Бойрлен рассматривал как доказательство формирования множества форм в период эксплозивного развития.

Концепцию Бойрлена отличает четко выраженный исторический подход к факторам эволюции. Именно эволюция эволюции ответственна за то, что «темпы эволюции не являются чем-то неизменно всегда одинаковым, здесь существуют чрезвычайно большие замедления и ускорения» (Beurlen, 1933a. S. 92). Однако эта плодотворная мысль была погребена под филогеронтическими рассуждениями о том, что все таксоны являются некими «коллективными большими особями», а их вымирание есть столь же закономерное явление, как и смерть организма. Идеалистические идеи о некоей «активной целостности», «воле к жизни», «законе преодоления смерти», «примате формы над функцией или функции над формой» и т. д. сводили на нет и весь тот огромный материал, в том числе генетические и эмбриологические данные Р. Гольдшмидта, которые Бойрлен уже привлекал для обоснования своих взглядов.

Концепция Бойрлена была предметом многих дискуссий. Если сторонники салютационизма в целом оценивали ее положительно и во многом следовали за ним в своих построениях (см. обзоры: Beringer, 1941; Kuhn, 1947; Schindewolf, 1948), то сторонники селекционизма Б. Ренш (Rensch, 1939a, 1939b, 1943), Г. Хеберер (Heberer, 1942, 1943b, 1943c), В. Гросс (Gross, 1943) и Р. Мертенс (Mertens, 1947) указывали, что в своих рассуждениях Бойрлен не учитывает многие исключения из постулируемого им закона чередования трех фаз. Во многих случаях быстрое формообразование наступает после продолжительных периодов медленной эволюции, длившейся многие миллионы лет. Кроме того, во многих линиях эксплозивная фаза наблюдалась многократно. Вымирание же не всегда является следствием сверхспециализации и дегенерации. Напротив, нередко прежние формы вытесняются новыми, более адаптивными группами. Приводилось и то соображение, что все таксономические категории от вида до класса являются членами длинной череды поколений, в ходе которой они претерпевали самые разнообразные изменения, отнюдь не всегда обнаруживая четкую последовательность установленных Дакке фаз. Вместе с тем еретики признавали реальность подобных фаз во многих группах организмов, а Ренш даже пытался объяснить их с помощью изменения давления отбора.

Начиная с 30-х гг., теория циклической эволюции завоевывает все большее число сторонников. В Англии к их числу относились Г. Суиннертон, А. Вудворст, У. Суингтон, во Франции — Л. Кено, Р. Жаннель, Г. Госсан, А. Декюжи, Ж. Пивто, А. Львов, А. Вандель, в Италии — Дж. Дзузини (Назаров, 1974, 1984). Особенно много сторонников этого направления в неокатастрофизме оказалось в Германии, примером тому крупный зоолог, палеонтолог Э. Хенниг (Hennig, 1932; см. также обзоры: Reif, 1998; Naffer, 1999).

На позиции финализма и циклического неокатастрофизма в эти годы перешел Э. Дакке (Dacqué, 1935), который вслед за Бойрленом стал выделять три основные фазы в развитии каждой таксономической группы. Он полагал, что только с признанием циклического характера любого развития как необходимой формы организации филогенеза «можно ставить вопрос о причинах эволюции и показать различие этих причин на разных фазах цикла» (Там же. S. 114). Палеонтологические исследования И. Вальтера, Г. Зальфельда, Ф. Хюне, О. Шиндевольфа, А. Шрамма и особенно Р. Бринкманна, по среднеюрским аммонитам, окончательно убедили Дакке в том, что первоначально «из одной или нескольких исходных форм (параллельно) скачкообразно или взрывообразно образуются новые специализированные формы, что они потом продолжают в частных, почти незаметных изменениях до тех пор, пока в одной или во всех этих линиях не повторится скачко-взрывообразный период и тем самым все вновь повторится» (Там же, 1935. S. 108). Интересно отметить, что учение Северцова об ароморфозах Дакке встретил как подтверждение и конкретизацию своих представлений, хотя Северцов никогда не писал о скачкообразном возникновении ароморфозов.

На первой эксплозивной фазе, согласно Дакке, происходит инадаптивное формообразование. На второй фазе заложенные во время формообразования потенции постепенно развертываются в направлении повышения приспособленности к окружающим условиям. Признаки, оказавшиеся бесполезными, редуцируются, направление эволюции определяется селекцией эксплозивно возникших форм. Естественный отбор оказывается на этой стадии филогенеза одним из главных факторов эволюции. «Постепенно нарастающая приспособленность организма к внешним условиям обуславливает примат функций над формой» (Там же. S. 115). Поэтому отправление той или иной функции в значительной степени определяет строение органа. Нарастающая приспособленность организма постепенно ведет к узкой специализации, тем самым неизбежно наступает третья фаза, на которой отношение между формой и функцией органов становится неопределенным. Возникают различные аномальные отклонения, приводящие к вымиранию. В концепции Дакке по различным фазам филогенеза были распределены такие факторы эволюции, как макромутации, преадаптация, естественный отбор, усовершенствование органов под влиянием их упражнения, ортогенез и т. д. Однако смена этих факторов рассматривалась им только в пределах отдельных филогенетических ветвей.

Мысль о том, что цикличность присуща не только эволюции отдельных таксонов, но и всему органическому миру, казалась Дакке весьма заманчивой. Однако противоречие ее большинству данных палеонтологии, палеографии и палеоэкологии заставляло его критически относиться к этой идее.

Во всех трех изложенных выше неокатастрофистских гипотезах преувеличивалось значение палеонтологических сведений об отсутствии переходных форм между крупными таксонами. Фиксируя внимание на неравномерности темпов эволюции как одной из основных закономерностей развития живого, на резких переломах в истории органического мира, сторонники этого направления не смогли дать этим феноменам такого объяснения, которое согласовывалось бы со всем комплексом данных экспериментальной биологии. Взяв за основу лишь экспериментальную эмбриологию, они утверждали, что различные аномалии эмбрионального развития могли стать источником возникновения новых форм. Однако такого рода аномалии, во-первых, были, как правило, нежизнеспособными, во-вторых, они были, как правило, морфозами, а не мутациями. В любом случае аномалии не могли стать началом новой филогенетической группы, так как полностью был непонятен механизм необходимого в таком случае перехода от морфозов к системным мутациям. Даже если представить, что различного рода тераты могли быть макромутантами, то и тогда остается без ответа вопрос о масштабах отклонения от нормального развития и его влиянии на жизнеспособность. Здесь многое зависит от степени сложности и целостности организма. Чем выше уровень организации, тем меньше вероятность того, что может осуществиться внезапная «перечеканка» предковой формы путем различного рода «системных» мутаций. Если у бактерий и возможна быстрая перестройка генома в сторону приспособления (Голубовский, 2000), то внезапное появление вполне жизнеспособной формы у высокоорганизованных животных в результате макромутаций, меняющих тип организации, маловероятно. Иначе обстоит дело у растений. Здесь крупные мутации, затрагивающие общее строение растения, его важнейшие органы и некоторые физиологические функции, иногда оказываются не только жизнеспособными, но могут даже превосходить в некотором отношении исходную форму. Однако и в данном случае мутации служат строительным материалом эволюции, а крупное адаптивное приобретение является продуктом исторического развития, детерминированного самыми различными факторами. Материалом для эволюции у высокоорганизованных животных, как правило, служат мутации, прошедшие вначале отбор на обезвреживание в разной генотипической среде и оказавшиеся в таких сочетаниях, где их фенотипическое проявление стало адаптивным.

В классической генетике существовала твердая убежденность в единстве законов генетики и не было сомнения в том, что результаты, полученные на удобных модельных объектах (дрозофиле или львином зеве), можно перенести на все таксоны. Позднее молекулярные генетики убеждали — «что верно для бактерии, верно для слона». Теперь, по мнению М. Д. Голубовского (2000, С. 240), этот вывод следует перефразировать — «что верно для бактерии, неверно даже для дрожжей». Удивительное разнообразие в организации

и функционировании аппарата наследственности, открытое за последние годы, вновь поднимает вопрос о необходимости создания частных теорий эволюции.

В связи с этим нельзя отождествлять «естественную генетическую инженерию» на клеточном уровне, когда на вызов среды клетка отвечает поисками нового оптимального состояния, связанного с реорганизацией структуры и функций генома, с перестройкой эмбриогенеза. Всякое изменение генома возможно только в том случае, если не нарушается система морфогенетических корреляций в эмбриогенезе. В противном случае «многообещающие монстры» так и останутся уродами без потомства. Единственным путем здесь могут быть мутации регуляторных генов, при которых возможна быстрая и согласованная перестройка онтогенеза. Путем изменения регуляции действия структурных генов могли произойти коренные перестройки морфофизиологических корреляций, ведущие к крупным новшествам. Предполагают даже, что мутации регуляторных генов лежат в основе происхождения гоминид (Zuckerlandl, 1976; Тетушкин, 1984, и др.).

Однако внезапное появление действительно новой полезной мутации даже в массовом порядке еще не означает появления новой таксономической формы до тех пор, пока эта мутация не станет характерной для целой изолированной популяции. Чтобы новая адаптивная форма могла сохраниться и оставить потомство, ее носитель не только должен найти «брачного» партнера, должен возникнуть генетическая и фенотипическая системы, способные к удержанию и распространению новой адаптивной формы. В изложенных же выше гипотезах, построенных на типологических представлениях, экологический аспект появления и распространения новой формы не учитывался.

Для автогенетического циклического неокатастрофизма характерно игнорирование экологических аспектов эволюции. Вместо всестороннего рассмотрения механизма появления и закрепления макромутантов предлагались преимущественно надуманные, якобы сменяющие друг друга факторы и «законы» эволюции. Хотя упомянутые нами авторы и допускали некоторое участие борьбы за существование и отбора в эволюции, но решающая роль отводилась ими глубинным «законам» жизни и автогенетическим факторам. Считалось, что борьба за существование и естественный отбор действовали только на второй или третьей фазе филогенетического цикла и приводили либо к незначительным видоизменениям, к «дошлифовке» уже готовой адаптивной формы, либо к вымиранию уже обреченного таксона.

Сторонники рассмотренного направления собрали богатый фактический материал о неравномерности темпов эволюции, о чередовании «спокойных» и «переломных» периодов в истории органического мира, характеризовавшихся резкими изменениями разнообразия организмов и образованием новых крупных таксонов.

Они, однако, не смогли дать этим явлениям причинного объяснения. Предложенные же гипотезы о сменах факторов (законов) эволюции оказались неудовлетворительными, так как основывались на телеологических представлениях. Большое недоверие вызывали и макромутационные построения. Концепции сальтационизма, базирующиеся на макромутационных представлениях, получили более или менее надежный научный базис только в 40—50-х гг. после работ Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940) о системных мутациях и А. Далька (Dalqué, 1949) об онгомутациях, но еще долгое время они подвергались сокрушительной критике со стороны биологов-эволюционистов, значительная часть которых безоговорочно поддерживала синтетическую теорию эволюции. Фактически только в теории типострофизма О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1950, 1954) и в концепции авторегуляции А. Ванделя (Vandel, 1963, 1964) макромутационные представления заняли центральное место. Но на этих работах мы остановимся позже.

5.4. Кризис неокатастрофизма в Новом Свете

Если первые десятилетия XX в. ознаменовались в европейских странах своеобразным взрывом неокатастрофистских концепций, то в Америке столь популярные в конце XIX в. трактовки эволюции органического мира, как скачкообразно идущего процесса, практически сходят на нет. На первый взгляд, это может вызвать удивление, но при ближайшем рассмотрении такое изменение настроений становится понятным если не в деталях, то в общих чертах.

При характеристике американского неоламаркизма уже было отмечено, что значительное место в нем занимала идея внезапности изменений живого (Pfeifer, 1965; Bowler, 1977), а также существовали устойчивая связь теории катастроф с телеологией и ослабление таковой с телеологией.

Однако еще в середине 90-х гг. XIX в. один из ведущих специалистов в области палеонтологии позвоночных У. Б. Скотт, в целом разделявший гипотезу об обусловленности эволюции наземных позвоночных преимущественно внутренними факторами, склонялся к рассмотрению ее как постепенного процесса. Изучение филогенеза млекопитающих, по его мнению (Scott, 1894. P. 359), не подтверждает широко распространенного убеждения в прерывистости образования новых видов и родов. Принимая точку зрения В. Ваагена, Скотт допускает скачкообразные изменения на субвидовом уровне. «Непрерывные ряды форм» оказываются в результате составленными из дискретных отрезков микрофилумов. Если принять ваагеновские мутации за выражение истинного хода эволюции, мало или совсем не зависящей от непосредственного влияния абиотической среды, то лишь с известным ограничением можно допустить существование прерывистых изменений на уровне

не вида и надвидовых таксонов (Там же. P. 361). Позднее Скотт отказался и от этого допущения, безоговорочно приняв концепцию постепенности эволюционных преобразований (Scott, 1913).

Наиболее показательным, однако, отношение к ней одного из крупнейших американских палеонтологов Г. Ф. Осборна (1857—1935), уделявшего большое внимание разработке теоретических проблем эволюционного учения. Взгляды Осборна на основные проблемы эволюционной теории не раз менялись, вдобавок ему была присуща склонность облекать их всякий раз в достаточно сложные для понимания теоретические конструкции. В результате «множество фактических данных, собранных этим крупнейшим палеонтологом, а также ценность и значение важных выводов из этих данных в значительной мере недооценивались, вероятно по той причине, что они были затуманены собственной своеобразной терминологией Осборна и метафизичностью его выводов относительно причин описанных явлений, выводов, совершенно не зависящих от его чисто материалистических заключений о формах эволюции» (Давиташвили, 1948. С. 100—101). Данное обстоятельство и является одной из основных причин отсутствия до настоящего времени научной биографии Осборна. Отмечая этот факт, Дж. Симпсон писал, что «это досадно, так как он был последним из некогда возвышавшихся титанов, воплощавших в себе науку палеонтологии позвоночных» (Simpson, 1978. P. 40—41).

Э. Коп решительно относил Осборна к числу сторонников неоламаркизма (Cope, 1896), хотя сам он писал о своем отрицательном отношении как к теории Дарвина, так и к теории Ламарка (Osborn, 1929), признавая при этом лишь былую краткую увлеченность принципом наследования приобретенных признаков (Osborn, 1932, 1934). Однако присущая американскому варианту неоламаркизма идея о внезапном характере эволюционных изменений осталась ему совершенно чуждой.

Прежде всего Осборн скептически относился к попыткам объяснить вымирание крупных таксонов каким-то воздействием внешних факторов, действующих эпизодически, полагая, что выходы о внезапном исчезновении с лица Земли целых групп организмов, в частности гигантских рептилий, основаны на недостаточном знании предмета (Osborn, 1910). Признавая разрывы в палеонтологической летописи, по его мнению, вовсе не следует предполагать наличие какого-либо способа эволюционных изменений, отличного от того, который виден в непрерывно эволюирующих и богато представленных в геологических отложениях группах, отказываясь рассматривать вымирание как внезапное изменение. Даже взгляды Дарвина, допускавшего прерывистость видообразования, казались ему в этом плане уязвимыми (Osborn, 1912). Приписывание Дарвину идеи о постепенности эволюционного процесса является, по Осборну, исторической ошибкой. Непределенной изменчивости Дарвина, «мелким сальтациям» в тер-

минологии Осборна, он противопоставлял определенно направленные изменения, сходные с мутациями Ваагена. Последние, по его мнению, представляют собой «постепенное восхождение новых адаптивных признаков не в силу отбора случайных вариаций, не в силу сольтаций, а путем возникновения в неясной и почти невидимой форме, за которым следует прямое увеличение и развитие в дальнейших поколениях» (Osborn, 1904. P. 6). Таким образом, Осборн высказывается в пользу чистой постепенности и неразличимости шагов эволюции. На это обстоятельство следует обратить внимание, так как иногда ему приписывается совершенно иная точка зрения, согласно которой мутации понимались в де Фризовском смысле (Симпсон, 1948. С. 86). Вслед за Дарвином он повторял: «„Natura nun facit saltum“»; в изменениях форм и соотношений в эволюции, как и в росте, существует господствующая непрерывность» (Osborn, 1918. P. 251—252). Правда, им делалась оговорка, что это правило действует не абсолютно, а лишь в подавляющем большинстве случаев. Некоторые эволюционные изменения, для млекопитающих это одна пятая от наблюдаемых событий или даже менее того, подчинены закону сольтации или прерывистости, в соответствии с которым новые признаки или функции, влекущие за собой появление новых признаков, внезапно формируются в наследственном веществе. Причины этого Осборн усматривал в действии внутренних факторов, близких по своей природе к психическим. Примером сольтационного возникновения признака могло, по Осборну, служить появление добавочного позвонка или зуба, т. е. происходит не образование нового органа или признака в собственном смысле слова, а лишь появление нового гомолога.

«Сольтации», как их понимал Осборн, касаются не возникновения вида или таксона более высокого ранга, а эволюции единичного признака. Прерывистость оказывается микросольтационной. Данный вывод для Осборна не случаен, так как, согласно его точке зрения, основным предметом палеобиологических исследований должна стать эволюция признаков. В фундаментальной монографии, посвященной эволюции титанотериев (Osborn, 1929), он сближает понятие сольтационного возникновения или изменения признака с тихогенетическим (случайным). В полной мере это характерно, например, для эволюции зубов титанотериев, где «в каждом случае возникновение новых бугорчков настолько непрерывно и постепенно, что они становятся различимыми лишь по прошествии долгих периодов геологического времени» (Там же. Vol. II. P. 820). Аналогичные наблюдения сделаны им и в филогенезе носорогов и лошадей (Там же. P. 821, 843). В целом качественные изменения признаков, как и их возникновения — «ректиградации» (или «аристогены» по более поздней осборновской терминологии), осуществляются постепенно. Сольтационно могут происходить лишь только количественные изменения или изменения пропорции

уже существующих признаков — «аллоиметропы» (или соответственно «аллометропы»).

Точка зрения Осборна, как видно, достаточно противоречива. Существенно, что он обратил специальное внимание на существование различий в скорости эволюции отдельных признаков и особо подчеркнул важность изучения этих различий, введя понятие «филогенетической скорости» признаков (Там же. Vol. I. P. 40). Он писал: «Все биопризнаки движутся, причем каждый имеет свою особую скорость; ...титанотерии отличаются друг от друга относительными скоростями сходных биопризнаков в геологическом времени, ...рядом расположенные биопризнаки могут иметь совершенно разные скорости» (Там же. Vol. II. P. 811). В проведении этих различий Осборн наметил путь, по которому обсуждение проблемы неравномерности темпов эволюции могло быть перенесено из области теоретических спекуляций на почву точного, основанного на конкретных фактах анализа.

Поэтому невозможно согласиться с тем, что эти выводы были названы «пустословием для всякого естествоведы» (Давиташвили, 1938. С. 134). Справедливой следует признать противоположную оценку, данную Д. Л. Степановым, который, отмечая влияние теоретических обобщений Осборна на многих палеонтологов, подчеркнул, что «его учение о биопризнаках, согласно которому организм есть собрание независимо развивающихся признаков — теория мозаичной эволюции... отражает данные генетики о дискретности наследственных факторов и их изменений» (1988. С. 68). Близкой точки зрения придерживался и Симпсон, отметивший в качестве достоинства, что работы Осборна «полны неопровержимых доказательств независимого развития морфологических признаков через ряд мелких сдвигов, трансгрессирующих в ряду последовательных популяций» (1948. С. 100). Подчеркивая важность идей Осборна для последующей разработки проблемы неравномерности темпов эволюции, нельзя забывать и то, что его теория была автотенетической. Как отметил К. М. Завадский, «отказавшись от механоломаркизма и отойдя от дарвинизма, Осборн попал в теоретический желоб, который вел его к принятию учения о предетерминированности эволюции (от него оставался шаг до автотенетического телеогенеза), — вел, несмотря на желание опираться только на факты и на большую неприязнь ко всякой мистике и метафизике» (1973. С. 348). Его концепция стала своеобразным переходом от телеологического неокатастрофизма американских неоламаркистов к исследованию реальной неравномерности эволюционного процесса, будучи при этом промежуточным звеном в виде телеологической доктрины, абсолютизирующей равномерность эволюции.

Взгляд на эволюцию, как постепенный в целом процесс, разделял и другой авторитетный американский палеонтолог того времени У. Д. Мэттью, известный прежде всего своими трудами по фи-

логении саблезубых кошачьих и лошадей. По его мнению, эволюция эквид шла через ряд последовательных мелких изменений, не выходящих за пределы обычных индивидуальных вариаций (Matthew, 1926). Данный вывод, как он полагает, справедлив для всякого филума, феномен прерывистости которого может быть объяснен, даже если он и наблюдается, неполнотой летописи, а не характером эволюционных различий. Резкие, прерывистые изменения, касающиеся отдельных признаков, не могут служить материалом для эволюции, их абсолютная и относительная роль в филогенетических рядах несущественна. Он идет даже дальше Осборна, постулируя неизменность скорости эволюции отдельных признаков во времени. Основываясь на этом допущении, он пытался даже определить продолжительность существования различных родов лошадей (Matthew, 1914). Отличала его от Осборна и склонность к далеко идущим теоретическим обобщениям.

Таким образом, американская палеонтология первых десятилетий XX в. в лице ведущих своих представителей — Скотта, Осборна и Мэттью разительно отличалась от европейской. Будучи по образованию зоологами, они в меньшей степени, чем их европейские коллеги, ощущали на себе влияние геологических дискуссий. Особенность их позиции определялась и тем, что исследуемые ими ископаемые позвоночные были часто представлены достаточно полными рядами форм. Внимание же ученых, изучавших филогению беспозвоночных организмов, было в первые два десятилетия XX в. в США в основном сосредоточено на обсуждении проблемы соотношения индивидуального и исторического развития.

Для рассматриваемого периода характерно падение интереса к обсуждению теоретических проблем. По воспоминаниям Симпсона, дискуссии среди палеонтологов по вопросам теории эволюции свелись к минимуму. Специалисты по беспозвоночным организмам были заняты систематикой и стратиграфией, основательно забыв теорию Кюпе, которая плюс ко всему ассоциировалась со скомпрометированным к этому времени неоламаркизмом: построения Осборна были мало кому понятны даже при его жизни; Скотт пришел к выводу о необъяснимости эволюции ни с дарвинистской, ни с какой-либо другой точки зрения (Simpson, 1978. P. 114).

При беглости и отрывочности этой характеристики в ней много правды. От неоламаркистских постулатов осталось лишь убеждение отдельных палеонтологов в реальности наследования приобретенных признаков. Представление о внезапности эволюционных изменений уступило место утверждению о полной постепенности развития живого. Вопрос о темпах эволюции отступил на второй план. Произошло изменение основного предмета дискуссий в американском эволюционизме. Центр тяжести переместился с проблем макроэволюции на вопросы микроэволюции. Основным на какое-то время стал вопрос о характере изменчивости, лежащей в основе эволюционного процесса.

Обращение к нему объяснялось влиянием, оказанным на развитие эволюционной теории в Америке трудами У. Бэтсона и Г. де Фриза. Биологи Соединенных Штатов с большим энтузиазмом отнеслись к появлению мутационной теории де Фриза. Почва для этого была подготовлена У. Бэтсоном, особенно его фундаментальной монографией «Материалы к изучению изменчивости с обращением особого внимания на прерывистость в происхождении видов» (Vateson, 1894). В ней было приведено почти 600 примеров, иллюстрирующих широкую распространенность резкой, внезапной изменчивости, служащей, вопреки мнению Дарвина, основным источником образования отличий между видами. Точка зрения Бэтсона сформировалась под влиянием Ф. Гальтона (см., например, Galton, 1889, 1892) и, что для нас особенно интересно, американского морфолога У. Брукса. Брукс, в целом разделявший идеи неоламаркизма о формообразующем влиянии внешней среды и о наследовании приобретенных признаков, опубликовал монографию «Закон наследственности. Исследование причины изменения и возникновения живых организмов» (Brooks, 1883), специальная глава которой была посвящена эволюции посредством скалтиаций. Опираясь на данные Майварта, Гексли и Гальтона, он пришел к выводу, что многочисленные случаи внезапного изменения культурных форм животных и растений «показывают нам, что весьма значительные изменения могут появляться внезапно, что эти внезапные модификации могут быть наследственными и могут, таким образом, явиться источником для возникновения новых рас путем внезапного скачка» (Там же. P. 301). Данный вывод распространялся им и на всю живую природу в целом.

Учитывая этот факт, а также первоначальную распространенность неокатастрофистских объяснений макроэволюционных процессов, легко понять, почему менделизм, мутационная теория и исследования по изменчивости в чистых линиях стали основным предметом эволюционных дискуссий в первые десятилетия нашего века. Как отмечал тогда же В. Келлог, «теория де Фриза была с приветствиями встречена как многообещающий способ избавиться от тех трудностей, с которыми сталкивались биологи при попытках удовлетворительно объяснить возникновение видов посредством дарвиновского отбора» (Kellog, 1907. P. 348). Такое особое внимание к теории мутаций объяснялось еще и тем, что в 1904 г. де Фриз выступил с лекционным курсом в Калифорнийском университете, который был опубликован за 6 лет до появления английского перевода его основного труда (de Vries, 1904). В результате значительная часть американских биологов приняла его на вооружение (см. подробнее: Allen, 1969). Итогом стало то, что «пропасть между менделизмом и дарвинизмом была в Соединенных Штатах шире, чем где бы то ни было» (Provine, 1971. P. 89).

Потребовалось почти десятилетие для того, чтобы ее преодолеть. Уже с 1916 г. закрепляется новое значение термина «мутация», акцентирующее в отличие от де-фризовской трактовки эво-

люционное значение мелких наследственных различий (Morgan, 1916). Характерно, что основной вклад в разрушение веры во внезапный характер эволюционной изменчивости был внесен теми биологами — Г. Дженнингсом, В. Кастрлом, Т. Морганом, Р. Перлем и многими другими, которые первоначально безоговорочно разделяли ее. Она была сокрушена в результате «экспериментальных исследований, которые первоначально задумывались как опровержение дарвинизма» (Конашев, 1988а. С. 41).

Вывод о нетривиальности путей сближения нового учения о природе наследственной изменчивости с дарвинизмом, явившихся «в не меньшей (если не в большей) степени результатом... исследований противников дарвиновской теории эволюции, или ученых, индифферентно относившихся к ней, чем результатом усилий тех, кто сочувствовал дарвинизму» (Конашев, 1988б. С. 180), позволяет провести параллель между развитием макроэволюционных и микроэволюционных представлений в США. И в том и в другом случае на смену первоначальному убеждению во внезапном характере изменений живого — будь то в форме макросальтаций или микросальтаций, в первые десятилетия нашего века приходит уверенность в постепенном характере эволюционных изменений. Причем в обоих случаях такой переход является результатом внутренней трансформации исходной концепции.

Таким образом, в начале века концепция постепенности становится господствующей в эволюционной мысли на американском континенте. Проблема неравномерности эволюционного процесса начинает приобретать новое звучание, осмысливаясь не в плане дихотомии внезапность—постепенность, а в аспекте исследования реальной скорости макро- и микроэволюционных изменений и факторов, ее детерминирующих. Катастрофизм начинает осмысливаться как антитеза не дарвинизму, а эволюционизму, понимавшемуся как градуализм (Gould, 1987). Доминирование этого подхода имело далеко идущие последствия. Иначе не понять той вспышки интереса к концепции «прерывистого равновесия» С. Гоулда и Н. Эдриджа, которая наблюдалась в Соединенных Штатах недавно. Она объяснима в первую очередь очередью интереса к возможности совместить некоторые принципы неокатастрофизма с теорией эволюции вообще и с дарвинизмом в частности, т. е. к преодолению неверного, по устоявшемуся представлению.

5. 5. Д. Н. Соболев — автор первой концепции синтетического неокатастрофизма

В историко-научной литературе прочно закрепилось представление, что синтетической теорией эволюции является только современный дарвинизм. При этом упускается из виду, что и многие другие эволюционные концепции создавались путем синтеза идей

предшественников и данных различных биологических наук. Классическими примерами здесь могут служить номогенез Л. С. Берга, типострофизм О. Шиндевольфа, тейярдизм, историческая биогенетика Д. Н. Соболева и т. д. Но если труды Берга, Шиндевольфа, Тейяра де Шардена не раз привлекали внимание и становились предметом специального и нередко вполне объективного анализа, то исторической биогенетике Соболева была уготована иная судьба. Его критиковали все — и сторонники дарвинизма, и его противники.

Резкая критика идей Соболева продолжается уже не одно десятилетие. Еще в 20-х гг. А. М. Никольский (1927), оценивая взгляды Соболева как разновидность номогенеза, критиковал его за абсолютизацию автогенетических факторов эволюции. Вместе с тем он не принимал и точку зрения Соболева об обратимости эволюции, отрицание им объективного характера целесообразности, преувеличение роли случайности в эволюции и т. д. Никольский считал: «Учение Соболева, столь протестующее против участия в эволюции случая, в гораздо большей мере, чем учение Дарвина, построено на допущении огромной роли случая в биогенетике» (Там же. С. 84). Особое возражение у Никольского вызвало утверждение Соболева о ведущем значении в эволюции скачкообразных преобразований.

Идеологические мотивы часто преобладали в критике взглядов Соболева. Его основные труды «Начала исторической биогенетики» (1924) и «Земля и жизнь» (1926—1928) вышли одновременно с близкими по духу работами Берга по номогенезу (1922) и Любищева по филогенетическому преформизму (1925). Все они сразу же были подвергнуты массивной критике, в том числе и за то, что философские основы предложенных концепций не укладывались в рамки диалектического материализма. Идеологический характер критики этих авторов обусловил их забвение на долгие годы. Фактически номогенез, историческая биогенетика и филогенетический преформизм стали первыми естественнонаучными концепциями, осужденными у нас в стране по политико-идеологическим соображениям (Колчинский, 1999б, 2000). Чаще всего их вспоминали для того, чтобы лишний раз призвать к «разоблачению идеалистической концепции» (Против., 1931. С. 9).

Примером идеологизированной критики Соболева могут служить высказывания Л. Ш. Давиташвили, который уверял, что «лю-



Дмитрий Николаевич Соболев

бой естествоиспытатель, свободный от реакционных взглядов, столь сильных в наше время в науке капиталистических стран, откажется принять» (1940. С. 121) концепцию Соболева. При этом он, правда, признавал, что теория Соболева очень тщательно разработана в деталях. Соболев, по его утверждению, «более чем какой-либо другой представитель русской палеонтологии, писал по основным вопросам истории органического мира» (Там же. С. 217).

Исключением из печального правила огульной критики Соболева может служить книга Ю. А. Филипченко «Эволюционная идея в биологии». Свой краткий обзор трудов Соболева, анализ его концепции он подытожил следующим образом: «...нельзя не признать ее чрезвычайно интересной по содержанию и заключающей много важных и оригинальных соображений независимо от того — согласны или не согласны с ее основными положениями» (цит. по: Филипченко, 1977. С. 215). Особенно высоко Филипченко оценил учение Соболева об обратимости эволюции.

Переиздание трудов Берга и Любищева в 70—80-х гг. пробудило интерес к их эволюционным взглядам. Появилось много работ как с критикой, так и с поддержкой авторов этих концепций. Но по-прежнему забыт Соболев. Это тем более удивительно, что в его трудах фактически впервые предложена концепция синтетического неокатастрофизма, где представление о существовании циклов в истории всего органического мира и отдельных филогенетических стволов было органично соединено со столь популярным в наши дни признанием вмешательства в процесс эволюции мощных абиотических факторов (Колчинский, 1996; Kolchinsky, 2001a).

Справедливости ради надо отметить иное отношение к Соболеву среди геологов, посвятивших ему в 50—70-е гг. около десятка статей. Признаются его большие заслуги в разработке полной стратиграфической схемы докембрия Украины и стратиграфии четвертичных отложений, в изучении ископаемой фауны девона (Лапкип, Ремизов, 1972). Но и в этих публикациях эволюционно-биологические воззрения Соболева затрагиваются вскользь, с указанием на их оригинальность и дискусионность. И вполне понятно сожаление Е. М. Лавренко о том, что взгляды его учителя Д. Н. Соболева не получили объективного освещения. Наше обращение к теоретическому наследию Соболева продиктовано стремлением восполнить этот пробел.

5. 5. 1. От филогении гониатитов к исторической биогенетике

Предметом палеонтологических исследований Соболева была девонская фауна. Его магистерская диссертация базировалась на изучении ископаемых гониатитов. Работе по филогении этого отряда аммонитов он предпослал в качестве эниграфов высказывания

Г. Штейнманна, К. Динера и Э. Дакке о том, что эволюционная теория нуждается не столько в новых обобщениях, сколько в систематическом исследовании ископаемых (Соболев, 1914). Отдавая столь явный приоритет палеонтологии, Соболев практически все свои взгляды основывал на результатах изучения гониатитов, лишь впоследствии он дополнил их фактами и обобщениями, почерпнутыми в других отраслях эволюционной биологии.

В этой работе Соболева можно найти зачатки будущих положений исторической биогенетики и прежде всего ее центральной идеи о скачкообразном характере развития всего органического мира, где «периоды относительного покоя чередовались с периодами интенсивного развития, прогресс сменялся регрессом, одни группы дегенерировали и уходили со сцены, другие занимали их места и давали начало новым формам» (Там же. С. 123). Одновременность резких преобразований в различных филогенетических линиях и является гарантом реальности стратиграфических границ.

Здесь же содержались высказывания об обратимости эволюции, явлениях переживания и предварения стадий, цикличности онтогенеза и филогенеза. Особо надо отметить оригинальные идеи Соболева о необходимости строить филогению не в виде древ, а как сложную сеть переплетенных связей, где таксоны связаны друг с другом не столько генетически, сколько благодаря неким общим признакам, представленным в различных комбинациях. Как видно, Соболев еще тогда ратовал за построение параметрической и комбинативной системы, превосходящая по сути дела идеи А. А. Любищева в области систематики. Характерно, что он не ограничился лишь теоретическими рассуждениями о принципах систематики. Окончательная классификация гониатитов, построенная им, основывалась на оценке комбинаций одних признаков, а также стадий и градаций развития других. Но в данной публикации большинство из этих идей были очерчены лишь вчерне и не объединены концептуальной схемой. Они высказывались попутно с построением филогении гониатитов и разработкой их номенклатуры.

Через два года Соболев вернулся к изложению своих взглядов, пытаясь на этот раз синтезировать эволюционно-биологические воззрения с учением о геологических циклах. Он всецело воспринял идеи неокатастрофизма в геологии. Каждый из шести геологических циклов (архейский, альгонский, каледонский, герцинский, киммерийский, альпийский) начинался интенсивным орогенезом и вулканизмом и завершался глобальными трансгрессиями. Каждый включал в себя и общепланетарные регрессии, денудации, оледенения и т. д. Периодичность эволюции органического мира, по мнению Соболева, соответствовала ритмике геологических процессов. Не останавливаясь специально на причинах этого совпадения, он только подчеркивал, что ритмика является основным свойством всех развивающихся процессов, гарантирующих их от всякого рода случайностей.

Подгоняя переломные моменты в развитии аммонойд и позвоночных животных к эпохам горообразования, Соболев даже предлагал реформировать геохронологическую шкалу. Так, кембрий и ордовик он включал в протерозой, палеозой разбил на две фазы — эоналеозой (силур и девон) и неопалеозой (карбон, пермь и триас), в мезозое же оказались только юра и мел. Иная геохронология предлагалась им здесь для истории растительных организмов.

В соответствии с высказанными уже Д. Брокки, А. Гайеттом и Д. Роза идеями Соболев и в филогенезе отдельных групп считал возможным выделить фазы, подобные стадиям онтогенеза — личинки, юности, зрелости и старости. Вот почему эволюция не идет спойно в одном направлении, а моменты быстрых и крупных преобразований придают «процессу изменения земного населения во времени ту прерывистость, на которую обратил внимание Кювье» (1915. С. 820). Эти моменты коренного преобразования фауны и флор Соболев вслед за И. Вальтером именовал анастрофами. Здесь впервые была четко сформулирована главная цель всех эволюционных исследований Соболева — синтез «эволюционного принципа Ламарка с революционным принципом Кювье» (Там же).

Первые работы Соболева были сдержанно встречены эволюционистами. Сам он объяснял это еретичностью своих взглядов по сравнению с господствовавшим тогда воззрением. Однако были и другие причины. Далеко идущие выводы, сделанные в результате изучения, хотя и очень важной в стратиграфическом отношении, но все же довольно низкой по таксономическому рангу группы животных, казались малообоснованными. Кроме того, уже в ранних публикациях Соболев проявил склонность использовать сложную терминологию, частично заимствованную у других авторов, в основном же разработанную самостоятельно. Введение новых терминов не всегда было оправданно и потому вызывало раздражение. Особенно если читатель вдруг обнаруживал, что все науки о живом именуются не биологией, а бионтологией, филогения — биогеналогией, эволюция — биогенезом, эволюционное учение — исторической биогенетикой, эмбриология — онтогенезом и т. д. Нельзя сбрасывать со счета и социальные условия. Первая мировая война и последующая за ней братоубийственная бойня в России также не благоприятствовали интересу к трудам Соболева.

Систематическое оформление его концепция получила в 1918 г., когда им был прочитан курс эволюционной теории в Харьковском университете. На базе этих лекций были опубликованы главные труды Соболева по исторической биогенетике (1924, 1926, 1927а, 1927б, 1928, 1948 и др.). Признавая некоторое сходство своих воззрений с номогенезом Берга, он считал необходимым указать и на существенные отличия, среди которых самыми важными были отрицание изначальной целесообразности живого и признание обратимости эволюции. Эти положения явно выводили труды Соболева за рамки чисто телеологических концепций эволюции.

Важно отметить, что на сей раз свои выводы Соболев строил на обширных литературных изысканиях. В ходе развития идеи эволюции в биологии, по мнению Соболева, были предложены четыре основных принципа: 1) постоянства органических форм (Лишней); 2) эволюции (Ламарк); 3) прерывистости (Кювье); 4) отбора (Дарвин, Уоллес). Соответственно были сформулированы и три дилеммы, на которые должна дать ответ любая эволюционная концепция: 1) «устойчивость или изменчивость?», 2) «эволюция или революция?», 3) «случай или закон?» (1924). Ведущую роль в их решении Соболев, по-прежнему, отводил палеонтологии. Он был уверен, что «теория должна была отступить перед историей, логика документов одержала победу, и учение о прерывистой смене флоры и фауны прочно укоренилось в палеонтологии...» (1927а. С. 6). Соболев скептически относился к ламаркизму и дарвинизму, так как они мало считались с «подлинными документами геологической истории организмов» (Там же. С. 7). Ликвидировать пробелы в эволюционной биологии и была призвана историческая биогенетика.

5. 5. 2. Основные законы биогенетики

В каждой филогенетической ветви Соболев выделял четырехфазные циклы, характеризующиеся особыми законами. Он сформулировал четыре основных закона биогенеза, действующих на отдельных фазах биогенетического цикла и скачкообразно сменяющих друг друга при переходе от одной фазы к другой. Он назвал их «законом последственности или сохранения видов» (1924. С. 37), «законом эволюции или органического роста» (Там же. С. 53), «законом обратимости эволюции» (Там же. С. 97) и «законом прерывистости» (Там же. С. 157).

Действие первого закона Соболев доказывал данными палеонтологии, свидетельствующими о том, что многие виды сохраняются практически неизменными на протяжении длительных отрезков геологического времени. Из этого, в принципе верного, наблюдения Соболев делал неоправданный вывод в духе учения о постоянстве видов и утверждал, что органическая форма «всегда проявляет стремление к сохранению и постоянству» (1924. С. 39). Тем самым одно из свойств жизни — устойчивость видов — Соболев тем самым одно из свойств живого возвел в ранг самостоятельно действующего закона, который определяет первую фазу биогенеза (стазисбазис).

Второй закон — закон эволюции рассматривался Соболевым как идентичный принципу градации Ламарка и различным ортогенетическим принципам неоламаркистов (Копа, Эймера, Делере и др.). Благодаря его действию прогрессивное развитие осуществлялось как «планомерное прохождение в определенном порядке определенных стадий» (Там же. С. 53). Основу этого закона Соболев усматривал в специфике живых систем, которые вопреки

второму закону термодинамики способствуют не рассеиванию, а накоплению энергии. В результате концентрации энергии растут устойчивость, целостность и эффективность организмов. Развивая эту мысль, он усматривал в действии данного закона аналогию с биогеохимическими принципами, сформулированными Вернадским (1926). Весьма образно и сравнение Соболева о развивающемся организме с хорошо поставленным промышленным предприятием, где «не все получаемое тратится на покрытие издержек производства, остается излишек, идущий на расширение производства и на улучшение орудий труда» (1927а. С. 13).

Нужно отметить, что поиск аналогий между органической эволюцией и развитием промышленного производства был начат еще в прошлом веке Г. Спенсером (1870) и К. Нэгели (Nägeli, 1884). Но только сравнительно недавно стало ясно, что речь идет не о поверхностном сходстве, а о наличии неких законов, общих для любой развивающейся системы. Эволюция все чаще описывается как биотехнический процесс, а возрастание целесообразности оценивают увеличением упорядоченности (объем информации), повышением КПД системы, «энергетической доходностью», «степенью элевации», приближением биологических показателей к их физическим пределам и т. д. (Franz, 1951; Матвеев, 1960; Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Возрастание степени целесообразности проявляется в общей экономичности обмена веществ, уменьшении непроизводительных потерь при большей работоспособности структур, более высокой их надежности, большей активности организма, нарастающей тенденции к автономизации онтогенеза, интенсификации и точности гомеостатических процессов (Шмальгаузен, 1968; Завадский, 1970). В трудах А. М. Уголева (1985, 1987) разработана концепция естественных технологий, в рамках которой анализируются особенности технологических процессов на разных уровнях организации жизни.

Энергетический подход к объяснению эволюции жизни, начатый еще в XIX в. Л. Больцманом, Г. Гельмгольцем, С. А. Подолкинским и подхваченный в XX в. В. И. Вернадским, А. Лотка, В. Ари, привел к формированию убеждения, что повышение энергетической эффективности живых систем — одна из основных тенденций прогрессивной эволюции. Таким образом, убежденность Соболева в существовании особого закона, способствующего упорядочиванию изменений на второй фазе биогенеза (анабазис) и ведущего к возрастанию целостности и устойчивости живых систем, не была следствием его приверженности телеологии с ее поисками законов целесообразности.

Третий закон — закон обратимости, по Соболеву, позволяет развитию протекать в сторону упрощения организации и дает возможность замкнуть «цикл исторического развития и привести потомков к (предполагаемой) исходной форме, к форме предков» (1927а. С. 5). Классическим примером, иллюстрирующим это, он

считал многочисленные случаи регресса в разных филогенетических стволах (редукция наружного скелета, уменьшение числа позвонков, зубов, исчезновение боковой линии, разворачивание раковины и т. д.). Но он вынужден был признать, что палеонтология не дает прямых доказательств в пользу регрессивной эволюции. Существование закона обратимости Соболев обосновывал, исходя из общего положения о том, что регрессивное развитие приводит к возрастанию эволюционных возможностей. Благодаря обратимости «эволюционный процесс приобретает большую степень устойчивости, ибо загнанный специализацией в эволюционный тупик, организм умеет найти в некоторых случаях дорогу назад» (1924. С. 130).

Любопытно, что примеры, которые Берг совсем недавно истолковывал как свидетельство филогенетического ускорения, Соболев использовал в качестве доказательства обратимости эволюции: человекообразные обезьяны якобы произошли от гоминид (иначе говоря, обезьяна — это недоделанный человек), примитивные млекопитающие — от специализированных рептилий, хвостатые амфибии — от бесхвостых, хрящевые ганонды — от костистых рыб и т. д. К явлениям обратимости Соболев относил и случаи так называемого предварения онтогенезом филогенеза, будь то пророческие типы Л. Агассиса (Agassiz, 1857) или же профетические фазы А. П. Павлова (Pavlov, 1901). Особенно убедительными казались Соболеву выводы П. П. Сушкина (1915, 1922, 1923), который в палеонтологических работах по эволюции хордовых собрал данные в пользу возможности частичной обратимости развития органов, т. е. возврата к уже осуществленному состоянию. Однако в отличие от Соболева Сушкин признавал очень ограниченную возможность повторения апстрактных признаков и опирался при этом на биогенетический закон и понятие гетерохронии, а не на специальный закон обратимости эволюции, действующий, по Соболеву, на третьей фазе биогенеза (катабазис).

Четвертый из выделенных законов — закон прерывистости, согласно Соболеву, должен подчеркивать первичность перерывов в переходах от предков к потомкам. «Границы стратиграфических подразделений всегда хорошо обозначены более или менее резкой смелой фаун. Исчезновение одних фаун и появление новых не происходит с медленной постепенностью, а всегда наступает более или менее быстро, как бы внезапно» (1927а. С. 31). Отсутствие переходных форм Соболев традиционно объяснял скачкообразным характером самих изменений и не сомневался, «что при образовании филогенетически новых форм быстрые их превращения и более или менее крупные скачания играли выдающуюся роль» (Там же. С. 32). Вместе с тем Соболев отмечал, что палеонтология не может дать веских доказательств того, что отсутствие переходных форм является следствием только скачкообразного характера эволюции. Несмотря на это признание, он продолжал настаивать на том, что

главные шаги эволюции совершаются скачкообразно под действием закона прерывистости, функционирующего на заключительной фазе биогенеза (метабазисе).

Созная, что отсутствие переходных форм не доказывает внезапных преобразований, Соболев обратился к многочисленным примерам уродств и аномалий, накопленным в биологии еще со времен Ширенгера, П. Мопертюи, Дюшена. Не забыл он и многочисленных сторонников сальтационизма среди биологов XIX в. Но основное внимание было уделено данным современной тератологии.

Соболев привел разнообразные случаи аномалий и уродств, вызванных гетеротаксией, гетеротопией, гетерохронией и т. д. Широко распространенными аномалиями являются карликовость и гигантизм. Громадное число аномалий обусловлено задержкой эмбрионального развития, примером чего, по Соболеву, являются «заячья губа», «волчья пасть», незаращение жаберных щелей, а также различные случаи атавизмов. Соболев привел классический набор примеров атавизма у человека (развитие дополнительных пар млечных желез, хвоста, волосяного покрова на всем теле, ихтиоз, двурасщепленный язык, двойная грудина, конические зубы, замена млечных желез простыми протоками и т. д.), у лошадей (рога, трехпалость). К этим хорошо известным данным Соболев добавляет также факты о различных аномалиях развития у аммонитов, собранные Йекемом, Неймайром и др.

Соболев хорошо осознал, что эволюционное значение могли иметь только аномалии, имеющие адаптивное значение и закрепленные наследственно. Вместе с тем он был убежден, что для каждого случая врожденного уродства можно подобрать примеры соответствующего случая видообразования. Так, смещение органов (гетеротаксия) могло сыграть роль в эволюции моллюсков, у которых асимметричность большинства форм (брюхоногих), возможно, связана со спиральным закручиванием органов первичных форм, отличавшимся двусторонней симметрией. Для иллюстрации эволюционной значимости гетеротаксии Соболев приводил происхождение бульдоговидной породы быков, у которых морда загнута вверх благодаря увеличению нижней челюсти при укорачивании верхней челюсти и носовых костей. Примерами гетеротопии в видообразовании для него были рыбы, обладающие зубами не только на челюстях, но и на других костях, окружающих ротовую полость. В качестве примера проявления полидактилии как фактора эволюции Соболев описывал существование в тине иглокожих родов с 9, 10, 11 и 13 лучами симметрии, тогда как большинство морских звезд в соответствии с их типом симметрии имеют пять лучей. Азиатская четырехрогая антилопа (*Tetracerdas quatricornus*) могла возникнуть в результате удвоения пары рогов, что в качестве аномалии нередко встречается у коров, овец, коз. Появляющийся у многих кур пятый палец сделался постоянным признаком у тех

пород, где первый палец раздвоен, а нога нятипалая. Как свидетельство эволюционного значения слияния органов Соболев рассматривал образование непарного сложного глаза у дафнии и непарного органа обоняния круглоротых. И наконец, он не забыл и все случаи из селекционной практики, когда переразвитие или недоразвитие какого-либо органа вело к образованию новых пород (мошанские и анкопские овцы, ангорские кошки и т. д.).

Как видно из приведенных примеров, в целом Соболеву не удалось найти каких-то новых доказательств того, что именно крупные внезапные изменения лежат в основе видообразования.

5. 5. 3. Диастрофы и анастрофы

Соболев выделял четыре эпохи коренных преобразований фауны на границах протерозоя и палеозоя, девона и карбона, перми и триаса, мезозоя и кайнозоя, когда вымирали ранее доминирующие группы организмов, а их места занимали новые, которые оказывались более конкурентоспособными в изменившихся условиях. По мнению Соболева, изменения очертаний суши и климата, естественный отбор и борьба за существование не могли быть причинами этих грандиозных преобразований всего органического мира (анастроф), а были лишь факторами вымирания отдельных групп. Естественный отбор был для него лишь могильщиком, очищающим арену жизни (1924. С. 195). Новые группы животных не вытесняли своих предшественников, а занимали уже освободившиеся места. Процессы специализации, по мнению Соболева, также не могли играть сколь-нибудь заметную роль в процессах вымирания, так как благодаря закону обратимости любая группа могла выйти из тупика специализации и встать на путь новых прогрессивных изменений.

Главную причину анастроф Соболев усматривал в диастрофах, т. е. в периодических усилениях процессов горообразования и вулканизма. Хронологические совпадения давали возможность предполагать причинную связь между диастрофами и анастрофами. В общих чертах эта связь вполне тривиальна, так как диастрофы обуславливали коренную пертурбацию среды обитания, которая влияла на органический мир, «все части которого находятся между собой и с окружающей средой в состоянии подвижного равновесия» (1927б. С. 877). Нетривиальными были попытки Соболева подчеркнуть целостный характер преобразования биологических сообществ и среды их обитания, а также его вывод, что «существенное преобразование всей жизненной обстановки неминуемо влечет за собой более или менее коренную перекачку населения» (1924. С. 196).

Подробный анализ различных гипотез о причинах массовых вымираний организмов убедил Соболева, что наиболее приемлемым является предположение А. П. Павлова (1924) о газовой инто-

ксикации животных в эпохи усиливающегося подводного вулканизма. Однако он не принял утверждение Павлова о том, что возрастающая в эпохи диастроф концентрация хлористого водорода становилась губительной для большинства обитателей Земли. В гипотезе Павлова, по мнению Соболева, оставались необъяснимыми как одновременность вымирания морских и наземных животных, так и факт несовпадения во времени преобразований флоры и фауны. Если вымирания животных совпадали с началом диастроф, то растения, напротив, как бы получали в этот период стимул к бурному формообразованию. Решение, согласно Соболеву, следовало искать не в повышении концентрации отравляющих веществ в атмосфере и гидросфере, а в переменах газового питания организмов, связанного с изменениями концентраций углекислого газа и кислорода.

Развивая гипотезу Павлова, Соболев причину вымирания животных усматривал в «газовом голоде», т. е. нехватке кислорода в результате обильного выделения углекислого газа при вулканизме (1927б, 1928). Сценарий целостного преобразования флоры и фауны разворачивался, по Соболеву, следующим образом. Происходящие во время диастроф изменения газового состава атмосферы и связанный с этим «газовый голод» делали животных чрезвычайно чувствительными к другим преобразованиям физико-географических условий. Наступал период массового вымирания животных, который продолжался до тех пор, пока растительность не начинала использовать благоприятную для фотосинтеза обстановку, вызванную повышением содержания углекислого газа и потеплением климата. Бурный рост растительности в свою очередь обуславливал повышение содержания кислорода в атмосфере и, следовательно, восстановление благоприятных для выживших животных условий существования. Вслед за этим наступало бурное образование новых групп животных, «так как автотрофное живое вещество в избытке доставляло им не только кислород, но и нужные органические соединения. Это могло способствовать анастрофическому развитию животного мира после каждого кризиса» (1928. С. 72). В то же время расцвет фауны усиливал процессы химического выветривания. Выщелачиваемые карбонаты кальция и магния сносились в водоемы и шли там на образование скелетов. В конечном счете все это вело к снижению содержания углекислого газа в атмосфере, снижению температуры, к ухудшению условий для фотосинтеза и к кризису флоры.

Нетрудно заметить, что оригинальная гипотеза Соболева по существу предвосхищала многие современные идеи о том, что роль организмов в регуляции газового состава атмосферы практически обуславливает и активное воздействие живого вещества на собственную эволюцию и биосферу в целом. Однако она также осталась незамеченной и дальнейшая разработка этих идей связана с именами В. И. Вернадского, Л. Беркнера, М. И. Будыко, Л. Маршалла, Дж. Лавелока и др. (см. подробнее: Колчинский, 1990).

5. 5. 4. Биогенетические и космические циклы

Выделяя в истории всего органического мира и отдельных филогенетических стволов четырехфазные циклы, Соболев каждый цикл начинал с фазы стабилизации (стазибазис). За нею, согласно Соболеву, следовали фазы «постепенного развития» (анабазис), «обратного развития» (катабазис) и, наконец, «скачкообразного появления новых органических форм» (метабазис). Во время первой фазы морфологические признаки видов стабилизируются и находятся в состоянии подвижного равновесия. В течение второй фазы происходит реализация потенций, заложенных в период селекционного возникновения новых органических форм. В фазе обратного развития происходят ретроградация и дезинтеграция организмов. Четвертая же фаза представляет собой образование новых типов организации путем селекционного изменения исходных форм. Совокупность и определенная последовательность фаз биогенеза составляют биогенетический цикл. «История органического мира складывается из малых и больших биогенетических циклов, и каждый полный и законченный цикл состоит из двух полуциклов эволюции, включающей фазу роста и фазу установления, и полуцикла революции, проходящей через фазу обратного развития (молодения) и фазу превращения, или переворота, знаменующего начало возрождения» (1924. С. 173). Для каждой из этих фаз характерны не только определенные законы биогенеза, но и определенная скорость эволюции — умеренная на «эволюционных» полуциклах и бурная в «революционных».

Совпадение начала каждого цикла с эпохами интенсивных ортогенетических процессов (каледонского, герцинского, киммерийского и альпийского) объясняется Соболевым господством ритмики во всех процессах природы. Такое совпадение, по его мнению, подтверждает гипотезу о детерминации процессов органической и неорганической природы какими-то законами космического масштаба, вызывающими смену законов биогенеза при переходе от одной фазы к другой (1915, 1924, 1926).

Однако при такой постановке вопроса оставалось непонятным расхождение в периодах коренных преобразований царства животных и царства растений. Ведь у последних были совершенно другие границы биогенетических циклов: протофитный — кембрий. силур; палеофитный — девон, карбон, нижняя пермь; мезофитный — верхняя пермь, триас, юра, нижний мел; ксерофитный — верхний мел, третичный и четвертичные периоды (Соболев, 1915, 1926). В итоге он вынужден был признать, что филогенез растений подчиняется законам ритмики, отличным от законов, детерминирующих коренные изменения в царстве животных. Все это не способствовало стройности его концепции, а ссылки на весьма гипотетические ритмы общеселенского масштаба не делали ее более убедительной.

Соболев признавал, что повышение уровня организации было основной тенденцией в развитии органического мира. «Как правило, новый цикл достигает большей эволюционной высоты по сравнению с предыдущим... эволюционные волны поднимаются все выше, и общая объемлющая биогенетических циклов, проходящая по их вершинам, представляет собой восходящую кривую, которая изображает прогрессивную эволюцию органического мира, общую филэволюцию или анабазис» (1924. С. 175). Стремясь объяснить этот факт, он признает «существование присущего организмам внутреннего закона развития, по которому происходят изменения во времени» (Там же). Таким образом, неожиданно ведущая роль в эволюции отводилась автогенетическим факторам. Странно звучало и отрицание творческой роли естественного отбора, так как оставалось непонятным, почему в периоды кризисов вымирают, как правило, узкоспециализированные виды. По существу такое отрицание строилось на неверном понимании борьбы за существование и естественного отбора как процессов прямой борьбы и элиминации.

Циклический неокатастрофизм Соболева базировался на представлении о коренных преобразованиях органического мира как целостной системы, находящейся в неразрывном единстве с абиотической средой. Тем самым он был довольно близок к представлениям об эволюции как процессе, детерминированном сложной констелляцией абиотических и биотических взаимодействий, хотя среди чередующихся законов биогенеза и не нашлось места для естественного отбора (табл. 2).

Таблица 2

Основные положения исторической биогенетики
(по: Д. Н. Соболев, с небольшими изменениями)

Закон биогенеза	Фаза биогенеза	Цикл биогенеза
Наследственность	Стазибазис	Эволюционный
Органический рост	Анабазис	
Обратимость	Катабазис	Революционный
Прерывистость	Метабазис	

Основу исторической биогенетики составляют представления циклического неокатастрофизма о периодических фронтальных сменах одних законов эволюции другими. Причины подобных замечаний усматривались в гипотетических общеземельских ритмах.

Представления Соболева могут рассматриваться как попытка исторически подойти к самым законам органической эволюции. Но нужно учитывать, что фактически здесь речь идет не о появлении качественно новых факторов (законов) или об исчезновении старо-

го фактора в ходе эволюции, а лишь о периодической смене одних неизменных законов эволюции другими. К тому же законами эволюции признавались отдельные результаты органической эволюции и даже просто ее феномены (обратимость эволюции, направленность, прогресс, крупные мутации и т. д.). В целом эта гипотеза представляет исторический интерес. Вместе с тем следует подчеркнуть, что попытки энергетически трактовать процессы прогрессивного развития, сбор доказательств в пользу скачкообразного видообразования и обратимости эволюции, к сожалению, не получили объективной оценки в литературе. Новаторскими были и идеи о целостном характере развития органического мира и окружающей среды.

При оценке работ Соболева необходимо учитывать тот факт, что его идеи о периодических заменах законов эволюции и о существовании многофазных циклов в истории жизни оказали влияние на многих палеонтологов. Фактически историческая биогенетика подводила итог развитию эктогенетического и автогенетического неокатастрофизма в период кризиса эволюционной теории. И если часть биологов выход из этого кризиса видела в синтезе популяционной генетики с учением об естественном отборе, что в конечном счете и привело к созданию современного дарвинизма или синтетической теории эволюции, то Соболев заложил основу другого синтеза в эволюционной биологии. Историческая биогенетика стала базисом для ряда более поздних концепций циклического катастрофизма, особенно тех, которые строились путем синтеза автогенетических и эктогенетических факторов. На новый уровень этот синтез был выведен только через несколько десятков лет в трудах выдающегося немецкого палеонтолога О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1950, 1954, 1963).

Но эти труды в 40—60-х гг. находили больше оппонентов, чем сторонников. Сейчас, когда публикации, посвященные возможности внезапного формообразования и глобальным перестройкам под влиянием неких общепланетарных факторов космического (взрыв астероидов, столкновение с кометой, вспышки сверхновых звезд) или земного происхождения (вулканизм, орогенез, трансгрессии), исчисляются тысячами, уместно вспомнить имя Д. Н. Соболева. Несмотря на все ошибки в фактической аргументации и наивность теоретических построений, он одним из первых осознал необходимость включить идеи Ж. Кювье в эволюционную теорию, затронув тем самым вопросы макроэволюции, остро дискутируемые в наши дни.

Дальнейшие исследования констелляции научных и социально-психологических факторов появления столь необычного феномена в отечественной биологии начала XX в., как историческая биогенетика, будут способствовать пониманию многообразных попыток синтеза биологических знаний, предпринимавшихся в 20—30-х гг. в поисках выхода из кризиса эволюционной теории. Будет

заполнено еще одно «белое пятно» в истории нашей биологии, ибо такие пятна возникали не только в результате репрессий со стороны власти придержащих, но и из-за отторжения научным сообществом тех или иных концепций, рациональные моменты которых еще не были ясны современникам, а их авторы воспринимались как еретики в науке. И лишь десятилетия спустя вновь подтверждались слова И.-В. Гете о том, что «чистая душа в своем исканье смутном сознанием истины полна» (Гете, 1958. С. 49).

Часть III

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ И НЕОКАТАСТРОФИЗМ

ГЛАВА 6

СТЭ и мнимая дилемма сальтационизма и селекционизма

6. 1. Еще раз к вопросу о формировании СТЭ

Еще восемь десятилетий после публикации книги Ч. Дарвина «Происхождение видов» в различных странах продолжалось сопротивление теории естественного отбора. При этом в каждой из них имелись свои особенности усвоения дарвинизма, которые, зачастую препятствуя или способствуя, воздействовали на развитие естествознания в рамках соответствующих национальных научных традиций (Hundert., 1960; Bowler, 1983; Развитие., 1983; The Darwinian., 1985; The Comparative., 1988; Darwinisme et., 1992; Junker, 1995; Darwinismus., 2001). В первые десятилетия после 1859 г. речь шла прежде всего о поиске доказательств эволюции и построении генеалогических древ, а основное внимание уделялось филогенетическим исследованиям. Позднее, примерно до основания СТЭ в середине 30-х гг., на переднем плане стояли дискуссии между представителями различных эволюционных традиций по проблемам каузальности эволюции, например о прямом и косвенном наследовании, о роли мутации, изоляции и отбора в эволюции, о градуалистическом или сальтационистском ходе эволюции.

Многообразные постановки вопросов и различные способы доказательств подготавливали эволюционных исследователей к решению прежде всего этих проблем. Поскольку эволюционные идеи теперь обсуждались в ряде биологических дисциплин и их представители с различным успехом участвовали в этих дебатах, синтез благотворных идей казался почти невозможным и отодвинутым в далекую даль.

Переоткрытие законов Менделя в 1900 г. К. Корренсом (1864—1933), Э. фон Чермаком (1871—1962) и Г. де Фризом (1848—1933) привело в первую очередь к усилению критики концепции естественного отбора, так как менделевские законы базировались на представлениях о резко дискретной наследственности и скорее

наводили на мысль о сальтационистском механизме эволюции. Большинство биологов по разным причинам не могли согласиться с тем, что естественный отбор является причиной адаптационизма.

Вследствие этого в первой трети XX в. экспериментально работавшие генетики и натуралисты (систематики, палеонтологи) при обсуждении эволюционных процессов приходили к совершенно различным и противоположным выводам. Резко противостоящие друг другу исследовательские традиции отличались столь сильно в языках, научных интерпретациях, практике и методологии, что казалось будто компромисс — дело далекого будущего.

Международное научное сообщество дарвинистов стояло в конце 20-х гг. перед решением двух основных проблем. Во-первых, необходимо было найти консенсус между исследовательскими традициями и преодолеть непонимание в собственной дисциплине, а во-вторых, продолжить борьбу против все еще существующих антидарвиновских концепций эволюции (ортогенеза, сальтационизма, ламаркизма, идеалистической морфологии).

Успех мутационной концепции Г. де Фриза нарушил баланс между сторонниками градуализма и сальтационизма в пользу последнего. В первые десятилетия XX в. лишь незначительную часть биологов можно было считать приверженцами дарвинистского взгляда на эволюцию как на аккумулятивный и постепенный процесс. Сторонники различных концепций эволюции, приверженность которым нередко диктовалась спецификой исследуемого объекта и национальными традициями научного сообщества, зачастую говорили на совершенно разных языках, поэтому попытки выработать сколь-нибудь общее мнение, казалось, были заведомо обречены на неудачу.

Однако в период между 1937 и 1950 гг. состоялся синтез эволюционных идей, разрабатываемых генетиками, систематиками и палеонтологами. В этот период происходила дальнейшая дифференциация биологии, в ходе которой возникали такие новые дисциплины, как фенотипика, биология развития, цитогенетика, этология, в результате к синтезу подключалось все большее число отраслей наук.

Своеобразным индикатором этого процесса было празднование «дарвиновских годовщин». Каждый юбилей Дарвина становился поводом для множества конференций и публикаций, на которых подводились итоги развития эволюционной теории и звучали здравицы в честь теории естественного отбора. Особенно представительными были торжества по случаю столетия со дня публикации теории естественного отбора. Юбилей 1959 г. стал годом триумфа дарвинизма и ознаменовался рядом международных конференций в разных странах. Важнейшей из них была конференция в Чикаго, участники которой провозгласили окончательную победу теории естественного отбора в биологии. В ней уча-

ствовали практически все крупнейшие биологи-эволюционисты мира.

Подобное редкое единодушие было подготовлено событиями трех предшествующих десятилетий, важнейшее из которых произошло в 1947 г. Под эгидой Национального исследовательского совета США в штате Нью-Джерси состоялась конференция, в которой участвовали ученые из Англии и США, «представители самых различных отраслей биологии, включая палеонтологов, морфологов, экологов, этологов, систематиков и генетиков разных школ» (Мауг, 1980. Р. 42). Выяснилось, что все они придерживались сходных взглядов на главные проблемы эволюции, а естественный отбор считали ее главным механизмом и единственной движущей силой. Публикация материалов этой конференции под редакцией Дж. Джемсона, Э. Майра и Г. Симпсона «Генетика, палеонтология и эволюция» (*Genetics*., 1949) совпала с девяностолетним юбилеем «Происхождения видов» и означала завершение строительства современного дарвинизма, получившего название синтетической теории эволюции (СТЭ) или «современного синтеза». Казалось, что прежние непреодолимые противоречия между специалистами по микро- и макроэволюции, полевыми исследователями и экспериментаторами ушли в прошлое. Уровень согласия оказался намного большим, чем в дарвиновские годы. Все были убеждены, что за 15—20 лет удался синтез основных эволюционно-биологических идей.

Большинство ученых из разных отраслей биологии к этому времени признали, что предположение о ведущей аккумулирующей роли отбора в поступательной эволюции было правильным. К уже известным генетическим механизмам и доказательствам натуралистов была добавлена популяционная концепция, объясняющая биологическое разнообразие и происхождение высших таксонов в результате возникновения видов как репродуктивно изолированных групп. Английский зоолог Джулиан Хаксли окончательно охарактеризовал в 1942 г. этот консенсус как «новый синтез» или «современный эволюционный синтез» в своей книге «*Evolution. The Modern Synthesis*». С нее стало принято современный дарвинизм именовать синтетической теорией эволюции. Учитывая, что это понятие употребляется в биологической литературе очень различно, следует дать краткое определение, на котором мы будем базироваться в последующем изложении. Под «современным синтезом» далее понимается селекционистская эволюционная концепция, созданная в 30—40-х гг. в которой все эволюционные процессы, от образования видов и их дальнейшей дивергенции, т. е. процессы микро- и макроэволюции, объяснялись единым механизмом.

Последние исследования показали, что происхождение самого термина «синтетическая теория эволюции» требует существенного уточнения, так как аналогичный термин для характеристики современных воззрений на факторы и закономерности эволюции деся-

тью годами раньше Дж. Хаксли предлагал Н. И. Бухарин. В 1932 г. Бухарин, выступая с большим докладом на торжественном заседании, посвященном 50-летию со дня смерти Ч. Дарвина, называя дарвинизм „синтетической теорией эволюции“ (курсив Бухарина), где закономерности изменчивости и наследственности соподчинены основной закономерности естественного отбора» (Бухарин. 1932. С. 47). Вместе с Бухариным доклад делал Н. И. Вавилов, один из авторов «Новой систематики», опубликованной в 1940 г., под редакцией Хаксли. Существенно также, что Хаксли в 1931 г. по приглашению Академии наук приезжал в СССР (Галл, Конашев, 1999). Эта поездка была организована и курировалась Бухариным, с которым Хаксли несколько раз тогда встречался. В связи с этим вполне вероятно, что Бухарин прямо или косвенно причастен к названию современного дарвинизма (Колчинский, 1999б. С. 193). Трагическая судьба Бухарина отразилась и на его книгах: все они были уничтожены в библиотеках и лишь чудом сохранились у некоторых смельчаков. Поэтому его приоритет в термине «синтетическая теория эволюции» и возможное заимствование со стороны Хаксли, до того, как я указал на это в 1990 г., не был известен ни в СССР, ни за рубежом. Сейчас его статья, наконец-то, издана за рубежом (Buchagin, 2001), и есть надежда, что это поможет восстановлению исторической справедливости. Бухарина по крайней мере следует считать соавтором этого термина.

100-летний юбилей и последующие 10—15 лет казались временем безраздельного доминирования СТЭ, особенно после того как в СССР был официально осужден лысенкоизм и дарвинизм вновь вернулся на свою «вторую родину». Но уже в следующий юбилей 1984 г. (125-летний) тональность многих выступлений изменилась. Все чаще встречались утверждения, что новейшие открытия в молекулярной биологии, цитологии, кариосистематике, палеонтологии не вписываются в рамки СТЭ. Особенно активными были палеонтологи С. Гоулд и Н. Элдридж, которые пытались доказать, что их концепция «прерывистого равновесия» существенно меняет взгляд на эволюцию и требует новый синтез.

В 1999 г. 140-летие со дня публикации «Происхождения видов» совпадало с пятидесятилетием со дня признания «современного синтеза» в эволюционной биологии. Нападки на СТЭ стали достоянием прошлого, как и исчезло подчеркнуто экзальтированное, восторженное отношение к ней. Забыты и прежние, «новейшие» недарвиновские концепции эволюции. Их авторы, став полноправными членами научного сообщества, не вспоминают о кавалерийских атаках молодости на учителей. К тому же многие из них убедились, что развязанная ими полемика, скорее, способствовала оживлению креационистских умонастроений у публики и маргиналов биологического сообщества, чем прогрессу знаний в области эволюционной биологии. Полемичность осталась свойственной лишь некоторым современным российским публикациям,

так как для многих здесь отношение к дарвинизму по-прежнему определяется каким-то религиозно-идеологическим чувством. За рубежом же дискуссии по проблемам эволюции, как только к ним потеряли интерес средства массовой информации, приобрели вновь научную респектабельность, исчезли со страниц популярных периодических изданий и ведутся на языке, понятном и интересном лишь для узкого круга специалистов. Юбилей прошел практически незаметно, поскольку сами дискуссии вокруг СТЭ, потеряв теоретико-биологическую актуальность, все более и более перемещаются в область истории науки. И здесь еще далеко до полного согласия.

Прежде всего остается неясным, почему, несмотря на различия научных традиций и социально-политических условий, в Германии, России, Англии и США шло одновременно формирование сходной системы эволюционных представлений, названной СТЭ. Можно сказать, что СТЭ развивалась одинаково и при фашизме, и при коммунизме, и при либерализме. Из этого следует, что проблема о соотношении когнитивных и социальных факторов в развитии даже столь сильно идеологизированной науки как эволюционная теория еще далека от решения.

Кроме того, чем дальше мы уходим от десятилетий создания современного синтеза, тем больше разногласий среди историков науки о сущности этой концепции и как следствие этого — различные взгляды о вкладе ученых тех или иных стран в ее создание.

Мы не имеем возможности здесь рассматривать в деталях пути создания СТЭ, вклада представителей отдельных стран и наук в ее формирование. Эти вопросы с большей или меньшей полнотой проанализированы в множестве статей и книг, среди которых наиболее значимыми, на наш взгляд, являются «Эволюционный синтез: Перспективы унификации биологии» (The Evolutionary..., 1980) и «Развитие эволюционной теории в СССР» (Развитие..., 1983). По этому остановимся только на том, что создание этой теории было плодом коллективных усилий биологов разных специальностей, чьи взгляды на ряд принципиальных положений, так называемых постулатов СТЭ, весьма сильно различались.

Напомним, что компромисса между сильно дивергировавшими исследовательскими традициями в середине 30-х гг. требовали натуралисты, что позволило бы им отложить в сторону ламаркистские и сальтационистские представления о эволюции, а экспериментально работающим биологам — типологическое мышление. Будущий подход направлялся к признанию многообразия форм эволюции и анализу значения естественного отбора, которому генетика приписывала ключевую роль в преобразовании органического мира. Поэтому неудивительно, что генетики первыми приняли конкретные шаги в этом направлении и стали пропагандировать синтез эволюционных идей, выдвинутых в разных отраслях биологии.

Первым по общему признанию был Ф. Г. Добржанский, который в 1937 г. опубликовал в издательстве Колумбийского университета книгу «Генетика и происхождение видов». Уже спустя два года она была издана Виттой Лерхе на немецком языке в Берлине (Dobrzhansky, 1939). В СССР, где Добржанский официально подвергался травле властей, подогреваемых лысенкоистами, был пик Большого сталинского террора и, конечно, никто даже не осмелился пикнуть о переводе книги «невозвращенца», который, по его собственному признанию, преследовал цель возбудить этой книгой в англо-американском языковом пространстве междисциплинарные дискуссии по поводу собственных генетических исследований и перенести их результаты, добытые большей частью на микроэволюционном уровне, в другие отрасли биологии. В СССР эти дискуссии шли со времен статьи С. С. Четверикова (1926), а в Германии с конференции в Тюбингене (1929), явно закончившейся в пользу противников дарвинизма.

В книге Добржанского наряду с общими эволюционно-биологическими размышлениями решающую роль играли разработанные в популяционной генетике представления о генных и хромосомных мутациях и об изменениях их частот как основах межрасовых и межвидовых различий. Другие главы книги были посвящены значению отбора, изоляционных механизмов, гибридизации и полиплоидии для эволюционно-биологических процессов, а также проблеме вида. Английское и немецкое издания книги Добржанского сыграли решающую роль в экспорте идей и традиций российского эволюционизма, а в конечном счете в укоренении современного синтеза в немецком языковом пространстве. Начиная с конца 60-х гг. о вкладе советских биологов в создание синтетической теории эволюции писали М. Адамс, Я. М. Галл, А. Б. Георгиевский, Ф. Добржанский, К. М. Завадский, Э. И. Колчинский, Р. Лётер, Г. Петерс и др. (Завадский, 1973; Завадский и др..., 1983; Развитие..., 1983; Peters, 1985). Из французских изданий следовало бы назвать коллективные монографии под редакцией П. Торты, в которых предпринята попытка сделать дискуссии вокруг дарвинизма более интернациональными (Dictionnaire..., 1996).

Свидетельства современников тех событий в Германии показали, что многие интересующиеся наукой знали о немецком издании книги Добржанского, покупали ее, обсуждали и воспринимали ее идеи. Зоолог М. Гартманн в предисловии к немецкому изданию писал: «Добржанский в книге 1937 г. ...впервые дал такого рода современное обобщающее представление об эволюционном процессе с точки зрения генетика... Возможно, данный немецкий перевод будет способствовать тому, чтобы самые широкие круги биологов узнали о значении генетики для понимания эволюционной проблемы» (1939. S. III—IV). Орнитолог Э. Штресеманн подчеркивал помимо этого, что исследования Добржанского подготавливают не-

медленный конец всем ламаркистским представлениям у «орнитологов-систематиков» «и орнитология отныне стала поддерживать новые эволюционные исследования с наибольшей эффективностью» (Stresemann, 1951. S. 281). И действительно, среди 6 общепризнанных создателей СТЭ оказалось два орнитолога: Б. Ренш и Э. Майр.

Эхо оригинального и переводного изданий книги Добржанского было в Германии позитивным. Рецензенты независимо друг от друга признавали историческое значение этого сочинения. Генетик Г. Бауэр подчеркнул: «Книга, пленяющая языком и приведенными доказательствами, ...представляет очень удачную попытку объяснить эволюцию с точки зрения бурно развивающейся генетики» (Baue, 1938. S. 367—368). Два года спустя он добавляет к рецензии по случаю немецкого издания: «Книга выходит за рамки узкого круга специалистов и попала в руки каждого современно думающего биолога, она особенно обязательна для приверженцев ламаркистского способа мышления для проверки их специальных убеждений» (Baue, 1940. S. 208). Несмотря на все похвалы, Бауэр, однако, считает недостатком, что тематические рамки книги большей частью движутся только на уровне микроэволюции, в то время как вопросы о причинах макроэволюции, к сожалению, не рассматриваются и обсуждаются случайно.

Тем самым в контексте с книгой В. Циммерманна «Наследование приобретенных признаков» (Zimmermann, 1938) немецким естествоиспытателям был представлен фундамент, на котором можно было строиться. Это хорошо осознавал Г. Хеберер, который в 1939 г. отметил: «Книга Циммерманна убедительно нам показала, как далеко сегодня продвинулась естественная филогенетика. В единстве с книгой Добржанского дается полный контур филогенетики вообще» (Heberer, 1939. S. 43).

Мы специально столь подробно остановились на реакции немецкого биологического сообщества, так как здесь до выхода книги Добржанского явно доминировали неокатастрофистские и сальтационистские концепции. В СССР же, на «второй родине» дарвинизма, во время дарвиновского юбилея в 1932 г. центральная газета ВКП (б) провозгласила: «Рабочий класс, вооруженный марксистско-ленинской теорией, берет все подлинно научное в дарвинизме для борьбы за построение социализма» (см. подробнее: Колчинский, 1999б), насколько мне известно, не только не было рецензий, но никто тогда даже не упомянул книгу, столь поразившую научное сообщество Запада.

Если активный нацист, член СА, СС и НСРПГ Г. Хеберер мог открыто приветствовать книгу из США, то старорежимному профессору И. И. Шмальгаузену такой привилегии не представили. В вышедшей в 1939 г. его книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» нет даже ссылок на нее, хотя из контекста видно, что она автору не только известна, но и учтена. Открыто об этом

Шмальгаузен смог заявить только в книге «Факторы эволюции», опубликованной, когда США еще считались нашим союзником.

В США инициативе Добржанского пять лет спустя последовал американско-немецкий систематик Эрнст Майр книгой «Систематика и происхождение видов», в Англии — Дж. Хаксли книгой «Эволюция. Современный синтез», далее через два года американский палеонтолог Дж. Г. Симпсон предложил сочинение «Темпы и формы эволюции», а в 1950 г. появилась книга Дж. Л. Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений». Этим авторов сегодня называют «архитекторами» современного синтеза (Maуr, 1995; Ruse, 1996; Smocovitis, 1996). Их стремление связать междисциплинарно различные отрасли биологии, используя в основном новые результаты генетики и доказывая ведущую роль отбора в эволюции, становилось ясным в выборе названий книг Добржанского и Майра, прямо напомиавших о книге Дарвина «Происхождение видов».

Международное восприятие совокупности идей «современного синтеза» шло столь противоречиво, что приводило к ряду ошибочных интерпретаций, непониманию и односторонним суждениям. Прежде всего явно недооцениваются события в Германии и СССР, способствовавшие этому синтезу, по сравнению с событиями в англо-американском языковом пространстве. И если в СССР уже в 1983 г. были даны детальное описание и исследование событий, предпосылки и данных, которые позволили основать и оформить «современный синтез» (Развитие..., 1983), то в Германии только в декабре 1996 г. было организовано рабочее совещание по вопросу «Был ли современный синтез в Германии?». Его результатом стал сборник «Возникновение синтетической теории эволюции. К истории эволюционной биологии в Германии» (Die Entstehung..., 1999). В 1997 г. в Геттингенском университете состоялся другой международный симпозиум «Эволюция от Дарвина до наших дней», на котором было продолжено обсуждение поднятых в 1996 г. вопросов и затронут ряд новых (Evolution..., 1999). К ним вновь вернулись в 1999 г. на конференции в Регенсбурге «Дарвинизм и (или) идеология» (Darwinism..., 2001) и международных симпозиумах «Эволюционная теория: между коммунизмом, фашизмом и либерализмом» в 1998 г. «Русско-немецкие связи в биологии и медицине» 1999—2002 гг. в Петербурге (Русско..., 2000, 2001, 2002).

Столь интенсивное обсуждение этой проблемы в последние пять лет объясняется рядом обстоятельств. Во-первых, после работ К. М. Завадского (1973) и коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР» (1983) вклад советских биологов в СТЭ, казалось, не подвергался сомнению ни в СССР, ни в ГДР (Peters., 1985). В ФРГ же значение этой темы частично не осознавалось и соответственно другие вопросы были на переднем плане у немецких эволюционных биологов. Но оказалось, что существующая немецко-язычная и советско-русская эволюционно-биологическая литература по этой теме почти полностью игнорируется или

не воспринимается, поскольку международный обмен знаниями по эволюционной биологии мог развиваться только частично. В последних работах современный синтез стал обсуждаться исключительно в свете англо-американского языкового пространства.

Это тем более странно, что и в трудах самих архитекторов «современного синтеза» и в фундаментальных исторических работах не раз подчеркивалось, что «эволюционная теория нашего времени — это коллективный продукт усилий разных специальностей и разных стран. Здесь мы имеем дело как бы с „коллективным разумом“, с коллективным творчеством. Причем этот коллектив никогда не был как-то организационно оформлен, а представляет собой „невидимый“ колледж, объединяющий несколько десятков крупнейших биологов разных стран, которые одновременно и в какой-то мере параллельно пришли к сходным взглядам на эволюционный процесс» (Развитие..., 1983. С. 3). При этом признавалось, что подобный способ создания СТЭ выдвигает свои трудности при изучении ее истории.

Сам Добржанский описывал образование СТЭ следующим образом: «С 30-х гг. нашего века довольно большая группа биологов начала проверять математические дедукции (созданные в 1926 г. С. С. Четвериковым в СССР, в 1930 г. Дж. Холдейном и Р. Фишером в Англии, С. Райтом в США) с помощью наблюдений в природе и экспериментов... В эту группу входили такие зоологи, как Э. Майр, Б. Ренш, Дж. Хаксли и Ж. Тесье; ботаники Дж. Стеббинс и В. Грант; палеонтологи, анатомы и эмбриологи Дж. Симпсон и И. И. Шмальгаузен; генетики К. Дарлингтон, М. Уайт, Е. Форд и некоторые биохимики. В результате возникла современная биологическая, или синтетическая, теория эволюции» (Dobrzhansky, Voesiger, 1968. P. 61). Ранее, говоря о формировании СТЭ, Дж. Симпсон (Simpson, 1949) пришел к выводу, что в ее создании участвовали ученые пяти стран (Англии, Германии, Италии, СССР и США). Помимо ученых, названных Добржанским и Безигером, Симпсон к создателям СТЭ причисляет также А. Бузатти-Траверсо, Л. Дайса, Н. П. Дубинина, Г. Мёллера и Н. В. Тимофеева-Ресовского.

Эта проблема стала предметом специального обсуждения на конференциях, организованных Э. Майром и В. Провайном 23—25 мая и 11—12 октября 1974 г. под эгидой Американской академии искусств и наук. На конференциях выступали как участники этого синтеза (Э. Безигер, Г. Карсон, К. Дарлингтон, Ф. Добржанский, Е. Форд, И. Лернер, Дж. Стеббинс, Э. Олсон и др.), так и их ученики (например, Р. Левонтин, С. Гоулд), а также историки эволюционной биологии (М. Адамс, Г. Аллен, Д. Тодес и др.). Часть приглашенных не смогли участвовать в заседаниях и прислали свои сообщения и воспоминания в письменной форме (например, Б. Ренш и Дж. Симпсон). Итогом всей этой многогранной работы стала вышедшая в 1980 г. всеохватывающая эту тематику книга под редак-

цией Э. Майра и В. Провайна «Эволюционный синтез: перспективы унификации биологии» (The Evolutionary..., 1980), которая до 1982 г. вышла еще в двух изданиях, а в 1998 г. с новым предисловием редакторов. Ни у одного из участников этого фундаментального труда не возникало сомнения в международной подготовке «современного синтеза», что нашло свое отражение и в структуре книги, где наряду с главами, посвященными выживанию и оформлению синтеза в отдельных отраслях знания (генетике, цитологии, эмбриологии, систематике, ботанике, морфологии и палеонтологии), включены обширные разделы об особенностях синтеза в различных странах: Советском Союзе (Там же. Р. 229—278), Германии (Там же. Р. 279—308), Франции (Там же. Р. 308—328), Англии (Там же. Р. 329—353), США (Там же. Р. 354—386). Причем во многих статьях, и прежде всего самого Ф. Добржанского, международный характер синтеза не только описывается, но и постулируется.

В опубликованной через три года коллективной монографии «Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы)» также участвовали биологи, способствовавшие созданию или развитию «современного синтеза» (Г. Ф. Гаузе, К. М. Завадский, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин, Ю. И. Полянский), и историки науки. В целом соглашаясь с выводами западных коллег, они внесли еще ряд уточнений (Развитие..., 1983. С. 33). Во-первых, неверно, что существовал единственный путь к синтезу генетики с дарвинизмом, лежащий через работу Четверикова о математической генетике популяций и ее проверку. Таких путей в 20—30-е гг. XX столетия было значительно больше. Во-вторых, к списку отраслей биологии, использованных в создании СТЭ, следует отнести биогеографию, феногенетику, микросистематику, экологию с биоценологией. В-третьих, должен быть существенно расширен список создателей этого синтеза, в котором не оказалось некоторых ученых из Германии и СССР. А между тем, как справедливо писал Маркс Адамс (Adams, 1980. Р. 222): «В период 1928—1940 гг. эволюционный синтез осуществлялся в Советском Союзе более интенсивно и более всеохватывающе, чем в какой-либо другой стране». В СССР идея синтеза знаний о факторах и закономерностях эволюции буквально витала в воздухе. В-четвертых, кроме уже названных стран, в новом синтезе участвовали также биологи Японии (К. Сакаи) и Швеции (Г. Турессон).

В 1986 г. Дж. Битти (Beatty, 1986) вновь подчеркнул, что нельзя сводить формирование СТЭ к объединению менделевской генетики с дарвинизмом, а ее ядром считать только популяционную генетику. На самом деле в синтез было вовлечено большее количество теорий. Это обстоятельство он и попытался продемонстрировать на примере анализа различных компонентов теории Добржанского.

Тем не менее содержание СТЭ в ряде исторических работ по-прежнему пытаются свести к объединению популяционной генетики с идеей естественного отбора в книге Добржанского. Об этом писал не так давно М. Адамс (Adams, 1994), который ранее много сде-

лал для пропаганды вклада советских генетиков С. С. Четверикова, А. С. Серебровского, Н. П. Дубинина, И. И. Шмальгаузена и др. в СТЭ. Стремление представить современный синтез как результат усилий ученых из англо-американского языкового пространства характерно для публикаций В. Смоковича (Smocovitis, 1996). Особенно часто забывается вклад ученых Германии и СССР в создание СТЭ.

К важным работам, положившим начало формированию современного дарвинизма, следует отнести не только книгу Добржанского (Dobrzhansky, 1937), но и серию широких обобщающих трудов Шмальгаузена: «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939), «Факторы эволюции» (1946); книги Циммермана «Наследование приобретенных признаков» (Zimmermann, 1938); Дарлингтона «Эволюция генетических систем» (Darlington, 1939); Хаксли «Эволюция: Современный синтез» (Huxley, 1942); Майра «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942); Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940); С. А. Северцова «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941); Симпсона «Темпы и формы эволюции» (Simpson, 1944); «Эволюция организмов» под редакцией Хеберера (Die Evolution..., 1943); Парамонова «Курс дарвинизма» (1945); Ренша «Новые проблемы эволюционного учения» (Rensch, 1947); ряд работ Н. П. Дубинина, Г. Ф. Гаузе, С. М. Гершензона, Н. В. Тимофеева-Ресовского, выполненных в 1935—1948 гг.

6. 2. Существуют ли постулаты СТЭ?

Трудно представить, что совокупность взглядов столь различных друг от друга и оригинальных ученых можно было свести к набору нескольких постулатов, как это нередко делается в работах по истории СТЭ и особенно в трудах ее критиков. Мы полагаем, что действительной общей основой этой теории был широкий синтез данных различных отраслей биологии о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции, осуществленный на базе учения о естественном отборе как главной причине адаптивных преобразований.

Сам Хаксли в книге «Эволюция: Современный синтез» (Huxley, 1942) указывал на два главных положения новой концепции: постепенность эволюции может быть объяснена в терминах мелких генетических изменений и рекомбинаций и упорядочиванием генетической вариации путем естественного отбора; наблюдаемые эволюционные процессы, особенно макроэволюционные и видообразование, могут быть объяснены уже известными механизмами эволюции. Однако, как будет показано ниже, таких, признаваемых даже в 40-е гг. сторонниками СТЭ, механизмов эволюции было несколько и далеко не все они сводились к мелким изменениям.



Джулиан Сорелл Хаксли

На этом моменте следует остановиться специально, так как, вопреки всему, точка зрения, сформулированная Хаксли в 1942 г., продолжает превалировать в трудах, посвященных истории СТЭ.

Так, почти через сорок лет во вступительной статье к коллективной монографии «Эволюционный синтез», содержащей материалы самой представительной конференции по истории возникновения СТЭ, в которой участвовали и некоторые соавторы этого синтеза, один из ее общепризнанных архитекторов, Майр, буквально в тех же самых словах охарактеризовал главные постулаты СТЭ. Ранее он же утверждал, что «...возражения против теории макрогенеза столь многочисленны, а свидетельства в ее пользу столь блестяще отсутствуют, что мы вступаем в противоречие с научным принципом „экономии мышления“, ...если будем впредь развивать теорию скачкообразной эволюции» (Майр, 1968. С. 352). При этом главным аргументом служили соображения о «невозможности наблюдать вочию значительный скачок, при котором одновременно достигаются репродуктивная изоляция и экологическая совместимость». Другой соавтор СТЭ В. Грант (1980) также уверял, что представления о каких-то особых факторах эволюции — типа скачкообразных мутаций и внезапных изменений имеют лишь горстку приверженцев. Непопулярность такой точки зрения он объяснял тем, что постулируемые механизмы быстрых преобразований якобы представляют собой в принципе непроверяемую гипотезу.

К сожалению, эти заверения апостолов СТЭ были приняты на веру и в прекрасной последней книге Н. Н. Воронцова (1999). Парадоксальность ситуации заключалась в том, что именно в недрах самой зарождающейся новой теории, в том числе и в трудах глав-

ных создателей СТЭ, интенсивно разрабатывались представления о возможных механизмах быстрых форм видообразования. Любопытно, что именно Майр и Грант разработали специальные концепции, описывающие подобные случаи видообразования. Были проанализированы и реальные механизмы резких эволюционных изменений, например полиплоидия, отдаленная гибридизация, симбиогенез, крупные хромосомные мутации и т. д.

Говоря о национальной специфике, нельзя не отметить весомость и других проблем. Так, Ренш был единственным среди западных «архитекторов синтеза», кто не только признавал важность проблемы «развития законов (регулярностей)», но и предложил специальный термин «биономогенез» (*Bionomogenese*), которым обозначал то, что с «появлением новых крупных таксонов нередко появляются и новые эволюционные законы» (Rensch, 1954. S. 347). Он был уверен, что все выделенные им законы эволюции (более ста) «появились последовательно и постепенно» (Там же. S. 116). Ренш, как и создатели СТЭ в СССР А. А. Парамонов и И. И. Шмальгаузен, считал, что одна из основных задач современной эволюционной теории — выяснить, «в каких масштабах законы эволюции сами подвергались эволюции» (Там же. S. 166). Столь пристальное внимание Ренша к проблеме «эволюция эволюции» (Завадский, Колчинский, 1977) служит еще одним подтверждением своеобразия создаваемого в 30—40-е гг. XX столетия эволюционного синтеза в англо-американском, немецком и советско-русском языковых пространствах, что определялось характерными для каждого национального сообщества биологов научными традициями, доминирующими направлениями и методологическими подходами. Очевидно, что вопрос о постулатах СТЭ сложнее, чем он часто представляется.

Уже это вынуждает заключить, что отношения СТЭ и сальтационизма являются отнюдь не простой проблемой и требуют серьезного внимания. Поэтому необходим специальный анализ позиций некоторых главных создателей СТЭ в решении вопроса о возможности резких ускорений процессов видообразования и макроэволюции, а также и обзор аргументов, приведенных сторонниками СТЭ для обоснования такой возможности. Но вначале мы считаем полезным показать, что весьма далекими от полного единодушия были и взгляды создателей СТЭ на основные факторы эволюции, равно как и на вопрос о единстве механизмов микро- и макроэволюции.

6. 3. СТЭ и проблема факторов эволюции

Первоначально в селекционизме принималось, что в состав каузальных основ эволюции входят пять главных факторов: геометрическая прогрессия размножения, наследственность, изменчивость, борьба за существование и естественный отбор. Но десятилетиями шли дискуссии о возможном значении в качестве факторов эволю-

ции наследования приобретенных признаков, прямого приспособления, психогенного формообразования и т. д. Лишь постепенно эволюционная теория очищалась от подобных факторов.

Изучение отдельных факторов эволюции к настоящему времени значительно продвинулось вперед. Большой материал накоплен в области экспериментальных исследований отбора, его генетических и экологических аспектов, связей с другими факторами эволюции. Значителен объем данных по изучению различных компонентов борьбы за существование, изоляции и т. д. Несмотря на детальное изучение отдельных факторов эволюции, безоговорочно принимаются только три главных фактора: мутагенез, изоляция, естественный отбор. Что же касается других факторов, то одними специалистами они принимаются, а другими — нет.

Приведем только два примера: Добржанский (Dobrzhansky, 1960, 1970) главными факторами эволюции называл мутационный процесс, генетический груз, половое размножение, естественный отбор, конкуренцию и другие формы взаимодействий между организмами и их группами внутри популяций и видов между ними, а также условия внешней среды. Иной перечень факторов мы находим у Симпсона (Simpson, 1953): мутагенез, скорость смены поколений и их продолжительность, колебания численности, строение популяций, отбор, изоляция, внешняя среда.

После публикации работы С. С. Четверикова колебания численности популяции («популяционные волны») стали нередко рассматриваться в числе главных и общих факторов эволюции. Однако многие эволюционисты (Э. Майр, Г. Оше, И. И. Шмальгаузен) считают иначе, указывая, что колебание численности популяции — это, скорее, следствие сложного взаимодействия многих факторов, чем исходный процесс причинения. Действительно, флюктуации численности популяций возникают в результате взаимодействия ряда факторов, относительная роль которых может значительно меняться в зависимости от особенностей организации группы. Климатические, физико-химические и биотические факторы, в том числе и внутривидовые противоречия, переплетаясь и интерферируя, воздействуют на элиминацию особей всех возрастных групп, на плодовитость, продолжительность жизни, обуславливая в итоге колебания численности популяций. Оказалось, что популяционные волны — не элементарный фактор, а проявление суммарного эффекта процессов борьбы за существование, разных форм элиминации и естественного отбора (Завадский, Галл, 1973).

Кроме мутагенеза, изоляции, популяционных волн и отбора в качестве пятого главного фактора эволюции В. Людвиг выделил «вселение в экологическую нишу» (Ludwig, 1960). Действительно освобождение экологических ниш или даже целых экологических зон способствует не только ускорению эволюции групп, вселяющихся в такие ниши (зоны), но и изменению направления их эволюции (Parsons, 1982). Поэтому непосредственная причина осво-

бождения экологических зон — вымирание видов, как это ни парадоксально звучит, должна рассматриваться в качестве важного фактора. Однако ни вымирание видов, ни последующее вселение других организмов в освобождающуюся нишу не могут претендовать на роль главного фактора эволюции хотя бы потому, что видообразование может совершаться и в пределах одной и той же экологической ниши.

Дж. Стеббинс считал, что СТЭ оперирует пятью основными факторами эволюции: генные мутации, изменения в числе и структуре хромосом, генетические рекомбинации, отбор и репродуктивная изоляция (Stebbins, 1968). Очевидно, что мутагенез, принимаемый обычно за единый фактор и расчлененный здесь на три отдельных компонента, может при желании быть детализирован и далее. Вряд ли справедливо и выделение в качестве общего фактора эволюции репродуктивной изоляции. У микроорганизмов и растений дивергенция видов нередко не влечет за собой возникновения репродуктивного барьера. Существует немало механизмов, обеспечивающих обмен генетической информацией между различными видами (Хесин, 1984). Оказалось, что близкородственные группы многоклеточных организмов резко различаются по набору мобильных генетических элементов (МГЭ), а в их встречаемости отсутствует какого-либо рода упорядоченность, что свидетельствует об их экзогенном происхождении. Поэтому правильнее, видимо, как это и делают многие авторы, говорить об изоляции в самом обобщенном смысле, подразумевая под этим определенную степень защиты генофонда вида от проникновения экзогенных генетических элементов близкородственных групп.

Было выдвинуто несколько гипотез, где в качестве главных факторов эволюции были названы дупликация генов (Оно, 1973), мутация регуляторных генов, межвидовой отбор, горизонтальный перенос генетической информации при помощи плазмид и фагов и другие факторы, решающая роль которых в детерминации крупных преобразований сейчас оживленно дискутируется, но до окончательного ответа еще далеко.

Как видно, на сегодняшний день только три фактора — мутагенез, отбор и ограничение панмиксии — признаются всеми сторонниками СТЭ как факторы общебиологического значения. Однако с таким положением трудно согласиться. Прежде всего из числа главных факторов общебиологического значения некоторые авторы исключают борьбу за существование. Вместо этого понятия предлагается использовать более определенные и узкие понятия, рассматривая в качестве самостоятельных факторов эволюции конкуренцию, перенаселение, элиминацию, кооперацию, хищничество, паразитизм, аллелопатические взаимодействия и т. д. Но вся совокупность этих сложных и различных по своей природе воздействий и взаимодействий представляет собой единый процесс, ведущий к естественному отбору и обуславливающий определенные

формы его действия, его интенсивность и направленность. Поэтому справедливо предложение Г. Ф. Гаузе, К. М. Завадского, С. А. Северцова, И. И. Шмальгаузена и др. выделять борьбу за существование как важнейшую компоненту детерминации эволюции, так как ее исключение подрывает теорию естественного отбора, лишая «селективный процесс пускового механизма, оставляя без объяснения направление и темп отбора» (Галл, 1976. С. 129—130). Этот вывод был подтвержден в дискуссиях о так называемом междвидовом отборе или отборе видов, предложенном С. Стэнли (Stanley, 1979).

События последних десятилетий показали, сколь неоправданно было и игнорирование роли модификационной изменчивости и фенотипа в эволюции. Действие отбора — это статистический процесс дифференцировки фенотипических различий и в конечном итоге оценки выживаемости и плодовитости каждого фенотипа. В трудах И. И. Шмальгаузена, Е. И. Лукина, Г. Ф. Гаузе, В. С. Кирпичникова приведены веские аргументы в пользу представления об активной роли фенотипа как одного из главных и общих факторов эволюции.

Последние десятилетия существенно изменили наши знания о соотношениях генетической и эпигеномной изменчивости, изучавшейся ранее у прокариот и одноклеточных эукариот. Открытие мобильных инсерционных элементов (ретранспозонов и транспозонов) у прокариот, а затем и у ряда видов эукариот (дрозофилы, кукурузы и др.) показало, что геном клетки в ответ на изменения внешних факторов может активно и быстро перестраивать свою структуру и функции (Хесин, 1984; Голубовский, 1994, 1999, 2000). Возникновение спонтанной изменчивости, рассмотренное в рамках системы «среда—факультативные элементы—облигатные элементы», показало, что уже в изменениях вариаций в числе и топографии факультативных элементов трудно четко разделить изменения на наследственные и ненаследственные. Наличие механизмов авторегуляции числа и активности у многих транспозонов эукариот открывает возможность наследования признаков, модифицированных в ходе онтогенеза. Наращивание ДНК и увеличение доли факультативных элементов в геноме, изменения в составе и топографии облигатных и факультативных элементов оказывают прямое воздействие на генную регуляцию, создавая тем самым предпосылки для крупных изменений в онтогенезе. Таким образом, возникающая на базе определенного генома эпигеномная изменчивость в свою очередь прокладывает путь для его перестройки. И здесь особая роль принадлежит преобразованию цитоплазматической наследственности. Все это подтверждает сделанный ранее вывод о необходимости считать модификационную изменчивость общим фактором эволюции, которому принадлежит особая важная роль в процессах макроэволюции.

Спорным считалось до недавнего времени не только значение, но и само существование преадаптации (Георгиевский, 1974).

Однако этот фактор приобретает первостепенное значение при вселении в новую экологическую зону, во время резких изменений биоценотической обстановки, при эволюции органа в сторону расширения и смены функции и т. д. Особенности предшествующих состояний входят в комплекс факторов, обуславливающих ход последующей эволюции, особенно в периоды нарушения биоценотического равновесия, т. е. в периоды экологических кризисов.

Влияние субстратных факторов на процессы развития жизни особенно отчетливо выявляется при изучении процессов макроэволюции, где масштаб геологического времени позволяет проанализировать ограничения, накладываемые организацией эволюирующих систем на направление их дальнейшего развития. Число функций в любой системе всегда ограничено, а следовательно, и спектр возможных направлений ее преобразований также ограничен. Можно выделить несколько групп субстратных факторов, выступающих как запреты-ограничители будущих преобразований: 1) набор МГЭ; 2) генетические корреляции и особенности молекулярно-генетического аппарата; 3) тип онтогенеза, морфогенетические и эргонические корреляции; 4) морфофизиологическая организация особи (строение, пластичность поведения, продолжительность жизни, скорость смены поколений); 5) генетическая и экологическая структура популяций; 6) место популяции в структуре биогеоценоза; 7) организация консорциев и биоценоза, в которые входит популяция. Таким образом, сложившаяся организация индивида, популяции и биогеоценоза должна быть отнесена к числу главных общих факторов эволюции.

Остановимся теперь на тех агентах, которые, возможно, не относятся к числу главных общих факторов эволюции.

В последние годы появилось немало работ, в которых в качестве общего фактора называется горизонтальный перенос наследственной информации (П. Брода, С. Коген, Н. Клекнер, В. А. Кордюм, Р. В. Хесин и др.). Иногда утверждается, что такой обмен наследственной информацией играет в эволюции роль более важную, чем отбор (Кордюм, 1982). Но сейчас мы знаем еще слишком мало о роли инфекционной изменчивости в эволюции эукариот, вероятно она не играет существенной роли в адаптациях и эволюции многоклеточных организмов (Lewin, 1984). Возможно, впоследствии придется изменить эту оценку эволюционной значимости горизонтального переноса генов. Но даже и сегодня можно сказать, что такой перенос — лишь один из способов обеспечения изменчивости, необходимой при действии отбора. Эволюция может идти и на базе других форм мутагенеза. Поэтому вряд ли горизонтальный перенос генов следует относить к числу главных общих факторов эволюции. Возможно, это фактор, играющий важную, а может, и ведущую роль в эволюции прокариот и одноклеточных эукариот, где творческая функция отбора проявляется слабо.

Традиционные споры об эволюционном значении дрейфа генов (Beatty, 1984). Одни авторы относят его к числу главных факторов (Г. Оше), а другие признают фактором ограниченной сферы действия. Случайное, неселективное изменение частоты генов в популяции является неизбежным следствием статистической детерминации эволюции. Особенно велика роль случайных процессов и в малых изолированных популяциях. Вот почему продолжаются споры о значимости генетического дрейфа и отбора в эволюции (Dobrzhansky et al., 1977). Между тем имеется немало данных о том, что давление отбора в природе слишком велико, чтобы дрейф генов мог бы полностью подавить его действие. Колебания численности, принимаемые за случайные, кажутся таковыми только при поверхностном изучении, а генетический дрейф в силу этого не имеет самостоятельного значения в эволюции (Майр, 1974. С. 134—143). В то же время следует отказаться от ультраселекционизма, когда огромные усилия тратились на доказательство адаптивного значения всех устойчивых внутривидовых различий или же для обоснования телеологических концепций эволюции, здесь были исписаны тонны бумаги, чтобы доказать адаптивное значение особенностей строения век у монголоидов.

Однако точка зрения о дрейфе генов как главном факторе эволюционных преобразований на молекулярно-генетическом уровне (концепция «нейтральной эволюции») или же на уровне видообразования и высших таксонов (концепция «прерывистого равновесия») имеет немало сторонников. Один из создателей гипотезы нейтральной эволюции М. Кимура писал: «Если принцип естественного отбора доминирует в детерминации на фенотипическом уровне, то на молекулярном уровне большинство изменений обусловлено случайной фиксацией нейтральных или почти нейтральных мутаций» (Kimura, 1979. Р. 126). Для доказательства нейтральности молекулярной эволюции ссылались обычно на вырожденность генетического кода, на неадаптивный характер внутривидового белкового полиморфизма, на постоянство скорости замены аминокислот в различных филогенетических линиях (Fitch, Margolis, 1967; King, Jukes, 1969). Многие биологи-эволюционисты (А. Н. Белозерский, В. С. Кирпичников, Б. М. Медников) пытались показать, что внутривидовые формы, различающиеся по составу и структуре белков, отличаются друг от друга физиологическими особенностями, устойчивостью к высоким и низким температурам, болезням и т. д. В целом отрицательно решен и вопрос о нейтральном характере различий видов по ферментативным системам. Биологическое значение таких различий возможно выяснить лишь на основе данных об эволюции как на организменном, так и на молекулярном уровне, так как нет строгой корреляции между морфофизиологической эволюцией, эволюцией белков и ДНК. Одинаковая скорость эволюции белков и ДНК в разных систематических группах, в том числе весьма консервативных или, напротив, быстро эволюирующих,

объясняется не нейтральностью аминокислотных замен, а отбором коадаптивных биохимических структур и процессов.

Случайность и прежде всего случайные колебания частот генов в популяциях увеличивают степень неопределенности в эволюции и в некоторых случаях могут даже противодействовать отбору. Однако стохастические процессы никогда не определяют в целом хода эволюции. Ни дрейф генов, ни принцип основателя не обуславливают векторы макроэволюционных преобразований.

Еще со времен А. Вейсмана укоренилось убеждение, что половое размножение является главным общим фактором эволюции. Между тем эволюция может совершаться и без его участия. Правильнее трактовать этот фактор как развитие фундаментального свойства ДНК — способности к рекомбинациям, проявляющейся уже у прокариотных организмов в форме трансдукции и трансформации. Одним из логических следствий выделения полового процесса в качестве общего фактора эволюции явилась недооценка, а иногда и игнорирование особенностей эволюции организмов с агамным размножением. Между тем «сбрасывание со счета» агамных форм, играющих важную роль в современном биотическом круговороте, мягко говоря, — некорректное упрощение. Включение комбинативной изменчивости на основе амфимиктического размножения в мутагенез как общий фактор эволюции позволяет показать, как в процессе прогрессивной эволюции осуществлялось образование и усовершенствование систем скрещивания, аппаратов доминирования и резерва мутаптных аллелей, гетерозиса, генетического сбалансированного полиморфизма.

Пример с определением ранга полового процесса доказывает, что главными общими факторами эволюции могут быть только факторы, общебиологическое значение которых доказано. Любые же частные факторы, как бы широко распространены и необходимы они ни были в современных условиях, неправильно относить к общим.

В качестве примера другого главного, но также частного фактора эволюции можно привести симбиогенез. В работах А. С. Фаминцына, К. С. Мережковского, Б. М. Козо-Полянского симбиоз рассматривался в качестве главного и общего фактора эволюции (Хахина, 1979). Казалось, что трудная для классического дарвинизма проблема причин усложнения организации находит в гипотезе симбиогенеза важное дополнение, позволяющее применять ее к объяснению происхождения не только отдельных таксонов, но и эукариотической клеточной организации (А. Н. Белозерский, Л. Маргелис, А. Л. Тахтаджян, Н. Н. Воронцов и др.). Интеграция уже отшлифованных отбором организмов в комплексные системы нового организменного уровня при известных обстоятельствах не только осуществима, но и может давать большие преимущества. Трофические и иные биоценопотические связи постепенно могут переходить в связи физиологические и таким путем может быть создана

новая система организменного уровня. Однако эволюция чаще всего осуществляется без симбиоза. Отсюда следует, что было бы неправильно симбиоз относить к главным факторам эволюции, как это делает Л. Маргелис (1983). Симбиоз — важный частный фактор, игравший, по-видимому, значительную роль в некоторые переломные моменты эволюции.

Наряду с частными факторами эволюции такого широкого распространения, как половой процесс и симбиоз, существуют факторы более узкого распространения, действующие в пределах одного или нескольких близких таксонов. В качестве примера таких факторов рассмотрим поведение, колониальность и групповой отбор на сохранение и совершенствование организации группы, kin-selection.

Высказанная еще в начале XX в. идея о поведении как важнейшем факторе эволюции, воздействующем на отбор (Северцов, 1922; Вагнер, 1925), в последние десятилетия получила сильную поддержку в работах не только этологов, но и биологов, занимающихся классическими проблемами макроэволюции (Дж. Валерт, Э. Майр, Дж. Симпсон и др.). Были приведены аргументы в пользу того, что переход животных в новую адаптивную зону всегда начинается с изменения поведения. Пластичность поведения делает возможным выход за пределы прежней экологической ниши, причем иногда с проникновением в новую экологическую зону. Этим резко меняется направленность действия отбора, порождающего новые векторы морфофизиологических преобразований. Ясно, что поведение как фактор эволюции могло проявиться лишь на определенном этапе эволюции животных, возникшая на базе сложноорганизованной нервной системы, и поэтому оно является частным фактором эволюции.

Исследуя эволюцию термитов, А. Эмерсон (Emerson, 1961) показал, что в ходе совершенствования колониальности наступает момент, когда она становится не только главным объектом преобразования, но и фактором, определяющим направление эволюции этой группы, а отбор в основном идет на совершенствование механизмов «социального гомеостаза». Усиливалось разделение функции между особями разных каст, что вело к повышению интеграции колонии как специфической индивидуальной системы. Шел также сложный процесс сопряженной эволюции термитов со многими видами растений и животных (жугитковые, жуки, стафилины и др.). В результате возникли более или менее целостные системы, основой которых выступают термиты. «Социальный гомеостазис» термитов, став важным агентом отбора, приводит к значительному прогрессу надивидуальных адаптаций и одновременно ведет к морфофизиологическому регрессу особей. Этот регресс индивидов делает их более приспособленными к существованию в условиях интегрированной колонии, способствуя тем самым и лучшему приспособлению колонии в целом к условиям биоцено-

зов. Роль колониального образа жизни в перестройке и поддержании структурно-функциональной организации эусоциальных насекомых (регуляции соотношения полов, установлении устойчивых взаимоотношений между кастами и т. д.), а также в регуляции межвидовых отношений (например, колоний насекомых «рабовладельцев» и колоний насекомых, захватываемых в «рабство») анализировалась во многих работах (Hamilton, 1964; Taylor, 1981). В результате было доказано, что в эволюции многих высших насекомых колониальность становится одним из главных, но все же частных факторов эволюции, как и действующий на его базе отбор семейных групп, kin-selection, установленный В. Гамильтоном (Hamilton, 1964) и Р. Трайверсом (Trivers, 1972).

Помимо выделения общих и частных, главных и второстепенных факторов при типологии каузальных основ эволюции необходимо учитывать, что общие факторы действуют в специфических формах на отдельных этапах исторического развития, в разных таксономических группах и в отдельных экосистемах. Образование хромосомного аппарата и механизма мейотического деления, появление рекомбинативной изменчивости на базе полового размножения, возникновение онтогенетической изменчивости у многоклеточных, катастрофический отбор при агамном размножении, дизруптивный отбор в панмиктических популяциях, отбор сородичей у эусоциальных насекомых и т. д. — наиболее известные примеры своеобразных форм действия общих факторов и движущих сил эволюции.

Как видно из вышеизложенного, вопрос о каузальной детерминации эволюции на популяционно-видовом уровне организации живого далек от окончательного решения, даже среди современных дарвинистов существуют по этому поводу серьезные разногласия. Поэтому нет оснований говорить о каком-то общем механизме эволюции, принимаемом всеми сторонниками СТЭ. Более того, в последние годы наметились серьезные расхождения и по вопросу о наследовании приобретенных признаков, казалось бы уже решенному окончательно (Голубовский, 1994, 1999, 2000).

6. 4. О единстве механизмов микро- и макроэволюции

Хотя термины микро- и макроэволюции уже более полувека используются в эволюционной теории, их употребление весьма неоднозначно. Сам Ю. А. Филипченко в 1923 г. предложил эти понятия в ходе дискуссии генетиков с механоламаркистами для принципиального разграничения явлений крупного и мелкого масштаба, связанных с различием генетических механизмов, лежащих в основе внутривидовой изменчивости и образования крупных таксонов.



Феодосий Григорьевич
Добжжанский

В современной же эволюционной теории, как правило, ничего не говорится о принципиальных отличиях в генетических механизмах. Термином «микроэволюция» обычно обозначается совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях, приводящих к изменению генофонда этих популяций и в конечном счете к образованию видов. Макроэволюцией же называют эволюционные преобразования, ведущие к формированию таксонов надвидового ранга. При этом не все достаточно четко представляют себе, куда следует отнести ключевой момент эволюции — видообразование: к процессам микро- или макроэволюции. Эта печеткость разграничения понятий и дает повод некоторым современным критикам СТЭ для обвиня

ния ее сторонников в сведении эволюции к «изменению частот генов в популяции» или, как любят повторять ее критики: «СТЭ под эволюцией понимает флуктуацию мутаций в популяции». Однако дело обстоит не так просто, хотя, действительно, основоположник современного синтеза Ф. Добржанский и писал в 1937 г., что «случайные изменения генных частот являются наиболее вероятным источником микроэволюции» (Dobzhansky, 1937. P. 145).

При обсуждении проблемы единства механизмов микро- и макроэволюции необходимо различать два аспекта, которые условно можно назвать редуционистским и актуалистическим. Согласно крайнему редуционизму, в принципе невозможно провести какую-либо грань между постепенной внутривидовой дифференциацией и ее макроэволюционными последствиями, так как аккумуляция в течение долгого времени направленных изменений в частоте генов способна привести к образованию таксона любого ранга. Эта точка зрения наиболее последовательно проводилась в трудах Н. В. Тимофеева-Ресовского (Timofeeff-Resovsky, 1937). Другая точка зрения, характерная для большинства сторонников СТЭ, связана с признанием возможности не только количественных, но и качественных различий между закономерностями внутривидовыми

процессов и факторами видообразования и макроэволюции. Суть второго расхождения связана с проблемой использования знаний о современных факторах и процессах эволюции для объяснения эволюционных преобразований далекого геологического прошлого. Здесь практически нет расхождений между всеми сторонниками СТЭ и даже их оппонентами. Все они согласны в том, что «изучение настоящего есть ключ к познанию прошлого».

Это единодушие стало вырабатываться в ходе осмысления мутационной концепции Г. де Фриза, приведшего постепенно к вытеснению всякого рода спекулятивных и в принципе непроверяемых гипотез о каких-то ортогенетических или помогенетических факторах, действовавших якобы в отдаленном прошлом. На границе двух веков многие биологи именно благодаря Г. де Фризу стали считать, что «понимание физиологического механизма наследственности, включая принципы, лежащие в основе изменений генетического материала, достаточно для объяснения эволюции» (Eldredge, 1989. P. 5). Такая позиция вполне понятна, так как сам де Фриз строил свою концепцию на данных, полученных за наблюдением скачкообразных изменений у энотеры.

По сути дела та же позиция была выражена и в книге Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов», заложившей основы для современной трактовки процессов микроэволюции, включая сюда и видообразование. Известно, что основные усилия Добржанского были направлены на интеграцию практических и теоретических результатов генетиков-экспериментаторов с теми наблюдениями, которые были получены при изучении природных популяций. Он особый упор делал на то, что теоретические и экспериментальные исследования имеют ограниченное значение, если они не могут быть подкреплены наблюдениями, сделанными в природе. Такое убеждение и привело к совершенно определенной эпистемологической предпосылке. «При современном уровне знаний, — писал Добржанский, — мы вынуждены поставить знак равенства между механизмами микро- и макроэволюции и, базирясь на этой предпосылке, продвигаться в наших исследованиях так далеко, как позволит эта рабочая гипотеза» (Dobzhansky, 1937. P. 12). Как видно, Добржанский весьма осторожно формулировал свой вывод об единстве механизмов микро- и макроэволюции, что делает несостоятельным вывод В. И. Назарова (1991) о его крайнем редуционизме. По крайней мере в первой половине своего творческого пути Добржанский прекрасно понимал, что сама теория макроэволюции, построенная на экстраполяции данных изучения микроэволюции, находится за пределами экспериментальной проверки и потому гипотетична. Он лишь подчеркивал, что мы в состоянии изучать только микроэволюцию. Добржанский убеждал, что достаточно знания процессов, наблюдаемых экспериментально и в полевых наблюдениях, чтобы установить общие принципы «эволюционной динамики», обеспечивающие и «эволюционную статис-

тику». Процесс, протекавший на протяжении 3.5 миллиардов лет, по мнению Добржанского, управлялся едиными механизмами. При этом он сам отнюдь не считал, что таким механизмом могли быть только мелкие мутации и изменения частот генов. Напротив, уже в первом издании его книга содержала специальный раздел «Полиплоидия», где обсуждался вопрос о возможности скачкообразного появления видов.

Правда, такой механизм возникновения видов Добржанский считал маловероятным у животных, так как внутривидовые расы и близкородственные виды, как правило, отличаются многочисленными генами и часто сверх того и структурой хромосом. Поэтому трудно представить мутацию, которая могла бы сразу изменить многочисленные локусы и структуры хромосом. Вместе с тем исследования Г. Винге и А. Мюнтцинга по полиплоидии ясно показали реальность подобного механизма, который способен привести к быстрому, внезапному, катастрофическому появлению новых видов. В конце 30-х гг. Добржанский был уверен, что постепенный ход эволюции встречается в мире живого повсеместно и поэтому может быть охарактеризован как всеобщий. «Скачкообразное же видообразование ограничено удивительным образом преимущественно, насколько это известно (подчеркнуто нами. — Э. К.), царством растений. Эта форма видообразования связана с увеличением состава хромосом» (цит. по: Dobrzhansky, 1939. P. 136). Подчеркивал он и большую роль отдаленной гибридизации в эволюции растений. В последующем, после публикации работ последних десятилетий о полиплоидии как важном факторе видообразования во многих группах животных, Добржанский вынужден был бы снять и это ограничение. Разрабатывая проблему общих факторов эволюции, он не раз приводил данные о своеобразии их действия не только в эволюции растений, но и такого царства как бактерии. Простота последних, по мнению Добржанского (наряду с быстрой сменой поколений, громадной численностью, отсутствием постоянной рекомбинации), позволяет бактериям быстро измениться и перейти на принципиально новый тип питания в результате единственной мутации (Dobrzhansky, 1960).

Таким образом, принцип актуализма при изучении процессов макроэволюции для Добржанского отнюдь не означал отрицание возможности внезапного видообразования. Не предполагал этого и постулат о единстве механизмов микро- и макроэволюции, который вскоре был поддержан фактически всеми главными архитекторами СТЭ. Принимаемый создателями СТЭ вывод о «единстве движущих сил эволюционного процесса во всем царстве живого во все времена» основывался на широких сравнительных и экспериментальных исследованиях факторов эволюции генетиками, экологами, систематиками, эмбриологами и морфологами, проводимых на различных объектах. Естественен был и вывод о фундаментальном сходстве ныне действующих и доступных экспериментальной

проверке причин эволюции с причинами, действовавшими в течение всей истории Земли (Stebbins, 1968. P. 17).

Было немало и попыток продемонстрировать перспективность этого взгляда для решения проблем макроэволюции конкретных групп. Примером тому может служить симпозиум по происхождению высших уровней организации, состоявшийся в 1965 г. на Международном зоологическом конгрессе (Hecht, 1965). Его участники, обсудив трудности определения скорости эволюции и рассмотрев исследования Б. Куртена по филетической эволюции бурых медведей, Яноша — по эволюции землероек, Дея — по эволюции морских ежей, пришли к выводу, что «эволюция высших уровней организации не требует какого-либо специального механизма или особого механизма отбора» (Там же. P. 317), так как большинство признаков имеет адаптивное значение.

В разгар дискуссий вокруг гипотезы прерывистого равновесия М. Гехт вновь категорично заявил: «Эмпирическая макроэволюционная структура глобальной биотической диверсификации и массового вымирания может быть результатом микроэволюционных сил, действовавших на большое число видов при уникальной исторической конфигурации биотических и абиотических условий (Hecht, Hoffman, 1986. P. 1). При этом микроэволюционный процесс является результатом естественного отбора, понимаемого очень широко, — от отбора на уровне отдельного гена, генных комбинаций, индивидов, до отбора сородичей и даже группового отбора — и других факторов эволюции: генетической дрейф, миграции, мутации, молекулярный дрейф, кариотипические изменения. Видообразование бывает аллопатрическим, парапатрическим, парипатрическим, стасипатрическим. Оно может происходить путем как медленных изменений, так и быстрых и даже скачкообразных преобразований. Согласно М. Гехту и А. Гофману, «микроэволюционная теория охватывает обширные биологические механизмы, одни из которых имеют универсальное значение и обладают громадной объяснительной силой (индивидуальный отбор), в то время как другие обладают объяснительной силой лишь при определенных условиях. Но все эти процессы протекают при определенных генетических, онтогенетических и экологических условиях» (Там же. P. 3).

По мнению Б. Шаффера (Shaeffer, 1965), переход от преобразований микроэволюционного уровня к макроэволюционным изменениям всегда связан с возникновением каких-то адаптаций широкого значения. У животных они чаще всего связаны с функциями питания и движения. В одном и том же направлении идет параллельная эволюция обычно целых пучков родственных филетических линий. Но прочного закрепления (с последующей радиацией в новой экологической зоне) добиваются очень немногие филумы. Так, видимо, разные кистеперые рыбы неоднократно «делали попытки» выйти на уровень организации земноводных. Иначе говоря,

и на этом уровне эволюции мы сталкиваемся с проблами и ошибками, с движением ощупью, с неравномерным накоплением новшеств в разных ветвях, с угасанием одних и стабилизацией других, медленным продвижением третьих, среди которых со временем обнаруживаются очень немногие ветви, способные после приобретения завершённой новой адаптации к быстрой эволюции (Воробьева, 1992). Аналогичные выводы были сделаны при анализе эволюции териодонтов Л. П. Татариновым (1976).

К подобным же заключениям приходили не раз и ботаники-эволюционисты. Обсуждая вопрос об эволюции цветковых, Дж. Стеббинс (Stebbins, 1974) отмечал, что, основываясь только на анализе ископаемых остатков растений, мы не можем представить себе даже в самых общих чертах особенности их происхождения, основные направления морфологической эволюции и тем более ее движущие силы. Он приходит к выводу, что проблему возникновения и эволюции цветковых растений и других крупных таксонов растений можно результативно исследовать лишь на основе данных о факторах и причинах микроэволюции, полученных при изучении современных природных и модельных объектов. В то же время в его работах, как будет показано ниже, было приведено немало свидетельств громадного значения в эволюции растений действия таких факторов, связанных с внезапными новообразованиями, как отдаленная гибридизация, переход к апомиксису, полиплоидия и т. д. Громадный материал об особенностях эволюции растений, свидетельствующий о широком распространении резких макроэволюционных новообразований, привел и другой ботаник — создатель СТЭ — Ф. Шванитц (Schwanitz, 1943). Однако и он не находил оснований для принятия гипотез о том, что признаки надвидовых таксонов возникали в результате каких-то совершенно иных причин, чем признаки рас и видов. Через тридцать лет он вновь это подчеркнул: «Пока экспериментально не доказано противоположное, мы не можем принять, что генетические факторы образования признаков крупных таксонов иные, чем факторы образования признаков рас и видов» (Schwanitz, 1974. S. 149). Как мы видим, признание единства механизмов макро- и микроэволюции не означает отрицания возможности резкого ускорения эволюции и даже внезапного образования новых форм, изначально репродуктивно изолированных от исходной.

Аналогичных примеров можно привести немало. Вспомним многочисленные данные о резких изменениях интенсивности действия отдельных факторов и существенных различиях в их конкретных сочетаниях, констатированные в различных моделях внезапного видообразования (Майр, Карсон, Уайт, Грант, Завадский). Уже не только у растений, но и у многих крупных групп животных установлено ключевое значение отдаленной гибридизации, интрогрессии и аллополиплоидии, роли изоляции при образовании видов-двойников и т. д. Не раз указывалось, что при пер-

вичном заселении суши позвоночными в силуре и девоне существенно возрастали скорости эволюции и были возможны внезапные формообразования, так как при этом занимались еще пустые, но доступные экологические ниши (Zimmermann, 1967).

Таким образом, единство механизмов микро- и макроэволюции отнюдь не равнозначно прямой экстраполяции знаний о процессах в современных популяциях на события прошлого. Следует согласиться с доводами старейшего швейцарского палеонтолога У. Кюн-Шнидера, который доказывает, что «актуализм образует фундаментальную основу современной геологии и палеонтологии. Ведь весь опыт этих наук строится на наблюдениях за современностью. Но одновременно всякий глубокий исследователь должен ставить под сомнение абсолютный характер применения этого принципа, каждый раз проверять его применимость и вновь очерчивать его границы» (Kühn-Schnyder, 1967. S. 255). Необходимо помнить, что «...отрезки времени, которые имеются в распоряжении эволюционистов-экспериментаторов, сравнительно с геологической историей являются ничтожно малыми... Экспериментально можно наблюдать только процессы микроэволюции» (Там же. S. 258). Грандиозные шаги эволюции произошли в самом начале палеозоя, и об их причинах нам известно очень мало. Кюн-Шнидер полагает, что экстраполяция представлений о ныне действующих факторах эволюции на докембрий не подтверждена фактически. Это и позволяет высказывать различные гипотезы о существовании тогда факторов эволюции, отличных от ныне действующих.

Характерна и осторожность, проявленная Н. В. Тимофеевым-Ресовским с соавторами в «Кратком курсе теории эволюции» (1969). Они считают ошибочным убеждение о том, что известно уже все о проблемах микро- и макроэволюции. Из наших знаний о пусковых механизмах микроэволюции еще не вытекают автоматически доказательства аналогичности механизмов макроэволюции. Поэтому отмечается необходимость «монографического изучения» крупных групп растений и животных с целью анализа характера изменчивости и механизмов, которые лежат в основе реального соотношения в этих группах механизмов макро- и микроэволюции. Аналогичная задача была поставлена и в книге «Эволюция эволюции» (Завадский, Колчинский, 1977), а в серии работ Ю. И. Полянского была предпринята блестящая попытка ее решения на примере изучения особенностей факторов и закономерностей эволюции простейших.

Единство механизмов микро- и макроэволюции не означало и отрицания уникальных событий, которые могли влиять на причины эволюции или выступать в качестве ее факторов. Таковы горообразование, движения материков, колебания уровня океана, резкие изменения климата или интенсивности солнечного излучения. Можно назвать и другие космические или теллурические события, которые так или иначе могли воздействовать на процессы макроэволюции и



Иван Иванович
Шмальгаузен

существенно изменять их. Привлечение данных исторической геологии, палеоэкологии и палеоклиматологии, астрономии, астрофизики и ряда других наук, несомненно, помогает изучению особенностей действия движущих сил эволюции на том или ином этапе истории Земли. Примеры такого объяснения мы можем найти и в трудах отечественных создателей СТЭ И. И. Шмальгаузена (1969) и Е. И. Лукина (1972). Однако они прекрасно понимали, что и при анализе роли крупных абиотических катастроф в макроэволюционных преобразованиях приемы актуализма остаются совершенно необходимыми. Любые модели тех или иных событий прошлого могут успешно строиться только на ба-

зе наших знаний о современных процессах.

В итоге мы приходим к выводу, что в основе постулата о единстве микро- и макроэволюции лежит прежде всего исторический опыт, свидетельствующий о необходимости использования знаний о современных эволюционных процессах для объяснения макрособытий далекого геологического прошлого. И хотя соображения о ведущем значении процессов преобразования генетической структуры популяций для понимания процессов макроэволюции составляли весомую часть этого постулата, он отнюдь не означает отрицания возможности резких и внезапных крупных новообразований. Однако более детально этот тезис мы хотели бы продемонстрировать на примере анализа ряда работ ведущих архитекторов современного синтеза, занимающихся главным образом проблемами макроэволюции.

6. 5. Концепция аддитивного типогенеза Г. Хеберера

В формировании оппозиционности сторонников СТЭ сальтационистским теориям особое место занимает концепция аддитивного типогенеза Г. Хеберера, в которой он на протяжении трех десятилетий отстаивал положение о единстве механизма микро- и макроэволюции. Коллективная монография немецких ученых

«Эволюция организмов», подготовленная под его руководством и изданная в 1943 году в Германии, наряду с книгами Добржанского, Майра, Ренша, Стеббинса, Хаксли и Шмальгаузена относится к числу основополагающих для периода создания СТЭ работ. Она издавалась в специфических условиях, когда некоторые немецкие биологи, как это показал О. Кун (Kuhn, 1947), сомневались в самой реальности эволюции. Поэтому значительная ее часть была посвящена доказательству факта эволюции, рассмотрению методологических, мировоззренческих и естественнонаучных аспектов современного селекционизма. Хеберер не случайно писал в предисловии к первому изданию книги: «Дело зашло так далеко, что в образованных кругах Германии эволюционное учение рассматривают как опровергнутую и отставленную будто бы с позиций современной биологии гипотезу. И поскольку труд историческим пониманием жизни возникли серьезные трудности, очевидно, что мировоззренческие последствия должны быть особенно значительными» (Heberer, 1943b. S. IV). Такое междоцелогическое и мировоззренческое обоснование теории эволюции было дано в главах, написанных ботаником В. Циммерманном и философом Г. Динглером. Хеберер был уверен, что вопреки всему эволюционная теория переживает особенно благоприятное время, так как успехи генетики позволили понять каузальные механизмы эволюции, а палеонтология накопила громадный объем данных о ее реальных процессах.

Об истории возникновения этого труда Хеберер писал в предпринятом им в 1951 г. немецком переводе монографии Симпсона «Темпы и формы эволюции», которая после перевода труда Добржанского в 1939 г. стала второй по значимости в ряду книг, сделавших доступным англо-саксонский синтез для широкого круга немецкоязычных читателей. «В то время, в середине войны, оставались для нас неизвестными эти публикации (из Америки и Англии). То, что независимо от них в Германии появился подобный синтетический труд, доказывает, что и здесь существовало стремление к „синтетической теории эволюции“ и признавалась возможность такого синтеза» (Heberer, 1951. S. 4).

Ранее Хеберер отмечал, что в конце 30-х гг. эволюционное учение в Германии оказалось в удивительной ситуации. Экспериментальные генетики, с одной стороны, стремились разработать



Герард Хеберер

основы для каузального понимания филогенеза, в то время как палеонтологи, с другой стороны, с неожиданным избытком умножали данные о филогении и ее закономерностях. Этот материал, приведенный к общему знаменателю вопреки мировоззренческим проблемам, нужно было теперь интегрировать в общий поток филогенеза. «При таком положении вещей издатель все более убеждался в необходимости ясной и однозначной интерпретации результатов специальных областей биологии, добываемых здесь только компетентно соответствующими профессионалами, с позиций общей проблематики эволюционного учения. К этому добавлялось, что в течение долгого времени в немецких сочинениях вообще отсутствовало всеохватывающее изложение современной филогенетики. Один ученый, конечно, больше не мог написать такую книгу» (Heberger, 1943b. S. IV). Выход этой книги в разгар ожесточенных боев на Восточном фронте Хеберер оценивал как вклад ученых в оборону Германии. Он не забыл подчеркнуть, что многие из соавторов книги, например Б. Ренш и В. Циммерманн, находились в это время на фронте, а Зюндорф погиб под Сталинградом.

Каждая статья коллективной монографии была завершённой главой, в то время как все статьи составляли «последовательную цепь», которая представлялась в свою очередь как гармоничное и междисциплинарное «объединение результатов теоретиков и практиков, геофизиков, палеонтологов, зоологов, ботаников, генетиков, антропологов, психологов и философов» (Там же. S. V). В течение тридцати лет (1943—1974) вышло три издания книги, причем уже второе издание было в двух томах, а третье — в трех. Каждое последующее издание отличалось от предыдущего и по составу авторов, и по содержанию. При этом теоретико-методологический подход использования «четвертичной» схемы, выбранный Хеберером, был во всех опубликованных томах одним и тем же: 1-й раздел — общие основания, принципы и методы; 2-й — история организмов; 3-й — причины филогенеза; 4-й раздел — происхождение человека, филогения гоминид.

В первом издании участвовало всего 19 авторов, среди них были генетики Г. Бауэр, Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. Людвиг; ботаники В. Циммерманн, Ф. Шваниц; зоологи Б. Ренш, В. Херре; будущий лауреат Нобелевской премии энолог К. Лоренц; антрополог Г. Вайнерт; палеонтологи Л. Рюгер и И. Вайгельт. Список показывает, что к подготовке 1-го издания были привлечены самые компетентные тогда в Германии представители отдельных отраслей биологии, за исключением таких противников «современного синтеза», как палеонтологи О. Шиндевольф и К. Бойрлен (Hossfeld, 1997). К совместному труду их побудило осознание необходимости синтеза современных знаний о проблемах эволюции и понимание невозможности осуществления его одним человеком.

Учитывая трудности военного времени, особенно удивительно, что редактору удалось создать книгу, написанную с единых теоре-

тических позиций. Как объяснял сам Хеберер, это стало возможным благодаря готовности участников коллективного труда учитывать замечания редактора и вносить в свои тексты его формулировки. Эта коллективная монография, по нашему мнению, является наиболее полным синтезом эволюционных знаний того времени. Это хорошо сознавал и Хеберер, который писал: «Ее гармоничное строение объединяет результаты теоретиков и практиков, геофизиков и геологов, палеонтологов, зоологов, ботаников, генетиков, антропологов, физиологов и философов, что само по себе говорит достаточно об истинности ее содержания» (там же. S. V).

Авторы коллективной монографии частично опирались на существующие достижения и теории англо-саксонского языкового пространства, но, с другой стороны, вырисовывался и собственный контур внутри дискуссий в немецкоязычном пространстве, о которых мы ранее уже говорили. Впервые в рамках единой книги было подчеркнуто коллективное авторство СТЭ, призванное междисциплинарно связать отдельные области эволюционной биологии и представить их результаты в форме, уравнивающей теоретические и практические исследования. «Современный синтез» изначально представлялся универсальным и интернациональным, так как, в конечном счете, тематическая постановка вопросов и контекст их обсуждения ни в коем случае не были только национальной проблемой. И в Германии отталкивались от классического труда Добржанского, опирались на него и использовали его в качестве основы для дальнейших исследований, что отметил в специальном разделе Хеберер.

Отметив успехи генетики в познании каузальных основ эволюции, Хеберер так формулировал главный вопрос: «Можем ли мы взгляды на каузальные основы микроэволюции экстраполировать на макрофилогению?» (Heberger, 1943c. S. 546). Противоположные ответы на него принадлежали генетикам — Добржанскому, Нахтхейму, Тимофееву-Ресовскому, ботанику Циммерманну, с одной стороны, и палеонтологам — Бойрлену, Кюну, Шиндевольфу. Ключевым для разрешения этого противоречия Хеберер считал понятие о типе. Он критически рассмотрел многочисленные гипотезы о двух основных фазах макрофилогенеза, которые он характеризовал как фазы типогенеза и адаптиогенеза. В конечном счете он пришел к выводу, что выделение этих фаз типогенеза является искусственным и их существование не подтверждается фактами. «Периодичность, — подчеркивал Хеберер, — проявлялась многократно, ..однако она вызвана не причинами, постулируемыми в гипотезах чередования двух фаз, а тем, что есть периоды быстрого образования новых форм, неожиданно оказывавшихся очень перспективными... Такое понимание, однако, не требует какого-либо скачкообразного типогенетического особенного процесса...» (Там же. S. 564). Поэтому он считает, что правильнее говорить о филогенетическом типогенезе, во время которого происходит постепен-

ное формирование адаптивных новшеств. Принимая возможность объяснения макрофилогенеза микроэволюционными процессами, Хеберер показывает как данные современной генетики и эмбриологии подтверждают положение о том, что крупные результаты могут быть вызваны незначительным отклонением в процессах морфогенеза. Хорошими примерами быстрой деспециализации форм, по мнению Хеберера, могут служить явления педоморфоза и неотении, отмеченные Гарстангом и де Биром. Упомянул он и об установленных к тому времени случаях крупных мутаций у растений.

В этой работе Хеберер еще не использовал понятие «аддитивный типогенез», которое он предложил только в 1948 г. и подробно изложил во втором издании «Эволюции организмов» (Die Evolution..., 1959). Если в издании 1943 г. гипотеза Шиндевольфа, а тем более сальтационистские соображения Гольдшмидта затрагивались им лишь вскользь, то в конце 50-х гг. их критический анализ занял центральное место (Heberer, 1959). Суть аддитивного типогенеза заключается в том, что каждый тип тесно связан с предшествующим, отличаясь от него лишь добавлением одного или нескольких ключевых признаков. Таким образом, типогенез представляет собой непрерывную цепь суммации адаптивных новшеств. Ссылаясь на работы Мюллера, Купера, Симпсона, Ньюэлла и других авторов, Хеберер демонстрирует, что нет никакой жесткой связи между крупными геологическими событиями и массовыми вымираниями. Реальная картина смены фаз расцвета, прогресса, регресса и вымирания таксонов, прослеженная им на уровне таких крупных таксонов, как трилобиты, аммониты, брахиоподы, амфибии, рептилии очень далека от построений палеонтологов-сальтационистов. Еще хуже укладывается в эти построения филогенез мелких таксономических единиц.

Новые находки, согласно Хебереру, также не подтверждают постулат о каких-то особых механизмах эволюции, будь то макромутации Гольдшмидта или преадаптация Кено. Кроме того, не ясно, что сам Шиндевольф понимает под типом и соответственно типогенезом, и какого ранга таксономические группы появляются в результате типогенеза. Он по-прежнему уверен, что неполнота палеонтологической летописи обусловлена отсутствием ископаемых остатков, а не скачкообразным возникновением новых категорий. Этот традиционный вывод Хеберер подкрепляет расчетами возможного количества индивидов в той или иной группе, существовавшей в прошлом, и показывает, что из десятков триллионов индивидов до нас доходят, как правило, единичные экземпляры. Большая скорость преобразований и мелкие размеры популяций в быстро эволюирующих группах сводят к минимуму вероятность нахождения промежуточных форм.

Хеберер показывает также, что мозаичный характер эволюции делает вообще бессмысленными поиски переходных форм. Ведь группа может быть продвинута по одним признакам и отста-

вать от близкородственных групп по другим. Поэтому нельзя говорить о каком-то комплексе признаков, так как у каждой группы можно найти смесь примитивных и прогрессивных черт. В качестве примеров он приводит наличие некоторых признаков рыб и рептилий у ихтиостег, признаков рептилий и амфибий у сеймурий, признаков рептилий и птиц у археоптерикса. Он солидарен с выводом Гросса о том, что археоптерикса следует рассматривать как специализированную группу рептилий, а не как раннюю группу птиц. У многих групп рептилий, в частности терапсид, можно найти признаки млекопитающих. Против типогенеза говорят и непрерывные филогенетические линии лошадей. Все эти примеры, по мнению Хеберера, свидетельствуют о непрерывности развития многих филетических групп, эволюция которых шла без всяких скачков. «Существует немало случаев, когда рассматриваемые ранее как прерывистые линии различного таксономического ранга, благодаря дополнительному материалу, превратились в непрерывные» (Там же. S. 889). Он был уверен, что эта тенденция заполнения пробелов в палеонтологической летописи будет продолжена и в дальнейшем.

Для объяснения периодов быстрой адаптивной эволюции, по мнению Хеберера, вполне может быть использована гипотеза С. Райта об адаптивном ландшафте и неустойчивом положении групп в период перехода с одного адаптивного пика на другой. Подробнее эти соображения будут рассмотрены ниже, так как Хеберер в данном случае по существу буквально повторяет аргументацию Симпсона.

Даже если мутации затрагивают ранние стадии онтогенеза, то в результате возникают отдельные признаки крупных таксонов, но не сами роды, семейства и отряды. Незвестны мутации, вызывающие целостное преобразование всего организма. В связи с этим он привел разнообразные примеры возникновения сложных структур путем аддитивного типогенеза у животных и указал на возможность различного сочетания у них признаков, характеризующих высшие таксоны (редукция крыльев у дрозофилы и бабочек, появление дополнительных пар крыльев и т. д.). Но и здесь, подчеркивал Хеберер, возникают лишь мутации отдельных признаков с сильным фенотипическим эффектом. При этом он уже ссылается на данные о макромутациях, полученных Астауровым, Гольдшмидтом, Левисом, Гершковичем. Но все эти мутации дают широкий спектр эффектов от незначительной дисгармонии до леталей. Поэтому с генетической точки зрения «невозможно провести границу между микро- и макроэволюцией» (Там же. S. 899). Он отмечает и известные уже факты о том, что незначительные отклонения в действии гормонов могут вызвать глубокие изменения в силу аллометрического роста. Таким образом, самые крупные изменения вполне можно объяснить без постулирования каких-то особых мутаций. Хеберер показывает также, что многие фундаментальные призна-

ки, в том числе характеризующие типы, классы (например, хорда, легочное дыхание и т. д.), вначале возникают как обычное приспособление и лишь впоследствии в силу адаптивной радиации становятся характерными для таксонов более высокого ранга. Вероятность же внезапного появления перспективной мутации по грубым расчетам Хеберера равна 10^{274} , что меньше времени существования не только Земли, но и всей Вселенной. Неизвестны и случаи одновременного мутирования нескольких генов с общим положительным эффектом. Даже если подобный механизм и существовал бы, то остается по-прежнему непонятным механизм синхронного появления таких мутаций у представителей разных полов и обязательность их встречи для размножения. С точки зрения Хеберера, в случае возникновения мутации типа «перспективного монстра» это был бы «безнадежный инвалид и к тому же уникальный» (Там же. S. 906) и поэтому он был бы обречен на безбрачие.

Еще через пятнадцать лет, в пик доминирования СТЭ, вышло третье издание этой работы. Хеберер на этот раз ограничился незначительными доработками отдельных разделов и абзацев (Die Evolution..., 1974). Существенно изменился лишь 3-й раздел «Проблемы типогенеза в свете палеонтологии». Изменения эти, видимо, вызваны прежде всего тем, что главный оппонент Хеберера в Германии Шиндевольф к тому времени умер, отказавшись незадолго до своей кончины от прежних взглядов о комплексных мутациях как причине появления крупных таксонов. Это побудило Хеберера отказаться от бессмысленной полемики и сильно сократить соответствующие места данного параграфа. В то же время были сделаны существенные дополнения, связанные с появлением нового направления в палеонтологии — микропалеонтологии, которую он преимущественно связывал с именем ганноверского палеонтолога Ф. Беттештэда и его учеников. Эта школа возникла в 50-х гг. и в ее рамках с помощью статистических методов изучения раковин фораминифер было доказано, что эти популяции проявляли сильную изменчивость, которая иногда перекрывала различия между родственными видами. Непрерывный переход от триасовых к юрским аммонитам был продемонстрирован и в трудах И. Виедмана, ставшего преемником Шиндевольфа (Wiedmann, 1969). Эти исследования, по убеждению Хеберера, дают дополнительные доказательства против гипотезы типогенеза как особой стадии в макроэволюции, управляемой специфическими механизмами, демонстрируя многочисленные примеры существования промежуточных форм в палеонтологической летописи.

Таким образом, в течение более чем 30 лет Хеберер продолжал дополнять и совершенствовать свою концепцию, названную вначале филетическим типобразованием, а затем аддитивным типогенезом. Практически именно он первым выступил с развернутым обоснованием взгляда о возможности объяснения данных палеонтологии с точки зрения современных знаний о генетических

факторах эволюции. Он же впервые с позиций СТЭ дал развернутую и аргументированную критику концепций сальтационизма и неокатастрофизма. К несчастью для него, книга «Эволюция организмов» вышла в 1943 г., когда Германия была изолирована от остального научного сообщества. В ней были учтены лишь довоенные работы англо-американских и русских авторов. Повторное издание этой книги появилось лишь через 16 лет, когда ситуация в эволюционной теории изменилась коренным образом, а в области эволюционной палеонтологии бесспорно господствовали работы Симпсона. Впоследствии Хеберер включил многие соображения Симпсона в свою аргументацию и никогда, насколько нам известно, не претендовал на приоритет. Но мы не должны забывать о том, что его идеи играли важную роль в опровержении неокатастрофистских и сальтационистских гипотез макроэволюции, построенных на телеологической основе.

6. 6. Дж. Г. Симпсон и познание механизмов макроэволюции

В предисловии к данной главе уже отмечено, что в работах по истории СТЭ число ее соавторов колеблется от 5—6 до нескольких десятков. Но неизменно среди них называют имя выдающегося американского палеонтолога-эволюциониста Джорджа Гейлорда Симпсона. Его свыше шестисот публикаций по биологии, палеонтологии, геологии, философии и истории науки постоянно находятся в сфере самого пристального внимания научного сообщества. Выходят все новые и новые работы, в которых подробно анализируются различные аспекты его деятельности (см., например: Gershenowitz, 1978; Gould, 1980a; Mayr, 1980b; Eldredge, 1985, 1989; Воронцов, 1986; Колчинский, Любомиров, 1988; 1989; Junker, 2001). Учитывая ключевую роль Симпсона в формировании селекционистских представлений о механизмах макроэволюции, мы посчитали необходимым рассмотреть не только его теоретические работы, но и напомнить некоторые этапы его научной биографии, важные для анализа интересующих нас аспектов его теоретического наследия.

6. 6. 1. Вехи становления и развития ключевых идей

Дж. Г. Симпсон родился 16 июня 1902 г. Под влиянием своих учителей — профессоров Колорадского и Йельского университетов А. Тейе и Р. Лалла он увлекается исторической геологией и палеонтологией. По его собственному признанию (цит. по: Mayr, 1980b) из палеонтологов, помимо Лалла, на него наибольшее влияние оказали Ч. Шухерт и К. Данбар, а из биологов Р. Гаррисон.



Джордж Гейлорд
Симпсон

Среди других авторов и лекторов, оказавших воздействие на формирование его научных взглядов, были У. Д. Мэттью, Г. Осборн, У. Б. Скотт, У. К. Грегори, Дж. Б. С. Холдейн, что уже само по себе свидетельствует о разнообразии идейного багажа начинающего ученого. Тем удивительнее, что при таких разных истоках он уже в 1926 г. был убежденным неодарвинистом.

В 1926 г. за работу «Американские мезозойские млекопитающие» ему присуждается степень доктора философии. В 1927 г. Симпсон заканчивает свою первую большую монографию по европейским мезозойским млекопитающим и начинает работать в Американском му-

зее естественной истории, где остается в течение 32 лет. До середины 30-х гг. Симпсон опубликовал около 150 работ по ископаемым организмам, однако своими первыми работами по проблемам эволюции он считал статьи 1937 г.: «Способы филетической эволюции» (Simpson, 1937a) (работа, написанная на основе доклада на симпозиуме, который был организован Гарвардским университетом) и «Надвидовые вариации в природе с точки зрения палеонтолога» (Simpson, 1937b), подготовленную также на базе доклада на симпозиуме «Надвидовая изменчивость в природе и в классификации». В этих статьях, базировавшихся на изучении ископаемых млекопитающих Патагонии и результатах изучения Канслейем изменчивости в роде *Sympis*, Симпсон доказывал, что надвидовые таксоны возникают в результате кладистического видообразования. На основании собранного палеонтологического материала и под сильным влиянием достижений популяционной генетики Симпсон приходит к следующим выводам: эволюируют популяции, а не организм, именно популяции являются истинными объектами для систематики; статистические методы позволяют на основе данных по отдельным организмам вырабатывать общее представление о популяции. В 1939 г. публикуется совместный труд Дж. Симпсона и А. Роз «Количественная зоология», который, доказав необходимость для биологии популяционистского мышления и использования в ней статистических методов, способствовал революции в зоологической методологии.

В конце 30-х—начале 40-х гг. Симпсон всерьез обращает внимание на проблемы взаимосвязи эволюционной теории, генетики и палеонтологии. По его собственному признанию, поводом к этому послужили работы Ф. Добржанского и О. Шиндевольфа, которые

первыми указали на связь генетики и палеонтологии, Р. Гольдшмидта, создавшего, как считал Симпсон, теорию «системных мутаций» на основе ошибочной трактовки неполноты палеонтологической летописи.

С 1937 г. в Колумбийском университете в Нью-Йорке под редакцией Л. Данна вышло четыре книги, которые сыграли ключевую роль в создании СТЭ. Это книги Добржанского «Генетика и происхождение видов» (1937), Майра «Систематика и происхождение видов» (1942), Симпсона «Темпы и формы эволюции» (1944) и Стеббинса «Изменчивость и эволюция растений» (1950). И хотя книга Симпсона была третьей в этой серии, по его словам, он начал писать ее задолго до публикаций Добржанского и Майра, а прочитал их книги уже после того, как ее закончил. В это можно поверить, так как в «Темпах и формах эволюции» отсутствуют ссылки на Майра и цитируются только статьи Добржанского, хотя его книга и приведена в списке литературы. Зато подробно анализируются и используются работы Фишера, Холдейна и особенно Райта. Сам Майр вспоминал, что хотя с января 1931 по 1941 г. они с Симпсоном почти каждый день встречались за лапчем, но никогда не говорили по проблемам эволюции: «Видимо, я считал его палеонтологом, а он меня орнитологом» (Maug, 1980b. P. 453). В том же 1944 г. выходит большая работа Симпсона «Принципы классификации и классификация млекопитающих», а через пять лет совместная с Дж. Джемсеном и Э. Майром книга «Генетика, палеонтология и эволюция».

Симпсон был одним из организаторов и в течение многих лет председателем Общества по изучению эволюции, руководителями секций которого были Э. Майр, Ф. Добржанский и Дж. Джемсен. Он принимал активное участие в подготовке международной конференции по проблемам эволюции, состоявшейся в 1947 г., в публикации ее материалов и в учреждении международного журнала «Evolution».

Крупными вехами последующей научной деятельности Дж. Симпсона были публикации книг: «Лошади» (Simpson, 1951) и «Принципы таксономии животных» (Simpson, 1961). Осуществленный им в 1944 г. синтез палеонтологических и неонтологических наук был далее развит в книге «Главные черты эволюции» (Simpson, 1953). В 1955—1956 гг. совместно с А. Рое Симпсон организует две конференции, касающиеся выяснения роли поведения в эволюции. На основе этих конференций в 1958 г. вышел сборник статей под их редакцией «Поведение и эволюция».

Начиная с 50-х гг. для творчества Симпсона становится характерным обращение к мировоззренческим вопросам. Наиболее показательной в этом плане является работа «Этот взгляд на жизнь» (Simpson, 1964). В 1969 г. выходит его большая монография «Биология и человек», в 1976 г. — «Пингвины, прошлое и настоящее, здесь и там». В 1980 г. опубликованы сразу две его книги «Вели-

коленная изоляция. Любопытная история южно-американских млекопитающих» и «Почему и как. Некоторые проблемы и методы в исторической биологии».

6. 6. 2. Единство микро- и макроэволюции

Первые публикации Симпсона по эволюционной проблематике совпали с периодом преодоления кризиса в эволюционной теории, выход из которого был прежде всего связан с созданием учения о микроэволюции, давшего ответ на вопрос о движущих силах и закономерностях эволюционных преобразований на уровне вида. Учение о микроэволюции, возникшее на основе синтеза генетики популяций, экологии, микросистематики с теорией естественного отбора, было вехой на пути создания синтетической теории эволюции.

Второй такой вехой стало формирование представлений о единстве механизмов микро- и макроэволюции в трудах И. И. Шмальгаузена, Дж. Хаксли, Дж. Симпсона и Б. Ренша. Было показано, что прогрессивная эволюция от первичных организмов до высших многоклеточных животных может быть объяснена действием тех же факторов и движущих сил, что и современные процессы видообразования. Основу этого вывода составил синтез учения о микроэволюции с данными ранее сложившихся отраслей эволюционной биологии, изучающих филогенетические закономерности. Под исследования органической эволюции в масштабах геологического времени был подведен генетический и экологический фундамент экспериментально полученных знаний о факторах адаптивных преобразований популяций.

Несмотря на общность теоретических установок при изучении филогенетических закономерностей, вклад каждого из названных авторов был глубоко своеобразен. В отличие от Хаксли, Ренша и Шмальгаузена, использовавших данные палеонтологии фрагментарно, Симпсон строил свои выводы, прежде всего базируясь на палеонтологическом материале, так как свою главную задачу он видел в синтезе эволюционной палеонтологии с учением о микроэволюции. В рамках этого синтеза он и искал ответы на традиционные вопросы как эволюционной палеонтологии (причины неполноты палеонтологической летописи и неравномерности темпов эволюции), так и эволюционной теории (механизмы возникновения крупных таксономических групп, формы и направления эволюции, значение преадаптации и свободных экологических зон как важнейших факторов макроэволюции). Именно по этим вопросам палеонтологи чаще всего приходили к различного рода недарвиновским концепциям эволюции. Интерпретация палеонтологического материала, свидетельствующего в пользу существования крупных переломов в истории органического мира, дополнялась отдельными данными экс-

периментальной генетики и эмбриологии («макромутации» — по Гольдшмидту, «онтомутации» — по Дальку).

Основываясь на материале по мезозойским и кайнозойским млекопитающим (*Multituberculata*, *Insectivora*, *Marsupialia*) Северной и Южной Америки и Евразии, Симпсон выступил в 20—30-х гг. против различных гипотез о принципиальных отличиях механизмов микро- и макроэволюции. В тех случаях, когда исследователь имеет дело с более или менее полными рядами ископаемых форм, например филогенией лошадиных, он должен признать, что макроэволюция «представляет собой лишь сумму длинной серии непрерывных изменений, которая может быть таксономически разбита на горизонтальные филетические подразделения любой величины, включая подвиды» (Simpson, 1944. P. 124). В работах по филогении сумчатых и лошадиных Симпсон показал, что эволюция в пределах семейства и подотряда есть процесс последовательной аккумуляции адаптивных изменений, происходящих в недрах популяции. Так, увеличение гипсодонтности у предков современной лошади проявилось вначале как один из вариантов предковой популяции и лишь впоследствии закрепилось в качестве постоянного признака. Размах внутривидовой изменчивости по отдельным признакам строения зубов у ископаемых популяций перекрывал среднестатистическое различие по этим признакам между различными родами. Благодаря аккумуляции микроэволюционных изменений в течение громадных промежутков геологического времени и возникают новообразования, оцениваемые исследователем как макроэволюционные. В связи с этим Симпсон отрицал принципиальные различия между формированием видовых признаков и признаков, характеризующих таксоны более высокого ранга. По его мнению, «высшая категория является высшей потому, что она стала очень отличной от других, очень разнообразной, либо приобрела оба этих признака одновременно, а не потому, что она обладала какими-то особыми признаками в момент своего появления» (Simpson, 1953. P. 342). Новый таксон всегда возникает как вид и лишь впоследствии дает начало новому роду, отряду и т. д. Так, ископаемый род *Protogodon* по сути дела является родоначальником двух отрядов млекопитающих — хищных и копытных, поскольку в него входили виды с признаками, которые могут быть отнесены и к тому и к другому отряду. Различия между ископаемыми родами плацентарных млекопитающих из раннего и среднего палеоцена были меньше, чем те различия, которые сейчас существуют в пределах одного отряда.



Бернхард Ренш

Симпсон не был согласен с теми палеонтологами, которые утверждали, будто палеонтологический материал явно свидетельствует о скачкообразном характере возникновения новых форм. Проведенное им в 20-х—начале 30-х гг. исследование эволюции отрядов *Multituberculata*, *Taeniodonta*, *Carnivora*, *Condylarthra* позволило сделать вывод, что по крайней мере на уровне родов, семейств и подотрядов «...новые формы часто возникают постепенно, причем скорости и пути их возникновения сравнимы с некоторыми из путей и скоростей подвидовой дифференциации» (Simpson, 1944. P. 99). Разрывы же в филогенетических рядах, найденных в одной и той же местности в смежных отложениях, следует объяснять не биотическими, а геологическими причинами. Перерывы в процессах осадконакопления и захоронения остатков организмов приводят к тому, что филогенетический ряд может быть представлен лишь отдельными фрагментами. Именно так Симпсон объяснял hiatus в филогенетической линии юрских аммонитов рода *Kosmoceras*, установленные Р. Бринкманном.

Нередко разрывы в филогенетических рядах возникают из-за того, что исследуемую серию составляют мигранты, представители боковых ветвей, а не главной линии эволюирующего таксона. Так произошло при реконструкции филогенеза лошадиных на основе найденных на территории Европы родов *Hyracotherium*, *Anchitherium*, *Hypotherium*, *Hipparion*, *Equus*. В монографическом исследовании ископаемых *Equidae* Симпсон (Simpson, 1951) показал, что эти роды являются мигрантами боковых ветвей главной линии из Северной Америки, приведшей к возникновению современной лошади. Эволюция в направлении к современной лошади, прослеженная в работах Симпсона, стала убедительным доказательством непрерывной последовательности макроэволюционных преобразований, где «перерывы между родами не более резкие, чем между видами внутри рода» (Simpson, 1953). В итоге Симпсон пришел к выводу, что «в эволюции, как правило, прерывности не существует и у нас нет палеонтологических свидетельств, которые доказывали бы обратное» (Simpson, 1944. P. 105).

Вместе с тем Симпсон был отнюдь не склонен полностью отрицать данные, обычно используемые для доказательства скачкообразного возникновения отрядов, классов и типов. Его не удовлетворяли традиционные ссылки на неполноту палеонтологической летописи и низкую конкурентоспособность промежуточных форм для объяснения отсутствия переходных форм между крупными таксонами. Он справедливо считал, что в XX в., когда были составлены подробные филогенетические ряды в пределах многих семейств и подотрядов, объяснения Ч. Лайеля и Ч. Дарвина причин неполноты палеонтологической летописи уже не могут пайти безоговорочной поддержки у палеонтологов. Они убедились, что сохранение в ископаемом состоянии целых филумов далеко не всегда является результатом счастливого стечения факторов, благоприятствующих

захоронению и фоссилизации остатков. Как правило, существование таких рядов — показатель процветания и экологической экспансии ископаемой группы. В связи с этим Симпсон считал необходимым приступить к анализу особенностей организации популяций вымерших переходных групп и экологических особенностей условий их обитания. Ему удалось значительно углубить ранее существовавшие представления о причинах бесследного исчезновения переходных форм между таксонами ранга отряда и выше.

Имеющиеся палеонтологические данные позволили только в самых общих чертах представить особенности переходных форм и их популяций. Как правило, они были мельче своих предков и потомков, отличались повышенной миграционной активностью, их ареал был в отдельные периоды геологического времени невелик, а обитали они в районах, характеризующихся активными геологическими процессами. Рассмотрение этих данных с позиций популяционной генетики и выработанных на ее основе эволюционных представлений Р. Фишера, Дж. Б. С. Холдейна, С. Райта, Е. Форда и Ф. Добржанского привело Симпсона к выводу: малочисленность популяций переходных форм и высокая интенсивность действия естественного отбора в условиях резких колебаний факторов среды обуславливают исключительно высокие темпы их эволюции. Тем самым особенности движущих сил эволюции крупных таксонов Симпсон видел в специфике продолжительности и интенсивности действия факторов, известных по изучению процессов микроэволюции. «Нет никаких оснований считать, что в процессах возникновения крупных таксонов принимают участие какие-либо иные факторы, помимо наблюдаемых нами в эволюции более мелких таксонов, или микроэволюции. Наоборот, факторы последней вполне согласуются с нашими знаниями об эволюции крупных таксонов и вполне могут объяснить ее» (Simpson, 1953. P. 376).

Далее мы подробнее рассмотрим критику Симпсоном и другими сторонниками СТЭ взглядов О. Шиндewolfа, Н. Ньюэлла как представителей неокатастрофизма. Здесь же только отметим, что Симпсон отвергал положение о том, что резкое увеличение темпов эволюции носило общепланетарный характер, и считал весьма гипотетичной предполагаемую синхронность крупных преобразований поверхности Земли и органического мира. Само существование «революционных» периодов в геологической истории, по мнению Симпсона, является постулатом, требующим обоснования. Что же касается органического мира, то, хотя на границах многих геологических периодов и происходили крупные преобразования флоры и фауны, вымирание и образование новых таксономических групп продолжалось на протяжении всей истории жизни. Он не был согласен с неокатастрофическими идеями о том, что один какой-то абиотический фактор может вызвать массовые вымирания организмов, принадлежащих к самым различным таксономическим группам и населяющих различные экологические зоны. Исчезнове-

ние старых и появление новых экологических зон, по мнению Симпсона, само по себе ведет к увеличению скорости образования крупных таксонов. Поэтому он считал неправомерными ссылки на решающее значение воздействия каких-то особых факторов (например, усиления интенсивности мутагенеза под влиянием космической радиации).

Процесс эволюции, с точки зрения Симпсона, может быть вполне объяснен действием семи главных факторов: существующей в популяции изменчивости, мутагенеза, скорости смены поколений и их продолжительности, строения популяции, отбора, изоляции и воздействия внешней среды. Считая естественный отбор ведущей силой эволюционных преобразований, Симпсон выделяет главные его формы: линейную, центростремительную и центробежную. Смена форм отбора в процессе филогенеза связана с изменением взаимодействия популяции и окружающей среды. Важно подчеркнуть, что строение популяции — генотипическое и фенотипическое, возрастную и пространственную ее структуры, так же как и среднюю продолжительность жизни особи и периода размножения, он считал важными показателями, существенно влияющими на направление и скорость эволюции.

Весь опыт филогенетических исследований говорит об огромном влиянии предшествующих состояний на последующую эволюцию. В связи с этим необходимо отметить значение работ Симпсона о преадаптации как факторе прогрессивной эволюции. Если Л. Кенно, Ч. Девенпорт трактовали преадаптацию прежде всего с позиций автогенеза и антиселекционизма, то Симпсон вместе с Дж. Хаксли рассмотрел проблему с позиций современного дарвинизма. В отличие от работ Хаксли, посвященных в основном фактическому обоснованию преадаптации, Симпсон впервые попытался включить это явление в общую систему представлений о механизме эволюции, основанном на естественном отборе. Под преадаптацией он понимал случайное возникновение признака или группы признаков, которые, будучи нейтральными или даже вредными в прежних условиях существования предковых форм, оказались адаптивно полезными при завоевании новой адаптивной зоны. К числу преадаптаций он относил также те случаи, когда признак, адаптивный в прежних условиях существования, оказывается полезным и при смене адаптивной зоны на принципиально иную. В связи с этим он выступал против отрыва преадаптации от адаптации. И та и другая являются для Симпсона двумя фазами единого процесса, идущего под постоянным контролем отбора, обеспечивающего переход преадаптивного признака в адаптивный. Заключительной же стадией этого процесса он считал постадаптацию, связанную с дошлифровкой и совершенствованием адаптации.

Мы не будем рассматривать взгляды Симпсона на проблему преадаптации, так как они были исчерпывающе проанализированы в книге А. Б. Георгиевского «Проблема преадаптации» (1974), где

автор показал, что практически во всех последующих работах по данной проблеме, написанных с позиций современного дарвинизма, вклад Симпсона в ее разработку оценивается как основополагающий. Отметим только, что значение преадаптации как фактора эволюции было показано на разнообразном материале. Доказано, что преадаптация имеет первостепенное значение при вселении в новую экологическую зону, во время быстрых изменений экологических условий, при эволюции органа в сторону расширения, интенсификации или смены функций. Значение преадаптации как необходимого фактора ароморфной эволюции было рассмотрено, например, при анализе эволюции протокраниат (Wahlert, 1965), птиц (Lack, 1966), наземных членистоногих (Гиляров, 1970) и некоторых других групп животных (Oshe, 1972).

Отстаивая идею о единстве микро- и макроэволюции, Симпсон вместе с тем никогда не писал об упрощенной процедуре применения актуализма, связанной с простым отождествлением современных процессов с событиями далекого геологического прошлого. В связи с этим он высказался за разграничение актуализма на две формы — ортодоксальную и современную (Simpson, 1970). Первая опиралась на ошибочное положение о неизменности процессов, сил и причин природы на протяжении всей геологической и биологической истории. Такая форма актуализма при всей аксиоматичности уязвима с точки зрения современной науки. Современный, или критический, актуализм свободен от такого догматизма и является необходимой основой всякого исторического исследования, так как является всегда служит ключом к познанию прошлого. Симпсон выделяет три этапа исторического исследования: 1) сбор и обработка исторических данных (отложений, ископаемых остатков, следов жизнедеятельности организмов); 2) изучение современных эволюционно-биологических процессов; 3) сопоставление результатов, полученных на первом и втором этапах с целью установления их сходства и различия. Эти методологические принципы он успешно использовал во всех своих исследованиях, убедительно демонстрируя их эвристическое значение и доказывая, что изучение микроэволюции лишь ключ к познанию причин макроэволюции, но не исследование самих макроэволюционных процессов.

6. 6. 3. Формы эволюции и концепция «квантовой эволюции»

Оригинален вклад ученого и в разработку традиционной проблемы эволюционной теории о разнообразии форм эволюции. Как известно, этот вопрос особенно четко был поставлен в трудах А. Н. Северцова, предложившего различать четыре основных способа достижения биологического прогресса: ароморфозы, идиоадаптации, ценогенезы и общую дегенерацию. Впоследствии этот

подход был развит в трудах И. И. Шмальгаузена, А. А. Парамонова, Б. Ренша и других исследователей, которые главное внимание уделяли корреляции между масштабом морфофизиологических перестроек организма и шириной возможностей их дальнейших эволюционных преобразований. Симпсон же в основу выделения форм эволюции положил такие критерии, как направленность эволюции, смена адаптивной зоны или протекание эволюции внутри прежней зоны, скорость эволюционных преобразований и т. д. Он предложил выделить три основные формы эволюции: расщепляющую (splitting), филетическую и квантовую. Расщепляющая эволюция связана с дифференциацией популяции, обладающей широким ареалом, на местные адаптивные группы, которые в дальнейшем могут образовывать новые подвиды и виды. При этом происходит дифференциация уже занятой адаптивной зоны на подзоны. Характерными чертами расщепляющей эволюции являются относительная обратимость ее начальных этапов, отсутствие строгой направленности и, как правило, медленные темпы совершающихся преобразований.

В отличие от расщепляющей филетическая эволюция характеризуется строгой направленностью, следуя за изменениями адаптивной зоны, широта которой остается примерно одинаковой. При этом предковая форма порождает единственную форму такого же таксономического ранга. В качестве примера Симпсон приводил эволюцию ископаемых европейских слонов, когда один вид *Elephans planifrons* претерпевает такие постепенные изменения, которые позволяют выделить полученную форму в особый вид *E. meridionalis*. Филетическая эволюция, по мнению Симпсона, обычно приводит к образованию новых родов и семейств.

По сравнению с первыми двумя формами эволюции квантовая эволюция характеризуется переходом в новую адаптивную зону. И здесь нам необходимо обратиться к работам С. Райта об адаптивном ландшафте, которые сыграли ключевую роль в формировании взглядов Симпсона на механизмы макроэволюции.

Концепция С. Райта об адаптивном ландшафте

Выше уже отмечалось, что в первоначальном синтезе генетики и палеонтологии Симпсон практически не использовал еще труды Добржанского, а опирался прежде всего на работы Фишера, Холдейна и Райта начала 30-х гг. Поскольку развитие идей последнего подробно рассмотрено в американской литературе (Provine, 1986; Eldredge, 1989), мы лишь кратко остановимся на их содержании.

Эти идеи впервые были изложены в классической статье «Эволюция в менделевской популяции» (Wright, 1931) и в докладе на Международном генетическом конгрессе в Итаке в 1932 г. (Wright,



Сьюэлл Райт

1932). В обеих статьях обсуждались эволюционные последствия различных взаимодействий отбора, дрейфа генов, размеров популяций и скорости изменения внешних факторов. Райт предположил и математически доказал, что в популяциях малого размера дрейф при малом давлении естественного отбора может стать доминирующим фактором, в результате чего случайная фиксация новых мутаций, большинство из которых вредны, приведет к дегенерации популяции и в конечном счете к ее вымиранию. В большой же популяции вероятность быстрой фиксации любых, в том числе и полезных мутаций при низких коэффициентах отбора весьма низка, а сами процессы легко обратимы. Но и при высоких коэффициентах селекции популяции могут не поспеть за изменяющейся средой. В популяциях же среднего размера случайный дрейф и интенсивная селекция ведут к быстрым изменениям частот генов и к фиксации новых аллелей. Таким образом, средние размеры популяции более пригодны для быстрой эволюции. Такая система взглядов и была изложена в статье 1931 г., но фактически, как писал

Провайн (Provine, 1986), в ней отражались взгляды, сформированные Райтом за несколько лет до ее публикации.

В докладе же 1932 г. была сделана попытка показать возможность графического отображения различных ситуаций, в которых оказываются популяции при различных скоростях изменения среды и коэффициентах селекции. Хотя условия, описываемые Райтом, были многомерными, он попытался выразить их, используя аналогию с топографической картой. В предложенной им модели адаптивного ландшафта вершины холмов представляли собой «адаптивные вершины», а разделяющие их долины были для организмов «ничейной территорией». Как подчеркнул Райт, стратегия эволюции заключается в том, что вид добивается максимума благоприятных комбинаций аллелей, чтобы достигнуть наибольших вершин.

Согласно Райту, существует большое число таких вершин, различающихся между собой по размеру и степени адаптивности. Естественный отбор стремится доставить популяцию, потерявшую адаптивность, на ближайший адаптивный пик. «Для этого должен существовать некоторый механизм „проб и ошибок“, при помощи которого виды исследуют местность, прилегающую к их ареалу» (Wright, 1932. P. 359). Им было предложено шесть диаграмм, изображающих поле комбинаций генов, занимаемое популяциями различного размера при различных изменениях среды. Впоследствии эти диаграммы вошли во все учебные пособия по эволюционной теории и популяционной генетике.

Отличие от взглядов, высказанных годом раньше, заключалось только в том, что здесь он отказался от идеи медленной эволюции большой популяции при всех изменениях среды. В отличие от вида, занимавшего малую адаптивную нишу и вымирающего в условиях сильного отбора, будучи жертвой чрезмерной специализации, большая популяция, занимающая широкую адаптивную область, в условиях умеренного отбора имеет шанс претерпеть значительные изменения без общего повышения степени адаптации, но при этом занять новую адаптивную зону.

В конечном счете взгляды Райта выглядели следующим образом.

1. В условиях повышения частоты мутаций или снижения давления отбора идет общее увеличение изменчивости и в итоге снижение средней приспособленности популяции. При достаточном расширении диапазона изменчивости часть популяции может занять нижние склоны нового адаптивного пика, который выше первоначального, и в этом случае популяция начнет перемещаться и займет новый адаптивный пик.

2. При возрастании давления отбора и снижения размаха мутаций шансы на захват соседнего пика снижаются.

3. При сильном давлении отбора узкоспециализированный вид может оказаться неспособным перейти на вновь образующиеся адаптивные вершины, очутиться на склоне и вымереть. В условиях

же умеренного отбора популяция имеет шансы постепенно перейти в новое адаптивное поле.

4. В случае резкого сокращения численности популяции и тесного инбридинга идет утрата генов, их случайная фиксация. В этих условиях популяция сокращает величину адаптивного поля, спускается с его вершины и в конечном счете вымирает.

5. При этих же условиях возможен и иной результат, когда популяция, спустившись с вершины, продолжает, однако, блуждать вблизи нее, исследуя окрестную ситуацию с помощью «проб и ошибок», что может привести и к захвату более высоких пиков, но в случае малой численности популяции такой исход маловероятен.

6. Большая популяция состоит из полуизолированных субпопуляций, одна из которых имеет шанс при быстром малоадаптивном блуждании в окрестностях какого-либо адаптивного пика взобраться на склон другого. В результате полуизоляции эта субпопуляция увеличивает свою численность за счет миграции, ее гены вливаются в пул других субпопуляций, а весь вид имеет шанс переместиться в зону влияния нового пика.

Последний случай и стал особенно привлекателен при объяснении внезапных появлений нового таксона. Он и стал сердцем симпсоновской модели квантовой эволюции, объясняющий механизм быстрого перехода с одной вершины на другую.

Механизм квантовой эволюции и неравномерность темпов эволюции

Согласно предложенной Симпсоном модели, переход организмов с одной адаптивной вершины на другую связан с выходом группы из состояния равновесия со средой (инадаптивная фаза), интенсивным действием отбора и быстрым продвижением группы в направлении нового равновесия (преадаптивная фаза), а также приспособлением к новой среде (постадаптивная фаза). Такая эволюция должна совершаться быстрыми темпами, и лишь немногие популяции успевают осуществлять необходимые преобразования. Подавляющее же число популяций вымирает. Необходимым условием завоевания группой новой адаптивной зоны является определенная преадаптация к ее экологическим условиям. Симпсон подчеркивал, что «именно занятие новой адаптивной зоны является тем событием, которое в итоге приводит к возникновению высшего таксона» (Simpson, 1944. P. 249), причем широта осваиваемой зоны в значительной степени обуславливает ранг будущей категории. Однако вселенец в момент первоначального проникновения в эту зону будет либо незначительно отличаться от родительской популяции, либо вовсе идентичен ей.

Интересна попытка Симпсона описать смену типов отбора на различных стадиях квантовой эволюции. В начале движения груп-

пы в сторону новой адаптивной зоны прекращается действие центростремительного отбора и он сменяется линейным. Во время прохождения долины между адаптивными вершинами группа проходит через точку неустойчивого равновесия (порог), где резко возрастает роль дрейфа генов и других случайных событий, значимых для популяции с низкой численностью. И наконец, на третьей фазе организмы вновь попадают под действие центростремительного отбора. По образному выражению Симпсона, квантовая эволюция «есть прорыв из одной точки стабилизирующего отбора в другую» (Simpson, 1953. P. 391). В качестве примера квантовой эволюции он приводит преобразование передней конечности насекомых в крылья летучей мыши, что заняло гораздо меньше времени, чем вся последующая эволюция этого органа до современной формы. Становление летучих мышей происходило где-то в палеоцене, но уже первый их ископаемый представитель в среднем эоцене по существу был современной формой.

Симпсон полагал, что вся палеонтологическая летопись свидетельствует о том, что возникновение принципиально нового адаптивного типа протекает обычно более высокими темпами, чем вся последующая постепенная адаптация и диверсификация в его пределах. В особенностях протекания квантовой эволюции он усматривал главную причину неполноты палеонтологической летописи. Малочисленные, склонные к миграции популяции, состоящие из мелких особей с быстрой сменой поколений и живущие в крайне неустойчивых условиях внешней среды, безусловно, имели меньше шансов оставить в ископаемом состоянии следы быстро протекавшей эволюции, чем популяции, идущие по пути расщепляющей или филетической эволюции. Примером тому переход от стопоходящей конечности к пальцеходящей в семействе лошадиных, смена ими источника питания и т. д. (Simpson, 1951).

Выдвинутая Симпсоном гипотеза квантовой эволюции вызвала оживленную дискуссию в эволюционно-биологической литературе. Одни авторы выступили против нее, полагая, что в ней все же постулируется особый механизм макроэволюции, действующий помимо естественного отбора (Парамонов, 1948, Оленов, 1961). Другие считали ее одной из наиболее продуктивных гипотез прогрессивной эволюции (Майр, 1968), которая вполне удовлетворительно описывает возможный путь образования крупных таксономических групп от семейства и выше и согласуется с данными как неонтологических наук, так и палеонтологии. Разрабатываемые в генетике популяций представления об условиях быстрой эволюции Симпсон успешно применил для объяснения макроэволюционных явлений. В свою очередь отдельные элементы учения о квантовой эволюции были использованы в разрабатываемых в области микроэволюции представлениях о «генетических революциях» Э. Майра и «квантовом видообразовании» В. Гранта.

В неразрывной связи с представлениями об основных формах эволюционного процесса находятся работы Симпсона по проблеме неравномерности темпов эволюции. Эта проблема издавна вызывает оживленные дискуссии. Еще недавно можно было встретить утверждение, что для дарвинизма является характерным постулат об абсолютной равномерности темпов эволюционных преобразований. Между тем именно Дарвин не только впервые указал на различие скоростей эволюционных преобразований в отдельные геологические периоды и в различных группах организмов, но и сделал попытку выделить факторы, влияющие на темп эволюции. Впоследствии, правда, немногие дарвинисты обращались к проблеме неравномерности темпов эволюции (В. О. Ковалевский, Т. Гексли, А. Н. Северцов). Логика борьбы с сальтационистскими концепциями заставляла делать упор на медленность и постепенность преобразования как главные характеристики органической эволюции. Проблема же неравномерности темпов по сути дела была отдана на откуп неокатастрофизму.

Осуществляя конструктивную критику материалов из антидарвинистских концепций эволюции с целью включения всего ценного и рационального в канву создаваемого синтеза, авторы СТЭ не прошли и мимо проблемы неравномерности темпов эволюции. Здесь особенно существен вклад И. И. Шмальгаузена и Дж. Симпсона. При анализе этой проблемы Шмальгаузен (1943) преимущественно привлекал данные эволюционной морфологии, эволюционной эмбриологии и экологии животных, дающие косвенные свидетельства о скоростях эволюционных преобразований. В числе факторов, способствующих ускорению эволюции, он называл наличие свободной экологической зоны, место организмов в звеньях трофической цепи, индивидуальную активность и широту приспособляемости, наличие корреляционных механизмов онтогенеза и т. д. Симпсон же, базируясь на данных генетики популяций и палеонтологии, т. е. на прямых сведениях о генетических и морфологических изменениях организмов, сконцентрировал свое внимание на методах измерения скоростей эволюции, на классификации темпов преобразования и их реальном распределении в конкретных филумах, а также на факторах, обуславливающих изменение темпов эволюции.

Под скоростью эволюции Симпсон понимал «величину изменения организмов относительно пройденного времени или относительно какой-либо другой независимой переменной, скоррелированной со временем» (Simpson, 1953. P. 3—4). Идеальной единицей измерения, по мнению Симпсона, была бы величина генетического изменения при смене поколений за единицу времени, как это было принято в генетико-популяционных исследованиях Добржанского. Однако на ископаемом материале возможно лишь измерение степени морфологических изменений по сравнению с некоторым стандартом или же определение изменения числа ро-

дов в данной филетической линии за единицу времени. Первый метод позволяет определить скорости эволюции лишь отдельных признаков, иногда системы признаков, но не дает возможности изучать темпы эволюции организмов в целом. Недостатком же второго метода является несопоставимость объемов таксонов в различных группах организмов, обусловленная субъективизмом установления таксономического ранга той или иной группы. В результате «субъективное суждение об общем различии между организмами (если оно исходит от талантливого и опытного исследователя) оказывается более надежным, чем любой из разработанных до сих пор объективных методов измерения» (Simpson, 1944. P. 30).

Именно из-за отсутствия точных методов измерения скоростей эволюции палеонтологическая литература изобилует различного рода утверждениями о быстрых или медленных темпах эволюции «без достаточного анализа фактических данных, позволяющих как-то определить или сравнить темпы эволюции, а тем более дать им количественную оценку» (Simpson, 1953. P. 3). Чтобы избежать ошибки в измерении скоростей, Симпсон предлагает различать абсолютные, коррелятивные и относительные скорости (Simpson, 1944).

Изучение эволюции отдельных признаков и системы признаков в филогении лошадиных (гипсодонтность, размер лицевой части относительно размера всего черепа, общий размер тела и т. д.) показало, что ее скорости могут изменяться на любой стадии эволюции даже при сохранении общей направленности преобразований. Наблюдается и определенная независимость в преобразованиях отдельных признаков, в результате чего одни только различия в скоростях эволюции могут привести к существенному расхождению таксонов, имеющих единых предков. Так и произошло, отмечает Симпсон, в эволюции лошадиных, когда вследствие различия в темпах увеличения размеров в разных популяциях рода *Meshippus* в миоцене возникли роды *Merychippus*, *Hypohippus*. Эти представления Симпсона оказали большое влияние на разработку вопросов о мозаичном развитии, о гетеробатмии, о неравномерности темпов преобразования отдельных органов.

Построенные Симпсоном диаграммы частот распределения темпов эволюции в филогенезе пластинчатожаберных моллюсков, копытных и хищных млекопитающих выявили существование средних, или модальных, для каждой из групп скоростей, а также линий со скоростями, сильно отличающимися от средней. Он предложил назвать скорости, стандартные для данной группы, горотелическими, ниже стандартных — брадителическими и выше стандартных — тахителическими.

Классификацию темпов эволюции Симпсон попытался дополнить анализом факторов, влияющих на скорость эволюции. К их числу он относит «изменчивость, частоту мутаций и их характер,

быстроту смены поколений, размеры популяции и естественный отбор» (Simpson, 1944. P. 30). Проведенный анализ позволил сделать вывод, что ни один из этих факторов сам по себе не может предопределить скорость эволюционных преобразований. Так, изучение изменчивости у медленно эволюлирующих групп позвоночных (крокодилы, опосумы, броненосцы и тапиры) показало, что она не ниже, а иногда и выше изменчивости у быстро эволюлирующих групп. Этот вывод хорошо согласуется с данными по изучению биохимической изменчивости у различных современных организмов, в том числе и у так называемых «живых ископаемых».

Решающую роль в определении скорости эволюции Симпсон отводил естественному отбору, который в свою очередь представляет собой результат сложных взаимодействий организмов и окружающей среды. В число этих взаимодействий он включал как биоценотические, так и внутривидовые и внутривидовые связи и отношения. По мнению Симпсона, темп эволюции чаще всего прямо пропорционален интенсивности естественного отбора. Что же касается остальных факторов, то они сами находятся под контролем отбора.

Необходимо отметить, что исследования Симпсона по темпам эволюции и факторам, их определяющим, получили всеобщее признание и вошли практически во все обобщающие сводки по эволюционной теории. Именно он впервые показал, как можно объяснить факты неравномерности темпов эволюции и резкого возрастания скоростей эволюции на различных этапах филогенеза, не прибегая к помощи каких-то факторов необычайной природы. Вместе с тем Симпсон отнюдь не был склонен механически экстраполировать знания о ныне действующих факторах и причинах эволюции на процессы геологического прошлого. Напротив, он подчеркивал, что экстраполяция данных, полученных при изучении современных адаптивных преобразований популяций, должна проводиться с осторожностью и с учетом изменений комбинаций всех факторов, а также колебаний в интенсивности и продолжительности действия каждого из них. Признавал он и значительную роль крупных изменений физико-географических, геологических или космических факторов (орогенез, дрейф материков, трансгрессии и регрессии моря, глобальные изменения климата и т. д.), но отказывался видеть в них ведущие факторы макроэволюции.

В разгар дискуссий вокруг гипотезы прерывистого равновесия Гоулда и Элдриджа Симпсон имел полное право заявить в предисловии к переизданию «Темпов и форм эволюции»: «Под прерывистостью здесь в сущности понимается то, что я подразумевал под квантовой эволюцией... происхождение вида или другого таксона путем исключительно быстрой эволюции» (Simpson, 1984. P. XXV). Он еще раз посчитал важным заявить, что несмотря на неполноту палеонтологической летописи, хотя и пополняемой постоянно открытием новых видов, палеонтология, имеющая дело с

ископаемыми остатками, продолжает служить фактическим базисом для дарвинизма, который, по мнению Симпсона, совершенно неоправданно обвиняют в градуализме. «Когда Гоулд, — продолжает Симпсон, — определяет дарвинизм, неodarвинизм и СТЭ как градуализм, то это лишь соломенное чучело для его атак. Этот термин не имеет отношения ни к одной из тех школ, идеи которой он хотел бы отвергнуть. Градуализм, в смысле Гоулда, есть одна сторона непрерывного ряда — непрерывности и прерывистого равновесия. Таким образом, мы имеем здесь дело с противопоставлением „или—или“, без гегелевской или марксовской диалектики. Кажущаяся же противостояние тезиса и антитезиса логически не ведет либо к одному, либо к другому, но ведет к синтезу. Это как раз то, что и делает синтетическая теория» (Там же. Р. XXVI). Это замечание патриарха СТЭ, высказанное незадолго до его кончины, в высшей степени поучительно.

6. 6. 4. Направленность эволюции

В предыдущей главе мы не раз отмечали, что ортогенетические и полифилетические воззрения нередко составляли существенную часть в концепциях неокатастрофизма. Поэтому важно отметить роль Симпсона в объяснении этих феноменов. Здесь особое значение имела его работа по филогении лошадей (Simpson, 1951), которая показала, что, хотя в эволюции этой группы и существовала определенная направленность преобразования многих признаков, она никогда не носила характера строгой прямолинейности. Ему удалось объяснить причины развития отдельных признаков за пределы оптимума у ирландского оленя *Megaloceros* и у саблезубых кошачьих — этих излюбленных примеров так называемой концепции биологической инерции, развиваемой О. Абелем, О. Булмэнном, К. Уиннертоном, Л. Кено.

Все случаи ортогенеза в эволюции, по мнению Симпсона, являются результатом ортоселекции, т. е. направленного действия естественного отбора. «Направление эволюции, — пишет он, — в значительной степени детерминировано адаптивно направленной селекцией, воздействующей на адаптивно ненаправленный материал, что лимитирует возможные пути изменения» (1953. Р. 273). По мнению Симпсона, «беспристрастное рассмотрение многих явлений так называемого ортогенеза ясно показывает, что большая часть прямолинейности эволюции происходит скорее от тенденции к прямолинейности умов ученых, чем от аналогичной тенденции природы» (Симпсон, 1948. С. 251). С полным правом он мог констатировать в 1964 г.: «В настоящее время среди палеонтологов существует единодушное мнение, что ортогенеза ... не существует» (Simpson, 1964. Р. 182). Именно он был в числе тех ученых, которые, по словам А. А. Борисяка, доказали, что «ортогенетическому

представлению об эволюционном процессе противоречат все данные палеонтологии» (Борисяк, 1947. С. 121).

Данные о происхождении отдельных классов наземных позвоночных несколькими параллельными рядами побудили Симпсона выступить с предложением расширить понятие монофилии. Он отнес к ней все случаи, когда наблюдается «происхождение таксона любого ранга от одного непосредственного предкового таксона такого же или более высокого ранга» (Simpson, 1959). Им было показано многократное и независимое приобретение признаков млекопитающих в различных линиях звероподобных пресмыкающихся. Такая трактовка монофилии была поддержана А. Ремане (Remane, 1964), В. Герге (Herge, 1964) и др. В то же время она была подвергнута аргументированной критике в ряде работ, в которых отмечался субъективный во многих случаях характер оценки ранга того или иного таксона, что неизбежно приводит и к субъективизму в решении вопроса, имеем ли мы дело с монофилетической или полифилетической группой (Татаринов, 1976). Новые сведения о происхождении млекопитающих и других классов позвоночных, по мнению Татаринова, имеют значение не столько для решения проблемы монофилии, сколько для обсуждения вопроса о причинах параллелизмов в формировании данного таксона.

6. 6. 5. Палеонтология и познание механизмов макроэволюции

Среди палеонтологов XIX—начала XX в. было широко распространено мнение, будто палеонтологии как науке, изучающей реальный процесс органической эволюции в масштабе геологического времени, принадлежит решающая роль в объяснении причин и закономерностей эволюции. Достаточно напомнить имена Э. Зюсса, Э. Копа, О. Йекеля, Ш. Депере, Г. Осборна, О. Абеля, К. Циттеля, К. Бойрлена, Э. Дакке, О. Шиндевельфа, Д. Роза, для того чтобы убедиться, насколько глубоко укоренилось в палеонтологии убеждение, что филогенетические закономерности эволюции, выявленные при реконструкции отдельных филумов и всей картины органической эволюции, якобы и являются ее факторами и причинами. Подобная абсолютизация значения данных палеонтологии породила не менее полярные суждения. Так, еще столетие назад Т. Гексли утверждал, что «данные палеонтологии вполне совместимы с любой формой учения о прогрессивном изменении» (Гексли, 1927. С. 114). В той или иной форме это утверждение можно встретить и во многих современных работах по эволюционной теории. Не случайно А. А. Борисяк писал: «Обычно говорят, что палеонтология изучает конечный результат действия механизма эволюции... и не имеет данных для восстановления этого механизма.

Последнее — дело экспериментальных биологических наук» (Борисяк, 1973. С. 123).

Между тем развитие эволюционной палеонтологии в середине XX в. показало, сколь ошибочным является стремление отказать ей в праве участвовать в изучении каузальных основ эволюции. Напротив, «в современную эволюционную теорию органически входят не только факты палеонтологии, раскрывающие общий ход эволюции жизни на Земле, но также факты и концепции, имеющие первостепенное значение для самих основ эволюционного учения» (Татаринов, 1982). Современные методы исследования фоссилизованных остатков дают возможность изучать не только размах изменчивости ископаемых популяций, прежде всего морских организмов, но и позволяют проследить распространение тех или иных признаков во времени, установить направления преобразований популяций, их зависимость от биоценотической среды, роль миграции и изоляции в формировании внутривидовых и видовых форм и т. д. Собранные послойно большие серии ископаемых остатков позволяют выявить и изучить изменчивость по многим признакам на основе современных методов популяционного анализа и статистической обработки данных. Как было показано на голоценовых популяциях субфосильных видов бурых и белых медведей, лосей, зубров и туров, понимание причин вымирания отдельных популяций и особенностей внутривидовых изменений млекопитающих послеледникового периода лимитируется скорее ограниченностью знаний о факторах микроэволюции современных популяций, неопределенностью трактовки подвидов, спорностью границ и объемов внутривидовых единиц (Паавер, 1973, 1983; Kurten, Anderson, 1980).

Вопреки мнению о совместимости данных палеонтологии с любыми эволюционными концепциями, в том числе и идеалистическими (Lessertisseur, 1959), было доказано, что палеонтологический материал не согласуется с ортогенетическими, номогенетическими, финалистическими, неокатастрофистскими, а тем более с идеалистическими концепциями эволюции. В настоящее время можно твердо сказать, что данные палеонтологии совместимы лучше всего с учением о естественном отборе.

В ходе дискуссий вокруг концепции о прерывистом равновесии, на которых мы остановимся ниже, было еще раз показано, что представления о практической неизменности видов на протяжении длительных периодов их существования и о скачкообразном их преобразовании основаны на ошибочной трактовке скачкообразности. Постулируемый в палеонтологических работах скачок является таковым только в геологическом масштабе времени. В действительности же он растянут на несколько десятков тысяч лет. В целом была подтверждена точка зрения, что, хотя учение о макроэволюции и составляет самостоятельный раздел эволюционной теории, для него отнюдь не требуется разрабатывать специальную концепцию «прерывистого равновесия», в корне отличную от учения о

микроэволюции. Более того, только совместные усилия биологов, изучающих преобразования живого на микро- и макроуровнях, могут обеспечить прогресс в познании каузальных основ и закономерностей эволюции.

В обоснование и утверждение этой точки зрения и во внедрение методов популяционной биологии в практику палеонтологических исследований решающий вклад внес Симпсон. Его работы положили начало изучению преобразований ископаемых популяций, а не отдельных организмов и тем самым способствовали тому, что «из поставщика наиболее серьезных возражений против теории эволюции палеонтология превратилась в поставщика наиболее убедительных ее доказательств» (Kaplan, 1955. P. 389). В результате документы грандиозного процесса органической эволюции, разворачивающейся на протяжении сотен миллионов лет, стали доступны современным методам каузального анализа адаптационеза. Тем самым был открыт путь к изучению движущих сил эволюции во временных масштабах, недоступных для неонтологических наук.

6. 7. СТЭ и проблема внезапного видообразования

Как отмечено уже, наряду с Дж. Г. Симпсоном к числу главных архитекторов СТЭ в сфере проблем макроэволюции относятся Б. Ренш, Дж. Хаксли и И. И. Шмальгаузен. Для каждого из них градуалистический взгляд на проблемы макроэволюции был совсем нехарактерен. Чтобы не быть голословными, приведем лишь некоторые примеры.

Еще в 1937 г. Дж. Хаксли подчеркивал, что эволюция может идти самыми различными способами: «Непрерывно и линейно, прерывно и дивергентно, прерывисто и конвергентно» (Гексли, 1937. С. 47). Указывал он и на тот факт, что заключение палеонтологов о постепенном ходе эволюции основано главным образом на изучении морских форм. В то же время некоторые «наземные растения показывают на совершенно отличный ход, а именно на прерывистость и резкое образование новых видов» (Там же. С. 42). Эти идеи более подробно развиты Хаксли в книге «Эволюция. Новый синтез» (Huxley, 1942) и вновь специально акцентированы в новом предисловии к переизданию книги в 1963 г.

О существенных отличиях в требованиях к исходному эволюционному материалу у растений писал не раз и И. И. Шмальгаузен (1946а, 1946б). Он подчеркивал, что у сосудистых и цветковых растений, правда очень редко, носители даже крупных мутаций оказываются вполне жизнеспособными. Поэтому крупные мутации, по мнению Шмальгаузена, могли быть основой для видообразования у микроорганизмов и растений. Иначе обстоит дело у большинства животных. Высокая степень их сложности и целостности

приводит к тому, что крупные мутации всегда резко снижают жизнеспособность и в гомозиготном состоянии немедленно элиминируются. Им же были специально проанализированы и условия, способствующие резкому возрастанию темпов эволюции (1943).

В работах Ренша не раз обсуждался вопрос об эксплозивных фазах в эволюции крупных таксономических групп. На основании анализа таблиц, отражающих скорости образования крупных таксонов, и их дальнейшей дифференциации он пришел к следующим выводам. Периоды интенсивного формообразования характерны для всех высших категорий, начиная с рода. Период интенсивного формообразования совпадает с периодом процветания практически у половины исследованных групп, что позволяет это явление возвести в ранг эволюционного правила. В то же время он отрицал приуроченность эксплозивных фаз к определенным геологическим периодам. Решающим в такие периоды, по мнению Ренша, было не повышение частоты мутаций или появление макромутаций, а усиление дифференциации вследствие временного усиления интенсивности отбора, связанного с изменением внешних условий, например с появлением новых возможностей питания, завоеванием новых областей жизни и т. д. (Rensch, 1954. S. 119). В то же время он, как и другие создатели СТЭ, признавал, что отдаленная гибридизация и геномные мутации играли более важную роль в эволюции растений, чем животных, хотя не забывал и привести факты о том, что, по данным А. Ванделя, Дж. Сейлера, В. Гросса, Э. Баура и Р. Гольдшмидта, и в эволюции животных эти факторы могли играть значительную роль.

Таким образом, идея возможного быстрого формообразования в той или иной таксономической группе признавалась всеми создателями СТЭ, исследовавшими макроэволюционные процессы. Однако решающую роль для них имело то понимание видообразования, которое сложилось в трудах других соавторов СТЭ. И это не случайно. Ведь проблема видообразования неизменно занимала центральное место в эволюционной теории еще со времен Дарвина. Достаточно вспомнить само название его основополагающего труда. Не случайны и названия двух первых книг, написанных с позиций СТЭ: Добржанского «Генетика и происхождение видов» и Майра «Систематика и происхождение видов». В соответствии с дарвиновской традицией образование вида рассматривалось как ключевой момент эволюции, так как в отличие от всех других таксономических единиц только вид представляет собой интегрированную систему, отделенную от всех остальных видов целой сетью изолирующих механизмов. Стремление понять природу этой прерывистости, причину дискретности вида все вновь и вновь побуждает эволюционистов к дискуссиям, в ходе которых естественно обсуждается и вопрос о скачкообразном или градуальном видообразовании. Эти дискуссии шли не только среди сторонников СТЭ. Нередко даже в трудах одного и того же автора можно встретить

трудно примиримые между собой взгляды на эту проблему. Причем со временем примитивный градуализм все более и более уступал место признанию возможности внезапного видообразования. Такая эволюция взглядов обуславливалась прежде всего накоплением экспериментально обоснованных данных в пользу резкого ускорения темпов эволюции вплоть до внезапного образования новых форм. В конечном итоге это привело к формированию идей о генетической революции, о квантовом и неформогенном формообразовании и т. д., на которых мы подробнее остановимся в следующих разделах. Но вначале о фактах, свидетельствующих в пользу этих гипотез.

6. 7. 1. Постепенное накопление данных в пользу внезапного видообразования

Первые точно установленные данные о возможности внезапного появления форм, изначально изолированных от исходных, были получены при изучении растений. Успех Г. Д. Карпенченко (1927) в синтезе нового рода на базе удвоения хромосомного набора гибрида редьки с капустой стимулировал многочисленные опыты по искусственному ресинтезу природных тетраплоидных видов из диплоидных предковых форм. Так, А. Мюнцинг (Müntzing, 1930, 1932) создал тетраплоидный гибрид из *Gallepsis pubescens* и *G. speciosa*, каждая из которых обладает диплоидным набором из 16 хромосом, и получил тетраплоид с 32 хромосомами. Скрещивание гибридной формы с природной *G. tetrahit* дало плодовитое потомство. Аналогичные опыты были проведены на пшенице, сливе и т. д. Параллельно велись и интенсивные исследования значения различных форм гибридизации, включая интрогрессивную гибридизацию у растений (см. подробнее: Рубцова, 1975, 1983). Намного удивительнее оказались работы Б. Л. Астаурова, экспериментально показавшие возможность получения полиплоидии у бисексуальных животных через стадию партеногенетического размножения (1940). Несмотря на успех сам Астауров еще в середине 60-х гг. весьма осторожно относился к возможности полиплоидии у бисексуально размножающихся животных. По его мнению, такие случаи «или отсутствуют, или случаются чрезвычайно редко, как исключение» (1965. С. 44). К настоящему времени полиплоидные ряды известны практически во всех типах животных, включая рыб, амфибий и рептилий. Предпринимаются попытки получения жизнеспособных форм и у полиплоидов птиц.

Столь же постепенно менялось отношение и к гибридизации как фактору эволюции животных. Если в 1963 г. Майр имел все основания утверждать, что никогда гибридогенное видообразование у животных не было доказано, то позже ситуация кардинально меняется. Как показано в работах И. С. Даревского (1974, 1995) и

Л. Я. Боркина с И. С. Даревским (1980), известны по крайней мере десятки различных видов в разных таксонах, в происхождении которых решающую роль сыграла спонтанная гибридизация. Установлению этих факторов способствовало внедрение в практику исследований по систематике животных новейших методов цитогенетики, биохимической генетики и молекулярной биологии. Существенное расширение числа гибридогенных видов позволило исследовать и сложные взаимодействия между гибридизацией, полиплоидией и половым размножением. Особенно ошеломляющим стало установление факта широкого распространения гибридизации у позвоночных. Оказалось, что многие из них, рассматриваемые ранее как монотипические, представляют на самом деле группы видов. Так, австралийский геккон объединяет два бисексуальных диплоидных вида и один партеногенетический триплоид, генетическое разнообразие которого свидетельствует о его многократном генезисе в результате межвидовой гибридизации партеногенетических и бисексуальных форм. Классическим примером полиморфных групп стали кавказские скальные ящерицы в Закавказье, где обнаружено пять бисексуальных и пять партеногенетических видов. Здесь, как и в предыдущем случае, было установлено, что многократная гибридизация одних и тех же форм приводила к появлению разных однополых таксонов, симпатричных с исходными видами.

В то же время было показано, что, несмотря на широкое распространение межвидовых гибридов, количество установленных видов, возникших на их основе, на порядок меньше. Анализ генетической однородности во многих популяциях показал, что в большинстве случаев виды происходят от одной или нескольких идентичных самок. Гибридогенные формы имеют шанс стать новым видом лишь при повторном скрещивании с самцами одного или обоих родительских видов, освоении нового биотопа и становлении новой экологической ниши. За исключением случаев аллополиплоидии, процесс гибридогенного видообразования растягивается на несколько стадий, включая обязательное прохождение через фазу бесполого размножения.

Новые данные и соображения в пользу внезапного видообразования были приведены в результате многолетних исследований генетической структуры локальных стад анчоуса, лососевых, морского окуня в разных регионах (Алтухов, 1983). Было установлено наличие мономорфных инвариантных белков, которые не изменялись у популяций данного вида, но резко отличаются у разных видов. Так, близкие стада рыб характеризуются устойчивостью во времени и пространстве, хотя структура входящих в них популяций подвержена постоянным флуктуациям. Переход от одной структуры популяций к другой осуществляется за счет быстрых и внезапных перестроек мономорфных генов. Поэтому новые виды возникают вне зависимости от внутривидовых генетических процессов.

Широкое распространение получили работы, в которых отстаивались идеи о ведущем значении в эволюции высших организмов мутаций регуляторных генов (King, Wilson, 1975; Wilson, 1975). Предполагалось, что, в отличие от структурных генов, и мутации регуляторных генов могут вызвать быстрые крупные, но в то же время и вполне сбалансированные изменения.

В ряде работ А. М. Уголева (1985, 1987, 1991) были приведены интересные примеры, демонстрирующие возможность быстрых переходов от микроэволюции к макроэволюционным изменениям. Существующая в каждой популяции варибельность функциональных свойств выражается и в селективной неравноценности организмов. Физиологические свойства и их биологические эффекты могут усиливаться, ослабевать, перемещаться, трансформироваться под действием отбора. При этом масштабные биологические эффекты макроэволюционного значения могут быть достигнуты как за счет введения в ту или иную систему нового функционального блока, так и путем перестановки имеющихся функциональных блоков или изменением соотношений между ними. Например, вопреки распространенной точке зрения о преимущественной локализации каналов в апикальной мембране, а насосов в базальной и поляризованных клетках, некоторое количество каналов и насосов находится в противоположных концах. К тому же молекулярные механизмы, характерные для плазматических мембран, могут оказываться и в других мембранных структурах клетки. Оказалось, что распределение насосов и каналов варьирует у разных животных, что ведет к различию у них серозно-мукозных и мукозно-серозных потоков. Такая популяционная варибельность служит основой для формирования различий уже видового и даже родового масштабов. В качестве примера автор приводит развитие легочного дыхания на основе газообменных процессов в кишечной трубке. Другой пример — варибельность возраста у млекопитающих, когда происходит репрессия лактозной активности и индукция «взрослых» карбогидраз в тонкой кишке. Эта варибельность сроков перехода от молочного питания к дефинитивному позволяет удлинить период трофической связи детеныша с матерью, что само по себе имело громадное значение для перехода к более сложным формам поведения. Варьирование в распределении ферментных и транспортных средств вдоль тонкого кишечника существенно влияет на скорость пищеварения и на эффективность использования пищи.

Большое внимание уделялось и возможности быстрого формообразования на базе резких хромосомных перестроек и катастрофического отбора. Эти работы были начаты Х. Льюисом, М. Уайтом, Н. П. Дубининым и многими другими зоологами, генетиками и ботаниками. Еще во второй половине 30-х гг. в ходе генетико-популяционных исследований был установлен широкий размах структурной изменчивости хромосом в популяциях разных видов дрозофил и роль естественного отбора в быстром изменении полимор-

физма. Несколько позднее было сформулировано понятие катастрофического отбора (Lewis, 1962), при котором в стрессовых ситуациях (засуха) или при резком ускорении мутирования происходят крупные хромосомные перестройки. Отделение носителей таких преобразованных хромосом от исходной популяции позволяет основать новую популяцию, с самого начала изолированную от исходной. Эта гипотеза была сформулирована Льюсом при изучении видов рода *Clarkia*. Проведенные скрещивания и цитологический анализ гибридов показали, что виды даже при небольшой морфологической дифференциации резко отличаются между собой по последовательности генов в хромосомах. Многократные исследования подтвердили предположение автора о том, что в случае сочетания дрейфа генов, катастрофического отбора и резкой хромосомной изменчивости периферийных популяций вполне возможно образование нового вида в течение одного или нескольких поколений.

Немного позже один из создателей СТЭ М. Уайт (White, 1968) опубликовал работу, в которой отказался от модели аллопатрического видообразования и показал, что у животных с низкой подвижностью хромосомные перестройки могут привести к быстрому образованию новых видов, становясь основой изолирующих механизмов. Им была предложена модель стасипатрического видообразования, которая вначале была весьма критически встречена биологами, но после выхода книги Уайта «Способы видообразования» (White, 1978) получила подтверждения в различных работах.

Открытие Б. МакКлинток (McClintock, 1951, 1956) мобильных диспергированных генов, подтвержденное впоследствии во многих исследованиях, было связано с явлением массовых наследственных изменений, проявляющихся в условиях гибридного дисгенеза при разных скрещиваниях, когда в потомстве происходит активация тех или иных мобильных элементов. Частота хромосомных перестроек достигает в дисгенных линиях 10 %. При этом, как показал в экспериментальных исследованиях Л. З. Кайданов (1988, 1996; Кайданов и др., 1994), во время перехода от глубокого инбридинга к свободному скрещиванию в селектуемых линиях за одно-два поколения происходят множественные кооперативные миграции мобильных диспергированных генов и одновременно резко возрастает жизнеспособность линий. Сама МакКлинток считала, что способность к активации факультативных элементов представляет собой ответ на стрессовые условия (McClintock, 1978). При этом реорганизация генома варьирует в зависимости от амплификации гена, перемещения мобильных элементов от количественных изменений до транспозиций блоков до сложных инверсий и транслокаций. Мутации могут обеспечивать быстрый адаптивный ответ популяций на стрессовые условия.

В последние годы было предложено немало моделей внезапного видообразования, осуществляемого посредством молекулярных механизмов, связанных с транспозонами. Физиологическая изо-

ляция может быть обусловлена различиями в наборах перемещаемых элементов. Их влияние погашается действием рецессивных генов-супрессоров, что обеспечивает их сохранение в популяции, вследствие чего нейтральные изменения могут распространяться в популяции (Woodruff et al., 1979). Межпопуляционная гибридизация приводит супрессоры в гетерозиготное состояние, в результате чего проявляется действие транспозонов, а следовательно, и увеличение мутабельности.

Открытие мобильных диспергированных генов привело к выявлению принципиально нового способа переноса наследственной информации между представителями различных таксономических групп, так называемого горизонтального переноса наследственной информации (см. обзоры: Кордюм, 1976, 1983; Хесин, 1984). Благодаря такому переносу, по мнению ряда авторов (Кордюм, 1983; Erwin, Valentine, 1984), могут селекционно возникать новые группы организмов. Согласно Д. Эрвину и Дж. Валентайну, такой механизм, возможно, действовал во время формирования многочисленных типов морских беспозвоночных в начале кембрия, когда вирусная инфекция поразила медузоидные организмы и превратила их мгновенно в брахипод, моллюсков и членистоногих. В отличие от американских авторов Кордюм уверен, что такой механизм является главной причиной крупномасштабных новообразований, когда поставщиками нового генетического материала выступают микроорганизмы, а его потребителями — популяции организмов любого уровня сложности, претерпевающие быстрые преобразования. В результате такого переноса информации все время возникают внезапно новые виды.

Наряду с новейшими гипотезами о механизмах внезапного видообразования, связанными с открытиями в области молекулярной и биохимической генетики, продолжали накапливаться данные в пользу подобного возникновения видов и в традиционных отраслях эволюционной биологии. Так, в Германии большое внимание уделялось сбору доказательств быстрой эволюции при доместикации животных (см. обзор: Hette, Röhrs, 1973). Этот участник книги «Эволюция организмов» привел немало фактов о быстрой вспышке формообразования в современных условиях у домашних животных. Значительные изменения претерпели пигментация, размер и соотношение костей, нервная система, органы чувств и т. д. Сам В. Герре был уверен, что опыт доместикации свидетельствует в пользу гипотезы Шиндевольфа о возможности быстрых эволюционных преобразований. О быстрых изменениях в условиях доместикации свидетельствуют и данные Д. К. Беляева о дестабилизирующем отборе (1983).

Продолжал накапливаться материал и в рамках эволюционной морфологии и эмбриологии. Здесь особенно интенсивно разрабатывались представления А. Н. Северцова об архалаксистах, возникших на ранних стадиях онтогенеза и способных вызвать тем са-

мым крупные морфологические изменения. Да и идея Северцова об ароморфозах нередко истолковывалась в духе концепции анастроф И. Вальтера. И архалакисы, и ароморфозы были связаны с формированием признаков, характерных для семейств и других высших категорий.

Данные тератологии также использовались как доказательства возможности быстрого формообразования. Излюбленными примерами таких новообразований были и различные случаи педоморфоза и неотении, подробно проанализированные в работах Г. де Бира и У. Р. Гарстанга.

По каждому из упомянутых нами механизмов быстрого формообразования литература исчисляется сотнями и тысячами названий. Наша цель заключается в том, чтобы показать, что с самого начала формирования СТЭ ее создателям были известны реальные механизмы быстрого образования новых видов. За прошедшие десятилетия арсенал этих механизмов существенно расширился, что не могло не вызвать изменений и в самой СТЭ, касающихся понимания конкретных путей и способов внезапного видообразования. Ниже мы специально рассмотрим некоторые механизмы внезапного видообразования, рассмотренные в трудах Э. Майра, В. Гранта, Дж. Стеббинса, В. Циммерманна, А. Л. Тахтаджяна и Ф. Шванитца, принадлежность которых к СТЭ вряд ли вызовет у кого-либо сомнения. Здесь же отметим, что исследования по полиплоидии и отдаленной гибридизации вошли неотъемлемой частью в СТЭ. Фактически во всех трудах создателей СТЭ мы встречаем эти формы внезапного видообразования прежде всего при характеристике растений. Как полагал Шванитц, скрещивание между близко родственными видами приводит иногда к возникновению новых свойств, не встречавшихся у скрещивающихся видов, но характерных для других видов. Поэтому особенно важны работы по ресинтезу диких форм их предков, а также получение мутаций, характерных для более крупных таксономических единиц (Schwanitz, 1974). Это сказано до новейших открытий мутаций регуляторных генов, переноса блоков транспозонов в горизонтальных информационных потоках и т. д. Таким образом, и в период формирования СТЭ градуализм не являлся безоговорочным основанием взглядов ее создателей. Тем более он не был таковым для последующих работ приверженцев СТЭ.

6. 7. 2. Э. Майр и проблема внезапного видообразования

Выше уже не раз отмечалась ведущая роль Э. Майра в создании СТЭ. Недавно этот круг вопросов был обсужден специально в связи с 90-летним юбилеем Майра во многих статьях и докладах на многочисленных конференциях (см., например: Vock, 1979; Beatty, 1994; Burkhard, 1994; Hull, 1994; Cain, 1994). В книге Майра «Сис-

тематика и происхождение видов», опубликованной в 1942 г., большая часть текста посвящена доказательству того, что внутривидовая изменчивость затрагивает и видовые признаки, а следовательно, последние формируются в результате постепенной суммации первых. Здесь он близко подошел к мысли, что виды являются чем-то большим, чем эфемерными промежуточными образованиями между популяциями, с одной стороны, и родами — с другой. В то же время он намекнул, что виды отделены друг от друга резкими разрывами (bridgeless). Отбор, согласно Майру, может вызвать изменения, но он не может изолировать зарождающуюся форму. Для этого необходимо отделение зарождающегося вида от исходного. Это и сделало Майра убежденным сторонником аллопатрического видообразования и столь упорным критиком симпатрической модели.



Эрнст Майр

В седьмой главе этой книги Майр отмечает, что разрывы между видами существуют всегда, но чаще всего они являются первично репродуктивными и не всегда сопровождаются морфологическими различиями. В то же время он подчеркивал: «видообразование не является внезапным, но постепенным и непрерывным процессом, что доказывается фактом нахождения в природе всех мыслимых уровней видообразования, простирающихся от почти однородных видов на одном конце до видов, в которых изолированные популяции дивергировали в такой степени, что могут рассматриваться как хорошие виды» (Mayr, 1942. P. 159). Хорошо известно предложенное им решение проблемы происхождения хиатуса (морфологическое или физиологическое), согласно которому, географическая изоляция ведет к репродуктивной, которая в свою очередь обуславливает разрыв среди морфологически дифференцированных популяций предкового вида. Он был уверен, что установленная им дискретность вида является результатом непрерывного процесса, в котором большие разрывы существуют между видами, меньшие между подвидами, еще меньшие между популяциями.

В заключительных главах этой книги, посвященных проблемам макроэволюции, Майр фактически повторил все, что было уже сказано ранее другими создателями синтеза. Как и они, факты резкого ускорения темпов эволюции Майр объяснял сильным давле-

нием отбора на популяцию, оказавшуюся вне адаптивного пика и ищущую новый адаптивный пик.

Вскоре, однако, им была начата разработка представлений о «генетической революции» и о «мгновенном видообразовании», в которых была использована идея квантовой эволюции Симпсона, обогащенная данными систематики, генетики, зоологии и биогеографии (Мауг, 1954). При этом им была воспринята идея Райта и Симпсона об особой роли малых периферических популяций. В качестве модели были использованы островные колонии на архипелагах. Такие популяции основываются обычно небольшой группой эмигрантов, представленной несколькими парами особей из обширной панмиктической популяции. Генофонд таких групп представляет собой лишь небольшую случайную выборку из генофонда родительской популяции. Майр использовал при этом положение о зависимости действия гена от окружающей его генотипической среды. Изменение внутренней генетической среды одновременно сказывается на многих локусах, как это происходит при гибридизации и полиплоидии. Соответственно меняется и селективная ценность многих генов, иногда прямо на противоположное значение. Майр назвал подобное резкое изменение «настоящей генетической революцией» (Там же. Р. 170). Результатом в таком случае будет образование на базе периферической популяции не просто нового вида, а совершенно нового типа, резко отклоняющегося от родительского.

При этом происходит смена адаптивной зоны и переход популяции от одного состояния равновесия к другому. Популяция, занявшая новую адаптивную зону, испытывает сильное давление отбора, которому уже не препятствует приток генов извне. Таким образом, наличие свободной экологической зоны, малый размер популяции и ее изолированность являются, по Майру, факторами быстрой эволюции, приводящей к появлению нового вида буквально за два—три поколения, тогда как при обычных условиях эта скорость значительно ниже. И хотя Майр, как правило, такие события оценивал как видообразование, но ввиду неравноценности видов по эволюционной перспективности фактически в результате генетической эволюции возникает возможность появления нового крупного таксона. В этой связи можно напомнить, что именно эти идеи послужили основой для формирования гипотезы об арогенной популяции (Завадский, 1958). Впрочем, и сам Майр хорошо понимал значение малых периферических изолятов для макроэволюции. В уже цитированной работе он подчеркивал, что при генетических революциях действует «механизм, ответственный за быстрое появление макроэволюционных новшеств без какого-либо противоречия с данными генетики» (Мауг, 1954. Р. 176). Подобно Симпсону, Майр указывал на связь между генетическими революциями, совершающимися в малых периферических популяциях, и отсутствием переходных форм в палеонтологической летописи. По-

этому он допускал, что периферические изоляты у птиц являются не только зарождающимися видами, но во многих случаях также новыми родами и более высокими категориями» (Там же). Судьба популяций, претерпевших столь серьезную генетическую реконструкцию, может быть очень различной. Большинство из них было обречено на вымирание. И лишь немногим удавалось прорваться в новую экологическую нишу, размножиться и выжить там. Подобный процесс апробации новых форм Майр называл прохождением через «узкое горлышко», когда численность популяции сокращается до минимума. Выживает лишь только тот тип генофонда, который оказался способным вынести гомозиготизацию по большинству локусов, будучи преадаптирован к новой среде. Популяция, прошедшая через «узкое горлышко», быстро увеличивала свою численность, расширяла ареал и превращалась в новый вид.

Свои гипотетические соображения о генетической революции Майр подкреплял примерами: популяции зимородка на островах Новой Гвинеи, история расселения скворца в Северной Америке, заселение Австралии и Новой Зеландии птицами, проникающими сюда через Малайский архипелаг из Юго-Восточной Азии. Впоследствии эти идеи получили подтверждение в многочисленных работах на объектах из разных таксономических групп. Более того, по иронии судьбы именно эта модель видообразования заняла ключевое место в концепции прерывистого равновесия Гоулда и Эдлриджа, хотя сам ее автор оказался наиболее последовательным и непримиримым оппонентом по отношению к атакам сторонников прерывистого равновесия на СТЭ. Майр считал, что в основе рассуждений Гоулда и его сторонников лежат не столько реальные, сколько семантические проблемы (Мауг, 1982в, 1989, 1997, 1998). Так, комментируя статью Уильямсона о способах видообразования у пресноводных моллюсков из озера Туркано, он указал, что остается неясным, имел ли автор дело со случаями настоящего видообразования или же с модификационными изменениями. Для него осталось непонятным временное исчезновение большинства родительских видов на период существования дочерних, а также идентичность особенностей преобразований у партеногенетического вида *Melanoides tuberculatus* с видообразованием у бисексуальных видов. Он подчеркивал, что одно и то же событие может быть разным для неонтолога и палеонтолога. Для первого событие, растянутое на несколько десятков поколений, является постепенным, а для второго — мгновенным. Майр справедливо подчеркивал, что в обоих случаях нет оснований говорить о ледарвиновском механизме (Мауг, 1989). Концепция периферического видообразования, по мнению Майра, всецело лежит в рамках СТЭ. Он был уверен, что любая из предложенных концепций видообразования не противоречит положениям СТЭ, как не противоречат ей и факты о стазисе вида. Дарвинизм, подчеркивал он, отнюдь не предполагает постоянство скорости эволюции. Просто сторонники концепции преры-

вистого равновесия в погоне за сенсацией и в претензиях на оригинальность абсолютизировали лишь одну из возможных форм видообразования. Но всякая абсолютизация, как хорошо известно из предшествующей истории эволюционного учения, не может претендовать ни на конечную истину, ни на некий новый синтез.

Положительное значение дискуссий вокруг концепции прерывистого равновесия Майр видел в том, что благодаря ей «палеонтологи наконец всецело познакомились с проблемами видообразования... и осознали частоту стазиса» (Мауг, 1998). Его не удовлетворили попытки ультраотбористов объяснить стазис нормализующим отбором, так как последнему подвержены все виды, однако одни из них персистируют, а вторые претерпевают быструю эволюцию. Он предлагает признать, что стабильность фенотипа на протяжении миллионов лет является результатом хорошо сбалансированного, внутреннего связанного генотипа. По его мнению, в раннем кембрии возникло 60—80 подобных генотипов, положивших начало крупным филумам, из которых до наших дней дошло около 30. Это было время массового экспериментирования в образовании типов, большинство из которых вымерло. С тех пор новые типы не возникали, что явно свидетельствует о том, что подлинное новообразование идет за счет коренной перестройки генотипа. Понять механизм подобной перестройки Майр считает самой актуальной проблемой эволюционной теории. Здесь его взгляды практически неотличимы от неокатастрофистских построений.

В заключение подчеркнем, что концепция генетической революции и периферийного видообразования является логическим следствием из концепций Райта и Симпсона. И хотя сам Майр отказался от дрейфа генов Райта, предложив вместо этого принцип основателя, по существу речь здесь идет о том же результате случайной выборки генов, так как в обоих случаях скрещивание небольшого количества особей, случайно выбранных из членов большой группы, ведет к инбридингу, гомозиготизации и к новому дрейфу генов. В обоих случаях случайно оказавшиеся адаптивными формы, пройдя через «узкое горлышко», дают начало новой форме.

6. 7. 3. Квантовое видообразование

Этим термином В. Грант (Grant, 1963, 1971) обозначил механизм формирования новых видов, аналогичный описанной ранее генетической революции (Мауг, 1954), гомосеквенциальному видообразованию (Carson, 1970, 1971) и катастрофическому отбору (Lewis, 1962). Как и у Майра, начальной точкой здесь является отпочкование нового дочернего вида от небольшого периферического изолята обширной полиморфной популяции. В отличие от географического видообразования здесь происходит непосредственный переход от локальной расы к новому виду. Пространственная

изоляция небольшой части вида обуславливает эффект основателя, затем следует неизбежный инбридинг с быстрым выявлением и закреплением в гомозиготном состоянии новых комбинаций генов, которые вряд ли были осуществимы в предковой популяции. При этом снимаются также и гомеостатические механизмы, блокирующие возможность образования и проявления таких комбинаций. Совместное действие дрейфа генов, инбридинга и отбора в конечном счете может обеспечить быстрое закрепление в дочерних популяциях адаптивно ценных генотипов, что создает в свою очередь предпосылки для быстрого увеличения ее численности и расселения новых форм в качестве дивергентного вида.

Указывая на концепции Майра о генетической революции, Райта об адаптивном ландшафте, Симпсона о квантовой революции и Льюиса о катастрофическом отборе, Грант признавал, что попытки экспериментально проверить возможность подобного видообразования не дали своего результата. При прохождении через «узкое горлышко», т. е. через низкую численность популяций, генетическая изменчивость нередко возвращалась на уровень, сравнимый с изменчивостью контрольных линий.

По мнению Гранта, различия в скоростях преобразования составляют главное отличие между географическим и квантовым видообразованием. Квантовые преобразования легко происходят при помощи хромосомных перестроек, когда через «узкое горлышко» проходят представители популяции, полиморфной по транслокациям, инверсиям, дупликациям, вдруг оказавшиеся гомозиготными. В качестве примера Грант приводит в дополнение к описанным Майром случаям данные Карсона о видообразовании у дрозофил на Гавайских островах и т. д. Однако он считает необходимым выделить из квантового видообразования случаи быстрого образования новых форм путем аллополиплоидии, гибридизации, стасипатрического видообразования и т. д. Преимущество же термина «квантовое видообразование» перед другими наименованиями аналогичных процессов Грант видел в том, что он прямо перекликается с предположенной Симпсоном моделью квантовой эволюции.

Весьма сочувственно была встречена Грантом (Grant, 1982, 1983) гипотеза о горизонтальном переносе генов как причине быстрого формообразования. Он подробно рассматривал различные случаи экспериментальной генетической трансформации, называемой им латеральным переносом наследственной информации у животных. Здесь и опыты по обработке яиц дрозофилы дикого гена раствором, содержащим ДНК мутантов, демонстрирующие появление мутантных тканей, объяснимое мозаичностью развития дрозофилы. Отмечено и включение чужеродной ДНК в оплодотворенную яйцеклетку мышей. Однако надежных данных о передаче этих чужеродных генов последующим поколениям нет. Обычно неудачны и опыты по трансформации у растений, хотя и здесь Грант пытается найти косвенные доказательства в пользу существования та-

кого механизма, в частности случаи формирования длительных модификаций в ответ на внесение повышенных доз азота, фосфора и калия.

Еще хуже обстоит дело с фактами генетической трансформации в природе. Так, нет никаких данных о роли трансформации в эволюции бактерий, хотя сам этот феномен установлен именно на бактериях. В то же время имеется масса данных об эволюции штаммов бактерий под влиянием обычных мутаций и отбора. В качестве косвенного доказательства горизонтального переноса генов у бобовых растений с помощью азотфиксирующих бактерий служит некоторое сходство их леггемоглобина, участвующего в фиксации азота, с гемоглибином позвоночных. Предполагалось при этом, что глобин был перенесен в растения какими-то бактериями или вирусами, которые в свою очередь были привнесены насекомыми (Lewin, 1981). В то же время Грант уверен, что вряд ли простым переносом генов можно объяснить столь сложные гомологии между леггемоглибином и глобинами.

Другой излюбленный пример генетической трансформации — это наличие генов С-типа не только у низших и высших узконосых обезьян, но и у кошачьих, встречающееся только в средиземноморской области. Упоминает Грант и гипотезу симбиотического происхождения эукариотной клетки, а также явление обесцвечивания у эвглел при ее выращивании на протяжении нескольких поколений в темноте на искусственной среде, содержащей сахар. Полученный в результате штамм эвглены сходен с бесцветным эвгленомидом *Asta sialange*, что свидетельствует, по мнению Гранта, о возможности происхождения бесцветных жгутиковых в результате переноса генов от обесцвеченных эвглен. Как видно, ему и здесь не удалось привести примеров быстрой генетической перестройки за счет горизонтального переноса генов у животных и растений. Поэтому совершенно неожиданен его конечный вывод, что подобный механизм мог играть важную роль в эволюции организма-хозяина. Грант предполагает, что подобные нестандартные способы транспецифического обмена генетической информацией действовали на стадии эволюции прокариот и продолжают действовать сейчас.

Помимо Гранта, концепцию генетической революции в течение многих лет разрабатывал Карсон (Carson, 1970, 1971, 1975, 1982). В концепции гомосеквенциального видообразования, построенной на результатах изучения гавайских изолированных популяций дрозофил, Карсон, подобно Майру, приходит к выводу, что изолированные периферические популяции в большинстве случаев берут начало от отдельных особей-основательниц и в ходе генетической революции переживают период резкой генетической депрессии. Однако изучение генетики видообразования у 500 видов дрозофил на Гавайских островах показало, что процесс реконструкции генома у них затронул не тысячи, а десятки генов (Carson, 1981a). А это вряд ли можно оценить как генетическую революцию.

6. 7. 4. Неоформогенное видообразование

Как мы уже не раз видели, почти все сторонники СТЭ, признавая возможность быстрого образования новых видов, отводили таким событиям весьма ограниченную роль в эволюционном процессе, предлагая различные гипотезы о возможных механизмах быстрой коренной реорганизации исходных популяций. Чаще всего эти гипотезы так или иначе были связаны с аллопатрической моделью видообразования. Исключение представляет работа К. М. Завадского (1968), в которой подробно проанализированы различные способы внезапного видообразования как события, рядоположенного с микроаккумулятивным видообразованием.

Под неоформогенным видообразованием Завадский понимал отбор наиболее адаптивных новых видовых форм, с самого начала изолированных от исходного вида, в результате чего они дают начало новой популяции, способной к самостоятельной эволюции. В качестве исходного материала неоформогенного видообразования Завадский называл возникновение амфидиплоидов и аутополиплоидов при отдаленной гибридизации, а также наличие скрытых видов в популяциях гибридных циклов. Виды-двойники, по мнению Завадского, являются наиболее убедительным примером возникновения скрытых видов в результате различного рода хромосомных aberrаций.

Интереснейшими способами возникновения новых видовых форм Завадский считал переход к бесполому размножению, различные случаи тератогенеза, педоморфоза, неотении, симбиоза и т. д. Согласно Завадскому, неоформогенное видообразование всегда является симпатрическим и включает три основные фазы: скачкообразное появление новой видовой формы; образование местной популяции и, наконец, расселение и внедрение в биоценозы на основе отбора. В качестве доказательства реальности неоформогенного видообразования он приводил хорошо известные литературные данные. Например, данные А. А. Федорова (1958) о возникновении многих сортов растений на базе резких отклонений в строении цветка, соцветий, стеблей и т. д., случаи из практики селекции domesticированных животных и т. д.

По мнению Н. П. Дубинина, принимавшего активное участие в создании СТЭ, в число ее основных положений должно быть включено утверждение о возможности образования видов не только путем постепенного формообразования, но и на основе макромутаций. К их числу он относит генные мутации, хромосомные перестройки, аутополиплоидию, аллополиплоидию, хромосомные и генные рекомбинации при отдаленной гибридизации, горизонтальный перенос наследственной информации, мутации регуляторных генов, симбиогенез и т. д. (1986, 1987).

Экспериментальные данные о возможности такого механизма видообразования были получены Дубининым еще в 40-х гг. (Дубинин, Тияков, 1946). В результате изучения хромосомного полиморфизма



Кирилл Михайлович
Завадский

в популяциях было показано, что структурные перестройки не нарушают мейозиса у гомозиготных форм и поэтому не подвержены отрицательному отбору. Отсюда был сделан вывод, что даже одна транслокация или инверсия, которыми отличаются две гомозиготные популяции, могут стать шагом к возникновению физиологического барьера между ними, ибо гибриды особей из таких популяций будут частично стерильными. Совершенно ясно, что в этом случае видообразование не является результатом постепенного процесса преобразования популяций, но носит внезапный характер. Естественный отбор сохраняет макромутантов, а затем формирует коадаптированные генные комплексы. Такое видообразование Дубинин, а также

Н. Н. Воронцов (1988, 1999) называют генетическим. При нем физиологическая изоляция является не завершающим, а печальным моментом видообразования. Фактически это эквивалентно неоформленному видообразованию по Завадскому.

Источником внезапного видообразования, как представляется Дубинину, могут стать также различные молекулярные механизмы, в которых участвуют транспозоны, повторные и регуляторные гены. Существенные различия в наборах перемещаемых элементов обнаруживаются при скрещивании различных линий, что приводит в конечном итоге к дисгенезу и повышению мутабельности. Дубинин подчеркивал, что перемещения мобильных элементов периодически могут принимать массовый характер, в результате чего частота рекомбинаций хромосом в отдельных линиях достигает 10%. Подобная рекомбинаторика перемещаемых МГЭ может ускорить мутационный процесс во много раз. Особенность этого явления состоит в том, что перемещения МГЭ происходят еще до мейоза, в результате чего громадное количество особей будет обладать новыми мутациями и рекомбинациями. Подобные взрывы мутагенеза и рекомбингенеза могут оказывать влияние на эволюцию, резко меняя генетическую структуру популяций. Особое значение при этом могут иметь комплексные изменения, связанные с одновременным сочетанием признаков, детерминированных разными му-

тациями. Вместе с тем Дубинин подчеркивает: «Многообразие форм действия транспозонов в популяциях исследовано далеко не полностью. Анализ этого действия еще много даст для теории популяционной генетики. Ряд явлений в процессе микроэволюции может получить новое толкование в свете данных о транспозонах» (1986. С. 172). Транспозоны, способные создать условия для спонтанного возникновения новых видов, в то же время могут обусловить и вымирание. Это происходит тогда, когда насыщение популяции относительно безвредными транспозонами влечет за собой их массовое проявление, приводящее к стерильности особей и к проявлению громадного количества отрицательных мутаций.

Дубинин придает большое значение во внезапном видообразовании изменениям регуляторных генов. В качестве примера он приводит данные о близости генома шимпанзе и человека по набору структурных генов, что свидетельствует о решающей роли мутаций регуляторных генов в дивергенции предков человека и человекообразных обезьян. Внезапное видообразование, по мнению Дубинина, может обеспечить также симбиоз (например, в случае ДНК хлоропластов и происхождения эукариотной клетки), архалакисы А. Н. Северцова и т. д.

Можно было бы привести и множество других примеров, свидетельствующих о возможности внезапного видообразования и обоснования конкретных механизмов его осуществления в работах создателей и сторонников СТЭ. Но и сказанного вполне достаточно для вывода, что синтез селекционизма и сальтационизма уже давно осуществлен в рамках дарвиновской традиции. Уже нет дилеммы «или»—«или», как это правильно подчеркнул Воронцов (1988). С открытием многообразия путей видообразования пришло и осознание того, что существует и градуальное, и внезапное видообразование.

6. 8. Эволюция растений и сальтационизм

Уже ранее не раз говорилось о необходимости создания частной теории эволюции растений (Завадский, Колчинский, 1977). В частности, отмечалось значение крупных мутаций, отдаленной гибридации, интрогрессии и полиплоидии, апомиксиса, обособления внутривидовых фенотипов как факторов видообразования у низших растений. Широкое распространение сальтационного формообразования у растений связано со всем комплексом отличий растительной организации от животной (фитотрофный способ питания, пассивный образ жизни, прикрепленность к субстрату, конструктивные особенности строения особи, связанные с максимальным увеличением фотосинтезирующей поверхности, своеобразие организации и способов распространения семян, спор, выводковых почек, способность к аккомодации роста).

6. 8. 1. Проблемы скачкообразной эволюции в трудах В. Циммерманна

Один из главных протаганистов СТЭ в Германии, ботаник В. Циммерманн (Хоссфельд и др., 2000; Junker, 2001), принадлежит к числу тех, кто считал открытым вопрос о том, «является ли макроэволюция лишь многократно усиленным процессом микроэволюции или же в ней господствуют другие законы» (Zimmermann, 1954. S. 496). Возможным конкурентом СТЭ Циммерманн считал прежде всего неокагастрофистские воззрения. Он был уверен, что до сих пор нет решающих аргументов, доказывающих возможность превращения подвида в вид или род. Правда, нет и экспериментов, доказывающих невозможность подобного перехода. Разрывы в палеонтологической летописи, по мнению Циммерманна, могли быть артефактами, а доказательств сбалансированного возникновения новой адаптивной формы в результате случайной мутации также нет.

В целом же Циммерманн считал, что все доводы в пользу внезапного возникновения крупных таксонов, которые базируются на данных о крупных мутациях или о последствиях отдаленной гибридизации, не выдерживают критики. Даже в тех случаях, когда речь идет о редких, внезапных и, как правило, патологических мутациях, они никогда не приводят к образованию нового вида, так как в данном случае затрагивается один или несколько генов, в то время как виды отличаются по многим генам. И хотя новые признаки, по которым мы разграничиваем классы или порядки, могут появляться внезапно, но они могут детерминироваться действием единичного гена и возникнуть в результате единственной мутации. Поэтому эти факты несколько не противоречат дарвинизму. Циммерманн был убежден, что «и в мире растений макроэволюционные события можно свести непосредственно к комбинации макрофилогенетических элементарных процессов» (Там же. S. 502), т. е. к макромутациям, затрагивающим лишь отдельные признаки крупного таксона.

6. 8. 2. Особенности исходного материала в формообразовании растений

В отличие от Циммерманна большинство других ботаников — создателей и сторонников СТЭ были уверены, что в отличие от животных у растений крупные мутации, затрагивающие общее строение, важнейшие органы и некоторые физиологические функции, иногда оказываются не только жизнеспособными, но могут и превосходить в некоторых отношениях исходную форму (Stubbe, 1942; Burgeff, 1941, 1943; Lamprecht, 1966; Gottschalk, 1970). Например, К. Брюхер (Brücher, 1941), а также Г. Штуббе и Ф. Ветштейн (Stubbe, Wettstein, 1941) показали, что некоторые мутанты

львиного зева в измененных условиях превосходят исходную форму по интенсивности роста и высоте стебля, по величине листьев, по числу цветков и по продукции семян. Встречаются мутанты, иммунные к заболеваниям. При этом вполне жизнеспособными оказываются носители довольно крупных мутаций, затрагивающих не только видовые признаки, но и такие признаки, как форма, строение и ветвления стебля, форма, месторасположение и число цветков, строение таллома, форма и строение листьев и т. д., которые считаются характерными для более крупных таксономических единиц.

Подробный обзор этих данных содержится в работе одного из соавторов книги «Эволюция организмов» Ф. Шваницта (Schwanitz, 1943, 1974), участвовавшего в написании раздела «Генетика и эволюция растений» во всех трех изданиях этой работы. Так, он приводит данные Г. Ротке (Rothe, 1951), что мутанты у львиного зева (*Subbronnata*) могут проявлять столь сильную вариабельность в строении семядолей, что можно построить переходный ряд признаков от подлинных двудольных к однодольным. Этот мутант интересен не только широкой изменчивостью по важнейшему систематическому признаку покрытосемянных растений, но и тем, что в определенных условиях он полностью доминирует над исходной формой. Подобные факты заставили Шваницта высказать предположение о том, что у растений крупные мутации действительно могли лежать в основе возникновения крупных таксономических подразделений, дополняясь, конечно, многими мелкими мутациями.

Мы уже не раз упоминали о важной особенности растений, связанной с их способностью образовывать вполне жизнеспособные межвидовые и даже межродовые гибриды. Отдаленная гибридизация резко увеличивает масштаб генетической изменчивости и способствует ускорению темпов эволюции путем создания новых перспективных видовых форм (Карпеченко, 1927; Anderson, 1949; Stebbins, 1950, 1969, 1974; Anderson, Stebbins, 1954). Значение межвидовой гибридизации для видообразования у растений хорошо видно на примере повторных межвидовых скрещиваний, в результате чего генотипы нескольких видов синтезируются. Как показал Дж. Клаузен (Clausen, 1921), здесь в едином генотипе объединяются отдельные фрагменты, части или даже целые геномы нескольких видов. Такие гибридизационные процессы могут происходить в пределах обширных родов или даже между родами и приводить к образованию форм, способных к широкой эколого-географической экспансии. Сложные повторные межвидовые скрещивания характерны для многих групп высших растений (эвкалипты, розы, ивы, мятлики, хлопчатники и т. д.). Полиморфизм, широта адаптивной нормы, высокая пластичность и приспособляемость делают подобный способ видообразования весьма перспективным. И хотя впоследствии было установлено, что отдаленная гибридизация широко распространена и в мире животных, ботани-



Джордж Ледяйрд Стеббинс

ки были первыми, кто указал на этот способ быстрого видообразования.

Гибридизация у растений ведет к деспециализации новой формы и к расширению ее эколого-эволюционной пластичности. Это особенно важно, учитывая пассивный образ расселения растений. Вот почему именно у растений естественный отбор способствует выработке механизмов, уменьшающих неблагоприятные последствия гибридизации. Так, например, снижение плодовитости в результате отдаленной гибридизации у долгоживущих растений не влекло за собой отрицательных последствий, так как наличие нескольких способов размножения позволяет избежать стерильности гибридов.

Именно у растений полиплоидия является наиболее широко распространенным фактором скачкообразного возникновения новых форм. Полиплоидия встречается практически у всех типов растений, но особенно часто среди цветковых (Жуковский, 1972), где по подсчетам Дж. Стеббинса (Stebbins, 1950) полиплоидные роды включают примерно 30—35 % видов. Полиплоидия чаще всего ведет к повышению жизненной мощности и устойчивости. Полиплоидные формы более пластичны, населяют более широкий ареал, чем исходные формы, и отличаются большей приспособленностью к экстремальным условиям. Этому способствует ряд морфофизиологических изменений, наблюдаемых обычно при полиплоидии: увеличение скорости роста и размеров тела, увеличение размеров отдельных клеток, проявляющееся чаще всего в органах с конечным ростом — чашелистиках, лепестках, пыльниках, плодах и семенах. Поэтому снижение фертильности полиплоидов в значительной степени компенсируется перечисленными преимуществами, а способность к вегетативному размножению или апомиксису обеспечивает сохранение полиплоидов и в итоге образование новой формы, репродуктивно изолированной от родительского вида.

Вместе с тем он резко возражал против попыток замены СТЭ сальтационизмом, указывая, что мутации с явным фенотипическим эффектом сравнительно редко вовлекаются в видообразовательные

процессы даже у растений. Причем они всегда сопровождаются обычными точковыми мутациями (Stebbins, 1968). Он подчеркивал и различие временных интервалов, в которых протекают эволюционные процессы: генетико-исторические (последние 6000 лет) и мгновенные в сравнении с самыми короткими эволюционно-палеонтологическими, охватывающими миллионы лет.

6. 8. 3. Морфологические сальтации у растений

Меньшая целостность и интегрированность растений по сравнению с животными делает механизм эволюции путем сальтации наиболее перспективным для них. В разгар дискуссий между сторонниками СТЭ и концепции «прерывистого равновесия» с большой статьей, посвященной этой проблеме, выступил А. Л. Тахтаджян (1983). Он исходил из представлений об онтогенетических гетерохрониях, обусловленных изменениями в генетической регуляторной системе. «Многие макроэволюционные изменения, — по его мнению — основаны на неравномерном (дифференциальном) росте, или аллометрии, что выражается в различного рода отклонениях развития целого организма или отдельного его органа от прежнего хода развития» (1991. С. 509). К числу важнейших типов онтогенетической гетерохронии Тахтаджян относил различные случаи неотении (педоморфоз, ювенилизацию, парциальную неотению). Он подчеркивал, что даже при малых мутациях, ведущих к неотении, их фенотипический эффект может быть настолько велик, что выразится во внезапных, более или менее радикальных перестройках взрослых структур. При этом неотения позволяет обратиться из эволюционного тупика специализации и обрести вновь эволюционную пластичность. Еще в работах 40-х гг. Тахтаджян стремился показать значение неотении в происхождении мужского и женского гаметофита цветковых растений.

Впоследствии он отмечал, что радикальные изменения могут идти за счет мутаций генов-регуляторов, когда незначительные изменения влекут громадный фенотипический эффект. Отмечая летальный исход большинства макромутаций, Тахтаджян вместе с тем допускал, что благодаря корректирующим и буферным эпигенетическим механизмам их отрицательный эффект может быть сведен к минимуму. Перспективная макромутация вряд ли может быть одноактным процессом, а скорее представляет собой серию быстро следующих друг за другом мутаций регуляторных генов.

В то же время Тахтаджян весьма скептически настроен в отношении перспектив решения вопроса быстрого или постепенного образования конкретных структур, органов, таксонов. По его мнению, с большой уверенностью можно говорить о сальтационном происхождении на основе архалаксиса четырехчленного цветка от пятичленного и трехбороздчатых пыльцевых зерен из более при-

митивных однобороздчатых. Сложнее решался вопрос о формировании спорангия высших растений в результате агрегации и сращения спороносных частей их водорослевого предка и формировании семян в результате агрегации спорофиллов стробила голосемянных, давшего начало цветку покрытосемянных.

Тахтаджян считал возможным, что в результате макромутаций высшие растения могли возникнуть от зеленых водорослей, голосемянные — от примитивных папоротников, однодольные — от двудольных, а также многие порядки, семейства цветковых растений и их роды. Признавая роль крупных скачков в макроэволюции, он отнюдь не отказался от селекционизма, напротив, подчеркивает: «Новые перспективные мутанты не дают начало новому таксону, если они не будут поддержаны и обработаны естественным отбором» (Там же. С. 511). Указывал Тахтаджян и на экологические аспекты, благоприятствующие выживанию макромутантов в условиях минимального соревнования с другими организмами. В числе таких благоприятных зон он назвал тропический дождевой лес, незаселенные океанические острова, новые пространства, образовавшиеся в результате крупных тектонических событий и геоморфологических процессов.

В книге «Эволюционные тенденции цветковых растений» Тахтаджян (Takhtajan, 1991) вновь подчеркивает, что перестройки на ранних стадиях онтогенеза растений — архаллакисы «происходят сравнительно редко, но в некоторых случаях они могут играть решающую роль в эволюции» (Там же. Р. 5). Ранее им в серии работ было показано, что неотения играла ключевую роль в появлении больших и процветающих групп растений, включая магнолиевых.

ГЛАВА 7

Неокатастрофизм в период доминирования СТЭ

Несмотря на доминирующее положение СТЭ в 40—60-х гг., неокатастрофизм в целом сохранил свои позиции и получил некоторое концептуальное развитие. Разработка таких проблем эволюционной палеонтологии, как причины неполноты палеонтологической летописи и неравномерности темпов эволюции, причины внезапных вымираний крупных таксонов на границах геологических периодов, по-прежнему приводила некоторых палеонтологов в лагерь неокатастрофизма. Новые данные и представления не могли коренным образом изменить неокатастрофизм. Его разнообразные гипотезы укладываются в рамки типологии, намеченной во вводной

главе. Часть их была проанализирована В. И. Назаровым (1991). Особенно подробно он рассмотрел доктрины А. Ванделя и А. Далька. Учитывая этот факт, мы сосредоточимся на типострофизме О. Шиндевольфа, представляющем собой наиболее полно разработанный вариант синтетического неокатастрофизма XX в. Далее мы рассмотрим некоторые новейшие гипотезы экогенетического неокатастрофизма. И, наконец, остановимся на взглядах Р. Гольдшмидта, так как здесь можно видеть и некий переход генетиков от идей о ведущем значении роли малых мутаций в эволюции к признанию, а иногда и абсолютизации макроэволюционного значения крупных мутаций.

7. 1. Синтетическая концепция макроэволюции О. Шиндевольфа

Сформулированные немецкими палеонтологами в 20—30-е гг. идеи неокатастрофизма детально разрабатывались на протяжении почти полувека в работах О. Шиндевольфа. Пожалуй, трудно назвать более маститого и авторитетного противника СТЭ в период ее наибольшей популярности. Самобытность и оригинальность этой концепции, тщательная обработка палеонтологического материала заставляла с вниманием относиться к его аргументам. Взгляды Шиндевольфа подробно разбирались и анализировались во многих работах. Практически все создатели СТЭ посчитали необходимым так или иначе оценить развиваемые им гипотезы. Ему принадлежит более 200 работ, в том числе несколько крупных монографий. Он занимался не только чисто палеонтологическими исследованиями кораллов, червей, головоногих моллюсков, трилобитов, но и вопросами стратиграфии, тектоники и петрографии. Его перу принадлежит также ряд работ по философии биологии и по истории эволюционных идей в палеонтологии. И все его труды так или иначе связаны с эволюционной проблематикой.



Отто Генрих Шиндевольф

7. 1. 1. Эволюция взглядов О. Шиндевольфа

Научная деятельность Шиндевольфа продолжалась более пятидесяти лет. Волею судьбы его первая работа о сифоноидальных образованиях аммоноидей, где он доказывал происхождение некоторых аммонитов от климений в результате сальтаций (Schindewolf, 1920), была опубликована в том же номере журнала, что и статья Р. Ведекинда, с которой мы начали анализ современного автогенетического неокатастрофизма. Последняя же работа была опубликована в 1969 г., за два года до смерти ученого. В этой крупной теоретической монографии «О типах в морфологической и филетической биологии» он не раз повторил мысль о том, что его ранние представления о базировании ключевых признаков филогенетических групп высокого ранга на особенно крупных эволюционных шагах уже не имеют значения. В целом он пришел к тем же выводам, что и генетики 60-х гг. и поэтому считал свои предшествующие критические возражения против сторонников СТЭ (Г. Хеберера, Дж. Симпсона, Э. Майра, Б. Ренша и др.) неверными.

Но между этими двумя работами сторонника сальтационизма и человека, примирившегося со СТЭ, лежит полоса интенсивных поисков аргументов в пользу сальтационизма. В очерке по систематике аммоноидей (Schindewolf, 1925) была сформулирована гипотеза протерогенеза. В основополагающем же труде по истории развития головоногих моллюсков (Schindewolf, 1929) был сформулирован ряд общезволюционных положений, получивших всестороннее теоретическое обоснование в монографии «Палеонтология, учение о развитии и генетика» (Schindewolf, 1936), которая по праву считается первым трудом, написанным с позиций неокатастрофизма, где дан современный синтез эволюционной морфологии, эмбриологии, генетики и палеонтологии. Вторым произведением подобного рода стала книга «Основы и методы палеонтологической хронологии» (Schindewolf, 1944), в которой изложены его взгляды на факторы эволюции, на автогенетический характер изменений и т. д. Через 4 года выходит небольшая книжка «Сущность и история палеонтологии», а еще через два года сразу две монографии «Проблемы палеонтологии» и «Фактор времени в геологии и палеонтологии». Эти два труда стали концентрированным выражением теоретических построений и фактических доказательств в пользу автогенетического неокатастрофизма. По богатству идей и материалов им нет равных в литературе. Именно здесь было изложено учение о типострофизме и проанализированы переломные моменты истории органического мира на грани геологических эпох. Тем удивительнее, что уже через два года он начинает выражать неудовлетворенность своей теорией, разрабатываемой в течение предыдущих тридцати лет, и приступает к разработке оригинальной гипотезы о влиянии космических излучений на ход коренных преобразований в органическом мире, т. е. по существу переходит на

позиции эктогенеза, учитывающего мутагенное воздействие внешних агентов. Именно в ходе критики этой концепции, как мы упоминали, и появился термин неокатастрофизм для обозначения данного направления в эволюционной теории.

Наконец, в последней работе Шиндевольф фактически принимает положения СТЭ и заявляет об отказе от неокатастрофизма. Такая способность критически относиться к своим взглядам свидетельствует прежде всего о незаурядном мужестве ученого, признавшего правоту оппонентов на склоне лет, но, конечно, само по себе подобное признание ничего не говорит о неправоте взглядов, которые не только сохранили множество сторонников, но и усилились среди палеонтологов и биологов.

Учитывая, что общие эволюционно-биологические взгляды Шиндевольфа не раз разбирались в работах отечественных и зарубежных авторов (Ежиков, 1940; Rensch, 1954; Simpson, 1953, 1970; Newell, 1956; Давиташвили, 1966, 1969; Коробов, 1971; Лукина, 1972; Wappler, 1973, и др.), в том числе в нашей с К. М. Завадским книге «Эволюция эволюции» (1977), мы остановимся только на главных идеях Шиндевольфа.

7. 1. 2. Учение о типострофах

Обосновывая статус палеонтологии как исторической науки, Шиндевольф подчеркивал, что она изучает не вечные законы природы, а факторы и законы органической эволюции, проявляющие свое действие только в определенные периоды геологического времени (Schindewolf, 1964). Органическая эволюция, по его мнению, подобна движению экипажа, у которого постоянное вращение колеса обеспечивает поступательное движение вперед. Поэтому «так называемые законы эволюции» (протогенез, анастрофы, орогенез, закон специализации, естественный отбор, аллометрический рост и т. д.) периодически сменяют друг друга в ходе эволюции, кружась в таком же монотонном движении, как спицы колеса. Эта периодическая смена частных законов, обуславливая отсутствие жесткой детерминации эволюции, в то же время служит основой для действия ее общих законов — необратимости, неравномерности темпов и прогрессивной развития. Для доказательства их действия он привлекает богатейший палеонтологический материал по различным группам. Так, например, он отмечал, что древнейшие представители растительного мира — водоросли оставались неизменными на протяжении двух миллиардов лет, в то время как более юные представители флоры (папоротниковые, голосеменные, покрытосеменные и др.) претерпели за несколько сот миллионов лет бурные эволюционные преобразования.

Растительные и животные царства, по мнению Шиндевольфа, развиваются не прямолинейно, не одновременно, а по многочислен-

ным, параллельным линиям. Определенные циклы эволюции можно выделить в истории всего органического мира и в каждом из филогенетических стволов. Он подробно анализирует вопрос о причинах периодически разражающихся крупных изменений флоры и фауны и отдельных филумов.

Разобрав аргументы в пользу решающего влияния геологических и климатических факторов на внезапное появление, прогрессивное развитие и вымирание крупных таксономических групп животных, Шиндевольф не согласился с ними. Ведущая роль в эволюции органического мира, по его мнению, принадлежит внутренним факторам, заложенным в конституции самих организмов. «Естественноисторическое развитие представляется нам не как случайный, стимулируемый и направляемый условиями среды эктогенез, а как автогенез (т. е. процессы развития, зависящие от внутренних факторов, осуществляющие собственное формирование на основе унаследованных возможностей)» (Schindewolf, 1950. S. 429).

Подобно многочисленным своим предшественникам Шиндевольф выделяет трехфазные циклы в филогенезе крупных таксонов (типогенез, типостаза и типолиз). Признавая сходство современных законов с законами прошлого, он, однако, писал: «Мы убеждены, что законы современного изменения органических форм действовали и в доисторический период, но мы считаем, что этого недостаточно для объяснения всех естественно-исторических событий большого масштаба» (Там же. S. 384). Как мы уже не раз показывали, сама попытка выделить три фазы в филогенетическом развитии была традиционна для немецких эволюционистов. Еще Э. Геккель называл стадию подъема, соответствующую юности в индивидуальном развитии, стадию расцвета (т. е. зрелости) и стадию дегенерации (т. е. старости). В XX в. эти представления нашли отражение в основном в трудах Р. Ведекинда, К. Бойрлена, А. Ванделя.

В каждом эволюционном цикле происходит скачкообразное появление новых форм разного таксономического ранга, названных автором «типами». Сразу же после возникновения тип распадается на таксоны более низкого ранга (класс — на порядки, порядок — на семейства, семейства — на роды и т. д.). Внезапно и стремительно за короткий промежуток геологического времени почти одновременно возникает громадное число «подтипов», варьирующих основной «тип» в самых различных направлениях, но сохраняющих при этом его основные черты. Здесь действуют законы протогенеза и макромутаций. Типовые признаки, как правило, являются неадаптивными. Типогенетические фазы слишком коротки, чтобы медленно действующий отбор мог оказывать какое-то влияние на ход процессов.

Шиндевольф привел немало примеров возникновения макромутаций у палеозойских и мезозойских кораллов. Убедительно была им показана связь между четырехлучевыми палеозойскими кораллами и солнечными мезозойскими и кайнозойскими кораллами,

а именно развитие септолаппарата у четырехлучевых — к септолаппарату солнечных. Здесь развитие идет от первичной билатеральной к радиальной симметрии. Внезапные перекечки типов происходят на раннеонтогенетических или даже эмбриональных стадиях, где естественный отбор, по мнению Шиндевольфа, еще не мог действовать. «Факторы же внешней среды действуют лишь как неспецифические импульсы, которые высвобождают возможности, уже имеющиеся в наличии, но количество и качество новообразований обусловлено исключительно самим организмом» (Там же. S. 428). Вместе с тем он резко возражал против оценок его эволюционных воззрений как филогенетического преформизма. Напротив, он утверждал, что во время каждого типогенеза происходит возникновение новых возможностей эволюции.

В 40-х гг. Шиндевольфу возражали многие палеонтологи. В частности, В. Гросс (Gross, 1943) указывал, что ископаемые не демонстрируют следов возникновения новых форм в результате типогенеза. Так называемые промежуточные формы характеризуются сочетанием как прогрессивных, так и примитивных черт. Классический пример переходной формы — археоптерикс, по мнению Гросса, должен быть воспринят как наиболее специализированный отряд рептилий.

За типогенезом, согласно Шиндевольфу, следует типостаза, во время которого происходит преобразование и дифференциация в рамках устоявшегося типа организации. Если на предыдущей фазе действовали исключительно внутренние факторы, то здесь и внешние факторы определяют формирование приспособительных признаков. Фаза типостаза значительно длиннее типогенеза и характеризуется скоростями эволюции на несколько порядков ниже. На этой фазе борьба за существование и естественный отбор элиминируют неприспособленные типы организации, а оставшиеся начинают медленно и постепенно преобразовываться, приспособляясь к условиям внешней среды (Schindewolf, 1950. S. 327).

Вместе с тем Шиндевольф постоянно подчеркивал ортогенетический характер эволюции во время типостаза. Противопоставляя свои взгляды дарвинизму, он считал, что естественный отбор не способен создать ничего принципиально нового, воздействует только на самые поздние стадии онтогенеза, на которых дошлифовывает в адаптивном отношении существующий тип организации, что повышаемая отбором приспособленность является завершением эволюции, а не ее началом и что естественному отбору принадлежит весьма скромная роль посредника между организмом, космическими и земными воздействиями. В понимании Шиндевольфа «естественный отбор является главным образом негативным фактором, элиминирующим типы, существование которых в данных условиях невозможно» (Там же. S. 416).

Шиндевольф считал, что «если в типостазе эволюция строго детерминирована, осуществляясь направленно под действием орто-

селекции и ортогенеза, то возможности формообразования постепенно растрачиваются и сужаются» (Там же. S. 319). Ортогенез, подавляя действие естественного отбора, нередко приводит к сверхспециализации, которой начинается следующая фаза цикла — типолит. На этой фазе наблюдаются различные отклонения в ортогенезе, непропорциональное развитие отдельных органов, гигантский рост, многочисленные признаки дегенерации, ослабление репродуктивных способностей и т. д. Постулируя для этой фазы «телеологический ортогенез», он приходит к выводу о неизбежности вымирания таксонов, загнанных в эволюционный тупик неотвратимо прогрессирующей специализацией. Это конец цикла. Естественный отбор быстро элиминирует сверхспециализированные или дегенерировавшие формы.

Данное Шиндевольфом графическое изображение эволюции таксонов в виде постоянных по толщине прямых линий, проведенных от точки возникновения до вымирания, по мнению Э. Кауффмана (1986), дает неверное толкование событий. Оно скрывает подлинную динамику видообразования, колебания в разнообразии таксонов, в скорости вымирания. Изображая аммонитовые подсемейства в виде прямых линий, Шиндевольф сделал вывод о том, что в конце мела произошло их массовое вымирание. Однако более детальный график показывает, что эволюционный пик достигнут к середине мела, тогда же началось и их сильное вымирание, а к позднему мелу, т. е. маастрихту, сохранились лишь отдельные роды и виды, и их вымирание отнюдь не было столь драматичным, как это изображал Шиндевольф.

Графическое изображение циклического филогенеза не раз было проверено и в трудах других крупнейших палеонтологов (Müller, 1955). Стратиграфически обработав громадный материал по трилобитам, наутилиям, аммонитам, брахиоподам и рептилиям, Мюллер показал, что графически наблюдается только приблизительно сходство с представлениями Шиндевольфа. Оказалось, что каждая группа имеет не одну, а множество фаз расцвета, так же как и не раз наступали фазы упадка. По мнению Мюллера, их только при большом воображении и схематизации можно представить как чередование циклов Шиндевольфа. Филогенез более мелких систематических групп еще меньше похож на его схему. Не усматривал Мюллер и никакой внутренней обусловленности перехода от цикла к циклу. Наступят ли циклы расцвета, регресса, прогресса или стазиса, зависит не от внутренней детерминации филогенетических событий, а от общего взаимодействия факторов эволюции, действующих в определенной среде.

Насколько проблематичными были для современников Шиндевольфа понятия «периода расцвета», «типогенеза» или «эксплозивных фаз», видно из обзора специального симпозиума, состоявшегося в Эль Пасо (Henbest, 1952). Так, например, в докладе Купера и Вильямса было показано на основе анализа 1200 родов

брахиопод многократное наступление фаз расцвета в различных группах. Так обстояло дело с данными палеонтологии. Еще менее ответствовали взглядам Шиндевольфа данные генетики.

Хотя Шиндевольф и утверждал, что развиваемые им представления в какой-то степени подтверждаются отдельными данными генетики, эмбриологии и физиологии развития, он вынужден был признать, что постулируемые им механизмы типогенеза и типостаза не действуют в настоящее время. Поэтому он писал: «Скорее можно считать, что наряду с явлениями, аналогичными происходящим в настоящее время, в доисторический период имели место еще и другие процессы, которые, как относительно резкие события, разделены большими промежутками времени и посему недоступны наблюдению и эксперименту» (Schindewolf, 1950. S. 333). Ссылаясь на опыт геологических исследований, он приходит к выводу, что знание современных факторов и законов оказывается недостаточным для теоретической реконструкции истории органического мира. Для концепции Шиндевольфа в целом характерна антиактуалистическая направленность. Эволюция органического мира, по его мнению, «может быть объяснена только на основе палеонтологии как исторической науки, опирающейся на реальный фактический материал», а «генетика при этом должна играть подчиненную роль из-за невременного характера изучаемых ею законов» (Там же. S. 360).

Однако в своей последней работе Шиндевольф (Schindewolf, 1969) не раз повторял, что его прежние представления о том, что ключевые признаки таксонов высокого ранга восходят к крупным мутациям и что размер вновь образованного таксона зависит от размера мутаций, больше уже не имеют значения. Практически он пришел к точке зрения, защищающей СТЭ. Тем самым все его возражения, выдвигаемые ранее против концепции Хеберера об аддитивном типогенезе, потеряли смысл. Вот почему и сам Хеберер в последнем издании книги «Эволюция организмов» (Heberer, 1974) считал, что с признанием Шиндевольфа исчезает необходимость дискуссии о решающей роли в эволюции макромутаций. Парадоксальность ситуации состоит в том, что буквально через несколько лет уже сами сторонники СТЭ начали отводить макромутациям все большую и большую роль в эволюции.

7. 1. 3. Гипотеза о космических факторах эволюции

Разочаровавшись в автогенетических объяснениях эволюции живого, Шиндевольф (Schindewolf, 1954, 1963) решительно отверг предположения о планетарных причинах макроэволюции. Он считал, что переломные моменты в истории органического мира хронологически не совпадают с орогенетическими процессами, которые к тому же не захватывали одновременно множество экологиче-

ских зон. Процессы коренных преобразований органического мира, по его мнению, были связаны с усилением мутирования в результате мощных взрывов космической или солнечной радиации. Космические факторы воздействовали одновременно на органическое население всего земного шара, вызывая вымирание представителей многих таксономических групп и в то же время появление новых более прогрессивных форм, возникающих в результате удачных макромутаций. Шиндевольф рассматривает не только прямое действие космических излучений, но также и усиленное образование под их влиянием радиоактивных изотопов, которые, проникая в организм, вызывают макромутационные изменения (Schindewolf, 1954. S. 459). Губительное воздействие радиоактивного излучения, по его мнению, особенно сильно сказывалось на крупных и долгоживущих организмах, у которых в ходе онтогенеза накапливалось большое количество летальных, полублетальных и стерильных мутаций. Расцвет же «молодых стволов без труда может быть объяснен экологическими факторами: заселением обширных открытых пространств, оставшихся свободными после вымирания старых стволов» (Там же. S. 462).

Шиндевольф вполне сознавал, что его гипотеза — лишь одно из возможных объяснений механизмов макроэволюции. Оставались необъясненными факты расхождения во времени крупных преобразований флоры и фауны. Неясно было и как космическое излучение воздействует на морские организмы, учитывая экранирующий эффект водной среды. Отмечал он и несоответствие своей гипотезы экспериментальной генетике, свидетельствующей о летальности или пониженной жизнеспособности мутантов, возникающих в результате ионизирующего облучения (Schindewolf, 1963. S. 442). Да и астрономия, по его признанию, еще не располагает какими-либо данными о том, что во времена коренных изменений «фауны (в круглых цифрах 75, 200, 400 и 500 миллионов лет тому назад) и только в те времена имели место космические события, которые привели к сильному повышению космического излучения» (Schindewolf, 1954. S. 465).

Признавая сложность проблемы и слабую обоснованность гипотезы, Шиндевольф все же считал возможным остановиться именно на ней после многолетних поисков причин макроэволюции. Преимущество своей идеи о том, что сложный механизм биосферы через воздействие космического излучения может быть и приведен в расстройство, и пущен вновь в ход, Шиндевольф усматривал только в постулировании причины, «которая развертывала свою деятельность во всем мире и охватывала общие биотопы моря, суши, пресных вод и воздушного пространства, как и стволы самых различных групп» (Schindewolf, 1963. S. 400). Однако основным в своей теории он считал не столько предлагаемый им механизм макроэволюции, сколько твердо установленную неравномерность темпов развития живого и существование пери-

одов коренных изменений в морской и наземной фауне на границах протерозоя и палеозоя, палеозоя и мезозоя, мезозоя и кайнозоя (Schindewolf, 1958).

Для объяснения этих феноменов Шиндевольф и обращался столь упорно к доказательству доктрины неокатастрофизма, в которой были объединены представления о макромутациях, ортогенезе, автогенезе, естественном отборе и других элементах разных эволюционных концепций. Признавая роль дарвиновских факторов эволюции, он отводил им явно подчиненное значение. Разочаровавшись в возможности доказать реальность постулируемых причин смены факторов и закономерностей эволюции, Шиндевольф вынужден был фактически перейти на позиции СТЭ. Весь опыт изучения макроэволюции и истории эволюционных идей привел его к убеждению, что наши знания о каузальных основах эволюции, полученные путем экспериментального изучения современных процессов, должны лишь осторожно дополняться поправками на специфические условия прошлых эпох. А в распоряжении эволюционной теории и генетики в конце 60-х гг. еще не было надежных данных о возможности скачкообразного возникновения видов и таксонов более высокого порядка. Вот почему крупнейший представитель современного неокатастрофизма накануне смерти отрекся от своих постулатов.

7.2. Эктогенетический неокатастрофизм

7.2.1. А были ли кризисы?

Как ранее уже отмечалось, к эктогенетическому неокатастрофизму относятся учения, признающие связь коренных преобразований и важнейших новообразований в эволюции живого с внезапно наступавшими изменениями геологических, физико-географических и космических условий. Разнообразие этих гипотез очень велико и их число увеличивается буквально с каждым днем, так что мы вынуждены будем прибегнуть лишь к рассмотрению целых их групп, отличающихся между собой в постулировании ведущего абиотического фактора, якобы ответственного за коренные преобразования в органическом мире. Это тектонические, нептунические, климатические, газово-химические, космические и астероидные гипотезы. Встречаются нередко и работы, где рассматривается сопряженное воздействие двух или трех из этих групп факторов.

В качестве примера упомянем лишь разногласия по поводу причин так называемого «фанерозойского кризиса», связанного с резким уменьшением разнообразия морских и наземных животных и растений на границах перми и триаса, когда разнообразие только на уровне семейств резко сокращается к концу перми с 228 до 161. В качестве причин такого кризиса назывались отравление организ-

мов рассеянными элементами, сокращение ареалов в результате тектонических процессов, рост уровня радиоактивного фона, изменение запасов пищевых ресурсов или же колебания солености (см.: Павлова, 1924; Давиташвили, 1969; Крамаренко, Чепалыга, 1974; Catastrophes..., 1984; Dynamics..., 1986; Шиманский, 1987; Татаринов, 1988а; Куртийо Винсент, 1990; The Mass., 1994; The Great., 1996, и мн. др.).

Более того, сама мысль о глобальных экологических кризисах, хоть и получила широкое распространение в палеонтологии, разделяется далеко не всеми. Как правило, палеонтологические данные расшифровываются по-разному в зависимости от теоретико-методологических установок отдельных исследователей. В подтверждение этого утверждения приведем позицию А. Г. Аблаева и И. В. Васильева (1979), которые считают вообще неправомерным говорить о глобальных экологических кризисах. Их данные по кайнофитовым флорам свидетельствуют об их преемственности с флорами позднего меловита и не дают оснований говорить о резких сменах растительности на границах мела и палеогена, палеогена и неогена, неогена и антропогена, которые во многих других работах трактуются именно как переломные. Авторы уверены, что преемственность флор в течение всего кайнофита повсеместна и доказывается наличием переходных форм во всех смежных стратонах, где для такого сравнения имеются достаточные данные.

Скептически к выделению общих этапов в истории органического мира относятся и многие другие исследователи (Соколов, 1977; Степанов, 1988) и даже постоянный критик дарвинизма и градуализма С. В. Мейен (1974, 1975, 1987), который не раз справедливо указывал на субъективизм в определении и выделении таких этапов. В последней обобщающей работе этого выдающегося палеоботаника рассмотрены основные черты флорогенеза, которые могут быть прослежены от карбона до наших дней. Мейен (1987) показал, что флористическая дифференциация растительности нарастала постепенно, достигая максимума к поздней перми, сказываясь не только в доминирующей группе растений, но и в их общем видовом составе. Затем дифференцированность сокращается, появляются растения космополиты. По мнению Мейена, в процессах дифференциации и дедифференциации растительности невозможно выделение единого ведущего фактора. Здесь значимыми были сложные конstellляции таких факторов, как изменение климата, рельефа, движение материков, трансгрессии, регрессии, процессы горообразования и т. д. При всем громадном влиянии климатических изменений они сказывались не столько на смене флор, сколько на смещении границ фитоценозов. Мейен ставит под сомнение широко распространенное представление об опережающей эволюции флоры по сравнению с эволюцией фауны. Он показывает, что позднемеловые покрытосеменные сильно отличаются от кайнозойских. А смена их происходит не в середине мела, а на границе мела и кайнозоя.

Обсуждая возможные причины глобальных экологических кризисов в эволюции кораллов, В. Л. Лелешук отмечает, что даже в период массовых вымираний наблюдаются случаи, «когда представители отдельных родов были многочисленны до и после кризисов» (1979. С. 31). Вместе с тем в отложениях, соответствующих эпохам кризиса, они или полностью отсутствуют, или встречаются редко. Например, род *Suringopora* весьма многочислен и в раннем карбоне, и в раннем девоне, но очень редко встречается в фаменском ярусе. Он считает, что установленные в истории кораллов фаменский и раннетриасовые кризисы в действительности были постепенны. Им обычно предшествовали увеличение специализации группы, чрезмерное возрастание численности популяции, замедление темпов эволюции. В конечном итоге все это приводило к обеднению таксономического состава. При этом оказывалось, что биологический прогресс, связанный с увеличением численности популяций, значительно изменяет экологическую среду, что и оказывалось губительным для этих групп.

По мнению Л. П. Татарина (1988а), многочисленные схемы смены мезозойской биоты на кайнозойскую, в которых филумы многих семейств рептилий как будто бы резко обрываются на границе мела и палеогена, являются фальсифицированными. В них не учитывается тот факт, что многие семейства уже в верхних ярусах мела — маастрихте были представлены всего лишь одним или несколькими видами. То, что на схеме выглядит в виде внезапного исчезновения семейства, в действительности представляло собой результат постепенного сокращения числа видов данного семейства. В качестве примера он называет гидрозавров. Из них в маастрихт переходит 18 видов, а в верхнем его ярусе встречаются всего два вида, которые окончательно исчезли еще до начала палеогена. В верхней половине яруса вымирают и такие группы динозавров, как хищные и цератонты. Татарин справедливо указывает, что в случае принятия гипотезы о глобальной катастрофе, вызванной падением астероида, совершенно непонятным остается выживание млекопитающих в этот период. Более того, многие рептилии — прежде всего ящерицы (исключая мезозавров), змеи, черепахи, крокодилы, бесхвостые и хвостатые амфибии пересекли границу мела и палеогена, как бы на закате ее. Крокодиловые хампсозавры вообще существовали только с середины мела и до конца палеогена. Существуют и другие примеры постепенного обновления фауны рептилий (крокодилов и черепах) на протяжении всего мела, хотя некоторые их семейства и вымерли к его концу.

К идее глобальных кризисов скептически относятся и многие зарубежные палеонтологи. Подробно проанализировав локальные фауны сходного состава, включая и динозавров, и позднемеловых млекопитающих, обитавших в условиях прибрежных низменностей, Дж. Арчибальд и У. Клеменс (1986) приходят к выводу, что имеющийся материал не подтверждает гипотез о внезапных катастро-

ного масштаба (Gilluly, 1967; Яншин, 1973, 1983). Во-вторых, даже такие грандиозные физико-географические изменения, как оледенения, оказывали умеренное воздействие на эволюцию животных и растений. Они приводили обычно лишь к изменениям локализации биогеографических зон и ареалов отдельных видов. В-третьих, такого рода события действовали в основном не как творческий фактор, вызывающий бурное развитие органического мира, а напротив, лишь как фактор, уничтожающий узкоэндемичные формы. Подобные выводы были сделаны на основании данных палеонтологии рядом исследователей (Schindewolf, 1950, 1954; Henbest, 1952; Simpson, 1953, 1970; Romer, 1966, и др.).

Гипотезы о периодических грандиозных изменениях живого под влиянием тектонических процессов были отвергнуты в первую очередь потому, что современная биология не располагает данными, свидетельствующими в пользу чисто абиогенной природы факторов арогенной эволюции. Так, например, А. Мюллер считал, что «невозможно координировать тектонические процессы с фазами расцвета» (Müller, 1955. S. 43). Возникновение новых генетических изменений, являющихся основным материалом для действия естественного отбора, не индуцируются горообразовательными процессами, а интенсивность естественного отбора и борьбы за существование определяется преимущественно биотическими взаимоотношениями. Отказавшись от дарвиновского объяснения эволюции, авторы подобных гипотез не смогли объяснить влиянием тектонических процессов механизмы формирования прогрессивных форм.

Были предложены и новые варианты гипотез о решающем влиянии тектонических процессов на развитие органического мира. В результате палеонтологических исследований морской фауны Подмосковного бассейна Е. А. Иванова (1955, 1958) пришла к выводу, что вопреки распространенному мнению крупные шаги эволюции происходили не после периодов диастрофизма, а предшествовали им. Опираясь на гипотезу об усилении миграции радиоактивных элементов к поверхности Земли во время крупных диастрофов, она высказала предположение о решающем воздействии этого процесса на эволюцию живого. На увеличение концентрации радиоактивных элементов организмы должны были реагировать намного раньше, чем изменится характер геологических процессов. При этом чем более крупные процессы происходили в земной коре, тем на большей территории они отражались, вызывая крупные изменения в органическом мире.

Сходная мысль была выдвинута и другими исследователями (Дыса, Нестеренко, Стюас, Широков, 1960). Они исходили из данных о значительной концентрации радиоактивных элементов в лавах современных вулканов и ссылались на весьма незначительную интенсивность современного вулканизма по сравнению с вулканизмом предшествующих эпох. Опираясь на подобные факты, авторы

сделали попытку объяснить процессы коренных преобразований в органическом мире воздействием ионизирующей радиацией, усиливающейся в периоды интенсивного орогенеза. Незначительное, на первый взгляд, повышение содержания радиоактивных элементов в продуктах вулканического извержения заражало атмосферу и гидросферу Земли и тем самым вызывало вымирание доминирующих групп и быстрое образование новых таксонов.

В качестве причины экологических кризисов названы и периодические изменения магнитного поля Земли (Ремизовский, 1985; Лопер, McCartney, 1986). Не вдаваясь в детальный анализ такого рода гипотез, следует отметить, что в подобных представлениях недостаточно, а часто и совершенно не учитывается роль разнообразных биотических отношений в эволюции органического мира. Не получает в них объяснения и избирательность воздействия радиоактивных элементов на органический мир. Не ясно, почему увеличение концентрации радиоактивных элементов в земной коре было губительным для одних таксонов, в то время как другие близкородственные им не только сохранились, но и нередко интенсивно развивались? К тому же весьма гипотетично само усиление вулканизма в прошлые эпохи, равно как и постулируемое совпадение эволюционных преобразований с эпохами орогенеза.

7. 2. 3. Нептунические гипотезы

В тесной связи с тектоническими гипотезами находится попытка объяснить коренные преобразования морской фауны причинами «нептунического» порядка, сводящаяся к поиску причин «биотических революций» в колебаниях уровня моря (Newell, 1956, 1963, 1972). Ньюэлл считает, что в течение последних 600 млн лет произошли по меньшей мере десятки больших и сотни малых изменений уровня океанов и морей. При этом как родоначальника попыток связать вымирания с колебанием уровня моря он называет Т. С. Чемберлина.

Ньюэлл отчетливо понимал, что сами по себе колебания уровня океана не могли служить причиной массовой гибели разнообразных видов, отличающихся между собой морфологическими, физиологическими и экологическими признаками. Однако они могли приводить к исчезновению немногих ключевых видов наземной или морской фауны, а также и к внедрению новых форм. Такие нарушения уже устоявшихся и сбалансированных экологических взаимоотношений вызывали цепную реакцию, нарушающую всю систему биоценологических связей. Следствием этого были процессы массового вымирания, одновременно охватывавшие как наземных, так и морских животных.

Учитывая, что трансгрессии и регрессии морей и океана носили, как правило, локальный характер и не могли, следовательно,

но, вызвать сразу глобальную перестройку органического мира и повсеместное вымирание космополитических видов, Ньюэлл рассматривает сокращение плотности и географического ареала вида как процессы, предшествующие его окончательному исчезновению, так как снижение численности популяции ниже какой-то критической точки повышает шансы ее исчезновения в результате случайных колебаний (Newell, 1963). Кроме того, в силу сложных внутривидовых отношений плотность популяции оказывает определенное воздействие на ядоустойчивость организмов, их способность переносить колебания температуры и содержания кислорода в воде. И наконец, оптимальная плотность популяции играет особо важную роль в размножении раздельнополюх организмов с наружным оплодотворением. Таким образом, Ньюэлл отводит внутривидовым факторам решающую роль в окончательном исчезновении видов, однако их влияние начинает сказываться только после того, как в результате изменений абиотических средовых параметров произойдет резкое сокращение численности популяции. В его концепции мы видим, таким образом, довольно оригинальное сочетание принципов селекционизма и неокатастрофизма.

Нептуническая гипотеза Ньюэлла критиковалась многими авторами (Степанов, 1959; Давиташвили, 1969; Simpson, 1970; Найдин, 1976, и др.). Однако она нашла и многих сторонников (Мернер, 1986). Так, например, Г. У. Линдберг глобальными трансгрессиями и регрессиями объясняет особенности эволюции рыб в третичном и четвертичном периодах (1972, 1974). Амплитуда колебаний уровня морей и океанов, по Линдбергу, составляет несколько сот метров. Следует заметить, что если выдвигаемая им гипотеза позволяет объяснить эволюцию и географическое распространение рыб, то остается непопаятым, как при таких колебаниях уровня морей и океанов могла сохраниться наземная фауна и флора. Глобальные изменения уровня океана признаются многими геологами (Халлем, 1983; Казаринов, 1976, 1979; Малиновский, 1979), что, как правило, связывается с пульсационной гипотезой глобального тектогенеза.

В ходе более чем двадцатилетней разработки своей гипотезы сам Ньюэлл в конечном счете признал ее ограниченность. Выступая на симпозиуме «Биологические изменения на границе мезозоя и кайнозоя», он указывал на осушение внутренних морей в маастрихте как причину понижения средней температуры в период позднего мела до раннего палеоцена, что и вызвало подлинную биотическую революцию. В то же время он допускал и возможность существования космических причин вымирания в данный период. Признавая, что «проблема массовых вымираний остается пока нерешенной» (1986. С. 132), он сохранил уверенность в возможности нахождения правильного ответа на этот вопрос. Вместе с тем Ньюэлл ясно осознавал и комплексный характер причин вымирания,

когда совместно проявляется действие таких факторов, как размер ареала, климат, уровень океана, химический состав атмосферы и океана. Допускает он возможность вмешательства в эволюцию и уникальных причин.

Трансгрессии и регрессии морей, как и все остальные геологические явления, носили всегда локальный характер, т. е. были всегда регионально ограничены. Подъем и осушение области, ранее покрытой морем, может привести только к вымиранию местной морской фауны (Буко, 1979). Однако подобные процессы никогда не приводили к биотической катастрофе, так как представители прежней морской фауны всегда имели достаточно времени для миграции вместе с отступающим морем. Как правильно отмечал О. Шиндевольф (Schindewolf, 1944), геологические события такого рода приводят лишь к локальным изменениям животного мира, но не ведут ни к одновременному глобальному исчезновению крупных, ни к ограничению возможности географического распространения жизнеспособных групп организмов.

7. 2. 4. Климатические гипотезы

Выше мы уже разбирали аргументы против признания изменений климата как главной причины резких изменений биоты. Вместе с тем эта гипотеза продолжала и продолжает находить новых сторонников. Так, например, У. Д. Мэттью (Matthew, 1950) считает, что климат менялся ритмически, изменяя тем самым и направление эволюции. Эпохи гумидного климата и обилие пищевых ресурсов способствовали специализации позвоночных, а сменяющие их эпохи аридного климата обуславливали эволюцию в сторону приобретения генерализованных адаптаций. По мнению С. М. Яблокова-Ханзоряна (1963) каждый климатический цикл обуславливал две принципиально различные фазы в эволюционном процессе: при понижении температуры происходило обеднение органического мира и специализация; при потеплении же — обогащение и ароморфозы. Таким образом, и Маттей, и Яблоков-Ханзорян совершенно по-разному трактуют эффект климатических воздействий на эволюцию живого.

В работах В. А. Красиловой (1973, 1977) также развивается мысль о том, что «климатические циклы — основные причины этапности эволюции (1973. С. 238), а расчленение истории органического мира на отчетливые этапы происходит в соответствии с масштабом климатических циклов. Ритмические изменения климата, по мнению Красиловой, периодически превращают экологические закрытые биоценозы в открытые и тем самым изменяют направление эволюции: «тенденция к специализации, к сужению экологических ниш и т. д. сменяется стремлением к экологической экспансии и приобретению новых адаптаций» (Там же. С. 236). Срав-

нивая экологическую «емкость» тропических биоценозов и биоценозов умеренных широт, Красилов вполне справедливо отмечает, что в низких широтах возрастает плотность заполнения и «емкость» экологического пространства. Однако несколько неожиданно звучит его вывод, что это якобы свидетельствует о том, «что при похолодании биоценозы оказываются перенасыщенными, а при потеплении — недонасыщенными» (Там же). В первом случае, по мнению Красилова, происходит усиление интенсивности естественного отбора, эволюция «идет по пути массовой элиминации „избыточных” видов, а во втором — по пути обогащения видами за счет адаптивной радиации, иммиграции и типогенеза» (Там же).

Красилову не удается согласовать постулируемые им климатические циклы с этапами развития живого. Так, он указывает на крупные падения среднегодовых температур в начале и середине юры, в начале, середине и конце мела и т. д. Однако в распоряжении палеонтологов нет веских фактов о том, что именно в эти эпохи происходило снижение видового разнообразия. Само представление о ритмически изменяющемся климате Земли под влиянием геотектонических или космических причин еще находится на стадии гипотезы. На совпадение периодов резких похолоданий с вымиранием многих групп организмов и преобразование биоты указывали М. И. Будыко (1984), М. И. Будыко, Г. С. Голицын, Ю. А. Израэль (1985), А. Фишер (Fischer, 1981), А. Фишер (1986), Б. С. Соколов и М. А. Федонкин (1988) и многие другие авторы, но они, как правило, признавали, что эти похолодания преломлялись в своем воздействии на организмы через множество других факторов.

Хотя климатические изменения воздействуют на наземные формы значительно интенсивнее, чем на морские, тем не менее они никогда не являлись ведущими факторами эволюции сухопутной фауны и флоры. Даже такие радикальные пертурбации, как оледенения, которые за последние 600—650 млн лет происходили 5 раз (Кунин, Сардонников, 1974), оказывали очень умеренные воздействия на животный и растительный мир, хотя и привели к изменениям биогеографических зон. Отметим, что существуют и другие оценки. Так, Меннер с соавт. (Меннер и др., 1974) указывают на периодичность изменений климата в 300 млн лет, другие же авторы утверждают, что никакой периодичности вообще не было (Салоп, 1977). Сам диапазон разброса свидетельствует о гипотетичности таких оценок. Однако все эти изменения, как правило, затрагивали только географическое распространение или вызывали вымирание реликтовых форм (это особенно отчетливо проявилось в последствиях оледенения в четвертичном периоде). Сторонники же современных климатических гипотез, как и прежде, продолжают смешивать локальные эколого-географические явления с универсальной филогенией живого.

7. 2. 5. Космические гипотезы

Высказанная в 1927 г. М. И. Голенкиным гипотеза о космических факторах макроэволюции через несколько десятков лет была подхвачена и развита в работах В. А. Вахрамеева (1952) и М. В. Сеньяниновой-Корчагиной (1959). Опираясь на гелиоциркуляционную гипотезу, выдвинутую в гелиогеофизике, Сеньянинова-Корчагина пытается доказать существование определенной причинно-следственной связи между солнечными ритмами и сменой в истории Земли господствующих типов растений. Изменение солнечной радиации, по ее мнению, влекло за собой изменение температурного и водного режима Земли, следовательно и было ведущим абиотическим фактором не только в экспансии и в победе покрытосемянных в меловом периоде, но и гораздо ранее в процессах их формирования. Космогеотектонические циклы, ритмически повторяющиеся в истории органического мира, были основными факторами прогрессивного развития биосферы.

При современном уровне наших знаний гипотеза Сеньяниновой-Корчагиной является весьма маловероятной. Кроме того, остаются непонятными причины коренных эволюционных преобразований у других таксономических групп. Вряд ли прогрессивная эволюция растительного мира вплоть до появления покрытосемянных, а также арогенное развитие животного мира могут быть объяснены периодически наступающими изменениями в освещенности поверхности Земли.

Развивая гипотезу О. Шиндевольфа, В. И. Красовский и И. С. Шкловский (1957) объясняли причины макроэволюции тем, что солнечная система, передвигаясь в Галактике, периодически попадала в такие области, где плотность космического излучения в десятки и сотни раз превышала плотность современной космической радиации. Усиление космической радиации, продолжающееся десятки и сотни лет, влекло за собой «серьезные биологические и прежде всего генетические последствия» (Там же. С. 198), так как резко возрастала частота мутаций. С одной стороны, это влекло за собой губительные последствия для многих доминирующих, долгоживущих и специализированных животных. Именно космическими причинами, по мнению этих авторов, можно объяснить «великое вымирание» рептилий в конце мела. С другой стороны, значительное увеличение интенсивности «космического излучения могло оказаться важным, если не решающим фактором» (Там же) прогрессивного развития других животных и растений вследствие появления крупных полезных мутаций. «Не исключено, что пышный расцвет растительности в эпоху каменноугольного периода в значительной степени был связан с повышением уровня жесткой радиации» (Там же. С. 199).

Почти через тридцать лет сторонник этой гипотезы Д. Рассел (1986) дал обзор данных о распространении крупных репти-

лий в конце мела. По его мнению, найденные остатки крупных морских рептилий (ихтиозавров, мезозавров, плезиозавров) в отложениях маастрихта и кампан-маастрихта ничего не говорят об уменьшении видового разнообразия в конце мелового периода. Отдельные находки динозавров, по его мнению, также свидетельствуют о их повсеместном распространении в конце мела. Отвергая климатическую гипотезу массового вымирания рептилий, которая не в состоянии объяснить быстрое вымирание морских организмов, он так же, как и упомянутые выше авторы, считает причиной таких вымираний вспышки сверхновых звезд, влекшие за собой усиление фоновой радиации и жесткого ультрафиолетового излучения.

Анализируемым гипотезам нельзя отказать в оригинальности. Однако, к сожалению, они слабо подкреплены доводами астрофизики и противоречат палеонтологическим данным. В действительности же, по свидетельству даже самих палеонтологов-неокатастрофистов, процессы коренных преобразований органического мира растягивались на сотни тысяч и миллионы лет, а не происходили в течение нескольких столетий.

Критики этих гипотез не раз указывали, что макромутации так редки и, как правило, так вредны, что внезапные появления на их основе адаптивных форм сверхмаловероятны. Поэтому хотя эта гипотеза была поддержана некоторыми палеонтологами (Liniger, 1961; Vouageu, 1972), она встретила резкую критику и в целом отрицательную оценку со стороны многих биологов-эволюционистов (Н. Ньюэлл, В. Зимон, Л. Ш. Давиташвили, Г. Хеберер, Д. Л. Степанова, Дж. Симпсон и др.). В пылу критики некоторые из этих авторов отрицали факт существования периодов крупных преобразований органического мира и неравномерности темпов эволюции и даже самую возможность неожиданного появления нового абиогенного агента, влетающего в причинные механизмы эволюции и способного весьма существенно изменить скорость и направление действия естественного отбора.

В 1967 г. Ньюэлл (Newell, 1967) проанализировал данные о первом и последнем появлении в ископаемом состоянии по 225 семействам из всех крупных групп. Построенная им кривая показала интенсивное вымирание в позднем кембрии, позднем девоне, поздней перми, позднем триасе и меле. Эта работа была через четверть века продолжена Д. Раупом и Дж. Сепкоским (Raup, Sepkoski, 1982, 1986), проанализировавшими 3000 семейств морских организмов от поздней перми до плейстоцена. В этом промежутке было выявлено уже 12 максимумов вымирания с периодичностью примерно в 26 млн лет. Примерно около 26 млн лет составляют максимумы скоростей вымирания для обширной выборки из почти десяти тысяч ископаемых родов, вымерших в течение 1 млн лет (Raup, Sepkoski, 1984). Но если Ньюэлл подобные вымирания связывал с периодическими поднятиями материков, отступлениями моря и

следующими за этим изменениями климата, то Рауп с Сепковским предполагают, что климатические изменения могли быть вызваны космическими причинами, будь то изменения интенсивности солнечного излучения или же прохождение солнечной системы через Галактику. Это побудило к новым поискам каких-то астрономических факторов, действующих с периодичностью в 26 млн лет, которые пока, однако, не увенчались успехом.

7. 2. 6. Химические гипотезы

В начале 60-х гг. началось возрождение и гипотез о химических изменениях как главных причинах коренных изменений биоты. А. Фишер (Fischer, 1963) связывал эти изменения с колебаниями уровня солености океана. Им была предложена модель оттока рассола в нижние слои океана во время перми, что привело к снижению солености в верхних слоях пермского океана с 35 до 30 ‰. В целом эта идея была поддержана рядом авторов (Lantzy et al., 1977). По мнению Н. Мернера (Mörner, 1978; Мернер, 1986), изменение солености океана связано с понижением его уровня, что в свою очередь влияло и на уровень грунтовых вод на континентах, вызывая изменение растительности и вымирание млекопитающих на громадных площадях. Р. Г. Бенсон (1986) также связывал снижение уровня солености с понижением уровня океана и усматривал в этих процессах причины пермского вымирания и вымирания во время миоцена, когда прервалась связь океана Тетис с Мировым океаном. Превращение Тетис в теплые, изолированные моря с рядом глубоководных впадин привело к концентрации более 1.2 млн км² эвпаритов в серии озер. Это вело к повсеместному вымиранию стеногалинной морской фауны. Однако преграда вскоре оказалась вновь разрушенной и система обширных мелких и многочисленных озер-морей вновь оказалась соединенной с водами Атлантики. Вторжение океанических вод после гибели солоноводной фауны (преимущественно) остракодам. Пережив весь плейстоцен, она подверглась массовому вымиранию в плейстоцене, сохранившись только на дне Средиземного моря. Эти события, по мнению Бенсона, могут быть спроецированы на пермские события, когда началась морская стадия развития океана Тетис. В итоге из 24 семейств остракод перми границу с триасом пережили только 6 семейств, 4 из которых дошли до наших дней. Все они являются стеногалинными формами, приспособленными к стрессовым ситуациям.

В качестве одной из возможных причин кембрийской революции М. МакМенамин (1987) также называет изменение химического состава океана, а именно изменение концентрации фосфатов и изотопов серы и стронция. Обширные фосфатные отложения, приуроченные к границе докембрийских и кембрийских пород, свидетельствуют о глобальном фосфорогенезе в этот период. Это увеличи-

чивает доступность фосфатов и облегчает животным образование фосфатных скелетов. Однако данная гипотеза не согласуется с фактом широкого распространения организмов с известковым скелетом. Поэтому отложения фосфатов правильнее рассматривать как следствие более крупного и масштабного процесса — внезапного увеличения доступных питательных веществ в океане. Изобилие питательных веществ снизило необходимость в симбиотических отношениях с автотрофами и хемотрофами, что было характерно для предшествующих экосистем. В итоге могла увеличиться численность организмов, питающихся падалью и осадками. В свою очередь это вело к увеличению числа хищников. С достижением гетеротрофами критической массы началась, по словам М. Брювира, «экологическая цепная реакция», ведущая к созданию ниши, которая заполнялась все новыми и новыми видами.

Таким образом, мы видим, что здесь изменение химической среды рассматривается не в качестве некоего ударного фактора прямого действия, а как пусковой механизм перестройки системы экологических отношений.

7.2.7. Астероидная гипотеза

Центральное место в дискуссиях последних лет заняла гипотеза о падении крупных астероидов как причине глобальных экологических кризисов. Первые она была высказана М. Лаубенфельсом (Laubenfels, 1956). По его мнению, вымирание многих таксонов рептилий (динозавров, птерозавров и др.) в конце мезозоя было вызвано внезапным повышением температуры после падения на Землю огромного метеорита. Но тогда эта гипотеза не получила широкого распространения. Ведь естественно возникал вопрос: почему фактор, столь роковой для одних наземных животных не оказал заметного влияния на других и не вызвал повсеместного выжигания растений?

Ситуация изменилась в 80-х гг., когда В. Альваресом (Alvarez, 1979) было обнаружено повышенное содержание иридия в районе Губбио (северная Италия), а затем в соответствующих слоях Дании, Мексики, в осадочных породах Тихого океана и Атлантики, приуроченных к границе мезозоя и кайнозоя. Это позволило говорить о загадочном повышении в 1000 раз концентрации иридия по сравнению с обычным содержанием его в земной коре. В соответствующих слоях были обнаружены и повышенные содержания Co, Cs и Pt, которые также в больших количествах встречаются во взвешенном веществе. Исследования, направленные на доказательства именно взвешенного происхождения этих элементов, правда, не дали положительного результата. Тем не менее, в соответствии с этими фактами весьма правдоподобной стала выглядеть гипотеза Альвареса (Alvarez et al., 1980; Alvarez, 1983, 1987; Альварес, Азаро,

1990) о столкновении Земли с громадным метеоритом диаметром 10 и более километров как причине резкого повышения температуры, вызвавшего в свою очередь массовое вымирание животных на границе мезозоя и кайнозоя. Эта глобальная катастрофа влекла за собой целую цепь катастроф общепланетарного масштаба. всемирные потопы, глобальное похолодание, затем парниковое потепление, кислотные дожди и т. д. Причем период массового вымирания по оценкам самого Альвареса был практически мгновенным в геологической шкале времени — 1000 лет, а по оценкам Я. Смита — даже 10 лет. В качестве примера подобной катастрофы называют падение Тунгусского метеорита в 1908 г., когда были повалены леса по направлению падения, а ударная энергия оценивается в ~2.5 Мг Дж. Предполагается, что подобные события могли происходить один раз в несколько сот лет, т. е. довольно часто с геологической точки зрения. Но иногда, с периодичностью в несколько десятков миллионов лет, Земля могла сталкиваться с метеоритом более крупного масштаба, следствием чего были бы катастрофы общепланетарного характера. Ныне у этой гипотезы немало сторонников. В конце 80-х гг. их было, по данным самого Альвареса (Alvarez, 1997), около 100 человек из 13 стран.

Гипотеза Альвареса вызвала огромный интерес у публики, всегда готовой порассуждать о загадочном исчезновении громадных динозавров, и ожесточенную дискуссию среди представителей столь различных дисциплин как эволюционная биология, палеонтология, стратиграфия, литология, геохимия, геофизика, астрофизика и т. д., ранее, как правило, никогда не участвовавших в совместных обсуждениях подобных проблем. За 20 лет со дня публикации этой гипотезы ей были посвящены более трех тысяч только профессиональных работ. Она рассматривалась как важный шаг в формировании новой парадигмы в истории Земли и ее биосферы (Shaw, 1995) или даже как подлинная революция в этой области знаний (Alvarez, 1997). Однако среди палеонтологов, она, как и другие гипотезы неокатастрофизма, вызывает много возражений, связанных прежде всего с экологическими аспектами этой проблемы и избирательностью гибели более половины видов в результате глобальной катастрофы, происшедшей 65 млн лет тому назад (The Great., 1996).

Главная задача при этом заключалась в том, чтобы выяснить механизм воздействия этой катастрофы на процессы вымирания. В числе предложенных механизмов, как уже отмечалось, были тьма, холод, пожары, кислотные дожди, парниковое потепление. Альварес использовал при этом модель так называемой «ядерной зимы», могущей наступить после атомной войны. Образовавшаяся при ударе космического объекта пыль, будучи выброшенной в атмосферу, вызовет отражение солнечной радиации и глобальное похолодание, что приведет к угнетению фотосинтеза, разрыву всех пищевых связей и т. д. Позднее Ц. Эмилиани с соавторами разработали модель падения астероида в океан, что должно было вызвать парни-

ковый эффект. Дж. Кир и Т. Аренс считали, что парниковый эффект наступит и в случае падения астероида в район залегания известняков. Дж. Уоткинс, Х. Хартманн и Р. Принн рассчитали возможность выпадения кислотных дождей, становящихся вероятными из-за соединения кислорода и озона при повышении температуры. Велись и интенсивные поиски кратера, который должен был образоваться при столкновении Земли с космическим телом крупного размера и иметь диаметр около 150 км. Отсутствие его объясняют или падением метеорита в океан, или же его погребением под ледяным щитом Антарктиды.

Фантазия в этом направлении продолжает работать. Было высказано предположение, что подобные события происходили каждые 32 млн лет и обусловлены периодическим прохождением какой-то кометы через центр солнечной системы. В то же время высказывались соображения о том, что причиной повышения концентрации иридия была интенсификация вулканической деятельности (Озима, 1990).

Подробный анализ астероидной гипотезы в свете данных палеонтологии осуществлен Л. П. Татариновым (1988а). Он пришел к выводу, что из всех групп наземных позвоночных только относительно динозавров можно говорить о массовом вымирании в конце маастрихта. Однако и по ним имеются надежные данные о постепенном угасании уже в верхних слоях маастрихта, общая продолжительность которого составляет около 8 млн лет. Так что нет никаких оснований считать этот процесс вымирания мгновенным событием. Что же касается плацентарных млекопитающих, то их расцвет на протяжении всех горизонтов маастрихта был постепенным.

При общей оценке астероидной гипотезы прежде всего возникает вопрос о реальности столкновения Земли с небесным телом такого масштаба. Многие геологи считают, что иридиевая прослойка имеет земное, а не космическое происхождение (Officer, Drake, 1983, 1985). Другие указывают на отсутствие следов столкновения астероида с Землей и на невозможность объяснить «ударный» кварц падением астероида в океан (Hallam, 1984, 1987).

Вызывает эта гипотеза и чисто эволюционно-биологические возражения. Так, исчезновение таксона в одном месте отнюдь не означает его повсеместного вымирания; невозможно создание такого облака пыли, которое было бы способно подавить фотосинтез на всей поверхности Земли, включая и области, удаленные от места подобного падения (Stommel, Stommel, 1979); астероидная гипотеза не объясняет избирательности вымирания; астероидная гипотеза предполагает фактически мгновенное вымирание, тогда как уже доказано, что и фораминиферы, и динозавры исчезали постепенно на протяжении нескольких миллионов лет (Van Valen, Sloan, 1977; Hallam, 1987).

Конечно, вполне допустима мысль, что столкновения с астероидами могли иметь глобальные биологические последствия, од-

нако вряд ли они могли стать единственной причиной массового вымирания на протяжении всего маастрихта.

В заключение отметим, что молодая по возрасту астероидная гипотеза стоит в ряду прочих гипотез, выдвинутых ранее физиками, астрономами, геофизиками. Прежде назывались взрывы сверхновых звезд, фазы усиления космического излучения, изменения интенсивности магнитного поля и его инверсии. Общая черта всех этих гипотез состоит в том, что далекие от биологии ученые пытаются исследовать очень сложные экологические явления неадекватными методами. В результате получается картина, которая упрощена до примитивности. Конечно, она не может удовлетворить эволюционистов. Более перспективными являются модели, в которых дается комплексное обоснование причин коренных перестроек экосистем на границах геологических периодов. На одной из таких моделей мы остановимся в следующем параграфе. Здесь же отметим еще раз, что нельзя отрицать существование (и соответственно возможность и необходимость исследования) уникальных событий или процессов, которые могли влиять на движущие силы эволюции. Таковы горообразование, движение материков, колебания уровня океана, резкие изменения климата или интенсивности космического излучения. Можно перечислить и другие события и процессы, которые так или иначе могли вплестаться во взаимодействие факторов эволюции и изменять их. Привлечение данных исторической геологии, палеоэкологии и палеоклиматологии, астрономии, астрофизики и ряда других наук, несомненно, помогает изучению особенностей эволюционных событий на том или ином этапе истории органического мира.

Для понимания причин этих процессов прежде всего необходимо изучать такие факторы эволюции, как онтогенетическая и модификационная, а также рекомбинационная изменчивость, мутационный процесс, генотипическая и фенотипическая структура популяций, динамика их численности и плотности, процессы расселения и миграции, изоляции, внутривидовые и межвидовые взаимодействия и т. д. Существует, конечно, и множество абиотических факторов, воздействующих на эволюцию отдельных видов, флор и фаун целых областей или даже всего живого на Земле. Они могут быть узколокальными или однократного действия, как засоление или опреснение водоема, распространение вулканических газов после подводного извержения. Они могут действовать эпизодически или периодически. Внешние факторы могут иметь характер и процессов общепланетарного масштаба, как это постулируется во всех рассмотренных нами гипотезах. Но независимо от того, каково происхождение этих факторов — далнекосмическое, соллярное или геологическое, чисто абиогенное или же хотя бы биогенное, все они входят в состав кондициональных внешних факторов эволюции. Эволюционные события, в том числе и глобального масштаба, могут протекать и без их участия.

7. 2. 8. Экологические объяснения кризисов в истории Земли

Для понимания экологических подходов к объяснению периодов массового вымирания большое значение имеет гипотеза эволюционного равновесия Р. Мак-Артура—Э. Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967). В ней подчеркивается значение равновесных процессов для стабильности экосистем. Согласно этой модели, на протяжении любого короткого интервала времени на большей части Земли обнаруживаются устойчивые равновесные системы, в которых динамически уравновешено число и мигрирующих, и вымирающих видов. В конечном счете число видов остается постоянным. Это равновесие восстанавливается даже при истреблении всего живого на ограниченной территории, как это произошло после извержения вулкана Кракатау.

Довольно быстро палеонтологи сумели использовать эту модель для объяснения того факта, что в течение достаточно длительного времени наблюдается устойчивое равновесие биоты целых континентов или даже всего органического мира. Количественная стабилизация таксономического разнообразия обеспечивается за счет уравнивания скоростей таксонообразования и вымирания таксонов. Нарушение равновесия происходит в результате дисгармонии баланса этих скоростей. Восстанавливающееся впоследствии равновесие происходит при другом разнообразии систем и характеризуется новыми скоростями вымирания старых таксонов и образования новых. В дискуссии, возникшей в ходе внедрения этой биогеографической модели в палеонтологию, Уилсон (Wilson, 1969) предположил, что в эволюционное время, в отличие от экологического, число видов постепенно возрастает за счет совершенствования адаптации и коадаптации в развивающихся сообществах.

Недавно А. В. Марков и Е. Б. Неймайр (1994) показали, что палеонтологические данные об истории различных групп организмов свидетельствуют о сравнительной устойчивости и многих надвидовых таксонов, что сказывается в их способности восстанавливать разнообразие после частичного вымирания. Так, почти полностью вымирает на границе палеозоя и мезозоя класс морских ежей. Лишь один род *Miocidarts* пересек границу перми и триаса и дал начало мезозойской фауне ежей. Бурной диверсификации их в мезозое способствовало, по мнению авторов, прежде всего высвобождение огромного пространства, которое можно охарактеризовать как адаптивную зону класса. Аналогичная ситуация наблюдалась в это же время и в классе морских лилий, мшанок, кораллов.

Базируясь на модели экологического равновесия Мак-Артура и Уилсона, С. Уэбб (1986) предположил существование двух принципиально разных типов фаунистических перестроек: вымирание

и сокращение числа видов; преобразования, связанные с увеличением числа таксонов в результате большого числа мигрантов.

Примеры этих типов изменений приведены им при анализе истории двух хлорофаун в Северной и Южной Америке. Кларедонская хлорофауна Северной Америки достигла расцвета в промежуток 15—8 млн лет тому назад. Она включала около 50 родов копытных и хищников, обитающих в саванных сообществах. Ухудшение климата привело к замене саванн скудной степной фауной. Однако вымирание и сокращение фауны было не внезапным и не постоянным. Уэбб выделяет три волны уменьшения разнообразия. В начале в раннем гемфилле скорость смены увеличилась в три раза, что привело к исчезновению 20 родов. После некоторой стабилизации, спустя 3 млн лет, в среднегемфиллевское время, произошла новая волна вымирания, устранившая еще 20 родов. Скорость вымирания возросла при этом в два раза, т. е. была в 6—7 раз выше, чем в период стабилизации кларедонской фауны. И лишь миграция позволила сохранить устойчивость экосистем. Наконец, в позднем гемфилле последовало новое уменьшение фауны. В конечном итоге разнообразие кларедонской фауны сократилось в два раза. Общим признаком переживших форм стало приспособление к более грубой пище и к более открытым ландшафтам. Иначе шла эволюция южноамериканской фауны, где 8 млн лет тому назад началось переселение североамериканских форм и 3 млн лет тому назад разнообразие возросло почти в 4 раза. Сюда переселилось около 20 родов крупных млекопитающих. Инвазия и вызвала вымирание некоторых местных родов, постоянный приток эмигрантов обеспечил рост общего количества родов. В конечном счете их число достигло 150.

Проанализированные Уэббом два типа изменения сообществ наглядно показывают, сколь сложны и комплексны причины, обуславливающие перестройки сообществ, и сколь разнообразны их комбинации, которые ведут к различным результатам.

Дж. Сепкоский (Sepkoski, 1986) показал, что глобальное экологическое изобилие характеризуется изменчивостью по трем компонентам: альфа-изобилие, бета- и гамма-изобилие. Первое отражает изобилие внутри сообщества, второе — между сообществами, третье — между регионами. Им приведены данные по 508 фаунистическим описаниям из 48 стратиграфических разрезов и 6 зон с целью исследовать, как изменчивость по альфа- и бета-разнообразию влияла на глобальную диверсификацию на протяжении всего палеозоя, особенно во время ордовикской радиации. Оказалось, что альфа-диверсификация увеличивалась на 50—70 % в открытом море и затем оставалась постоянной на протяжении палеозоя. Этого сравнительно незначительного увеличения оказалось, однако, достаточно, чтобы вызвать 300-разовое увеличение общей родовой диверсификации. Оценена также бета-диверсификация придонных сообществ, она также существенно увеличилась на протя-

жении раннего палеозоя. По мнению Сепкоского, эти изменения связаны с увеличением давления отбора и вероятным увеличением общей специализации дифференцированных таксонов во время ордовикской радиации. Комбинируясь с альфа-диверсификацией, бета-диверсификация может быть причиной только половины всего увеличения глобальной диверсификации. Другой источник, вероятно, не связан с гамма-дифференциацией, но зависит, скорее, от появления и экспансии органических рифов, т. е. от появления новых типов сообществ.

По мнению Д. В. Панфилова (1979), критические ситуации создаются тогда, когда адаптивные возможности организмов уже не соответствуют окружающей среде. Такие кризисы имели место уже на заре жизни, когда был исчерпан запас низкомолекулярного вещества, адсорбированного протобионтами, и когда было исчерпано необходимое количество органики, используемой при сапропитном питании зообионтов. В итоге возникли автотрофы. Панфилов полагает, что по мере возрастания устойчивости биосферы острота кризисов, как правило, снижалась и они уже не ставили под угрозу само существование жизни. Кризисы вызывались изменениями, ведущими к нарушению соотношений между автотрофами и гетеротрофами. Как правило, это вело к сокращению количества утилизируемых отходов и к захоронению их в огромном количестве, как это произошло в случае образования карбоновых угленосных слоев. В дальнейшем кризисные явления в основном затрагивали взаимоотношения между растительными и хищными формами.

На основе анализа динамики числа семейств млекопитающих в мезозое и кайнозое В. Ю. Решетов и Б. А. Трофимов (1979) показали постепенное повышение их роли в наземных биоценозах. От позднего триаса до позднего мела число семейств увеличилось с 3 до 15. На этом этапе эксплозивная радиация была связана главным образом с эволюцией насекомоядных организмов. К сожалению, их мелкие размеры, экологические особенности и тафономические факторы обуславливали редкость находок представителей этих семейств. С вымиранием крупных плотоядных рептилий появилась возможность освоения новых экологических ниш, что отразилось в резком увеличении числа семейств млекопитающих до 64 в палеоцене и 140 в олигоцене. Впоследствии их число сократилось до 95. Очевидно, что до современности сохранились таксоны с наиболее широким филогенетическим потенциалом, т. е. обладающие достаточно высокой эволюционной и экологической пластичностью. Следует согласиться с авторами в том, что прежде всего биоценотические причины лежали в основе массового вымирания семейств млекопитающих в плейстоцене.

На наш взгляд, наиболее перспективная и хорошо разработанная модель экологических кризисов содержится в трудах А. П. Расницына (1988) и особенно В. В. Жерихина (1978, 1979, 1987, и др.).

Суть развитой Жерихиным концепции заключается в том, что в период максимального заполнения потенциальных и реальных ниш в биосфере эволюционный процесс замедляется. В этих условиях возможны лишь медленные изменения, идущие под влиянием конкурентного вытеснения видов и медленной дифференциации исходных форм. Идет так называемая когерентная эволюция в понимании В. А. Красилова. В случае же нарушения структуры биоценоза становится возможной быстрая эволюция его видового состава и коренная перестройка его организации. В этих условиях темпы вымирания резко превышают темпы видообразования и лишь последующая некогерентная эволюция способна компенсировать массовое вымирание.

Жерихин полагает, что такой биоценотический кризис был не на границе мезозоя и кайнозоя, а в середине мела. Лишь для животных этот кризис был результатом внешнего воздействия, для биоценоза же в целом это была эндогенная смена, обусловленная резким возрастанием видового разнообразия покрытосемянных растений, вытеснивших характерные для мезозоя голозерные растения. Вначале цветковые захватывали начальные стадии сукцессий мезофитных сообществ или же были первопоселенцами нарушенных биотопов. Энтомофилия покрытосемянных позволила им быстро захватывать незанятые участки, что блокировало возобновление мезофитных сообществ и обрекало их на вымирание. В качестве доказательств Жерихин использовал обширный материал по ископаемым насекомым позднего юра, мела и первых веков палеогена. Дополнительно он приводит свидетельства обогащения нестабильных сообществ реликтами, что, по его мнению, отражает незаполненность ценоценоза вакуума.

Анализируя современную экологическую ситуацию, Жерихин справедливо подчеркнул, что опасность состоит не в гибели современных видов растений и животных, а в непредсказуемости последующей за этим некогерентной эволюции, которая неизбежна после некомпенсированного вымирания видов, являющегося следствием антропогенного воздействия. В результате могут возникнуть виды, которые по непредсказуемости своих свойств будут постоянно дестабилизировать биоценозы, мешая хозяйственной деятельности человека.

В целом эта концепция была подтверждена и Расницыным (1988), который выделил основные фазы коренной перестройки биоценозов на протяжении всего мела.

Мы смогли привести лишь некоторые примеры комплексного биоценотического анализа причин коренных перестроек экосистем, но и сказанного вполне достаточно для вывода о невозможности свести эволюционные перестройки биоты к действию лишь некоего одного фактора, сколь бы мощным ни было его влияние на органический мир.

7. 3. Теория макромутаций Р. Гольдшмидта

7. 3. 1. Основные положения

Рассматривая эволюцию взглядов Шиндевольфа от автогенетических к эктогенетическим представлениям и уделяя особое внимание эктогенетическому катастрофизму, мы совсем не склонны утверждать, что оппоненты СТЭ в основном придерживались подобной трактовки. Примером последовательно реализованной автогенетической сальтационной модели макроэволюции является теория макромутаций, сформулированная Р. Гольдшмидтом в 1940 г. в фундаментальной по объему используемого фактического материала монографии «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940), переизданной четырьмя десятилетиями позже (Goldschmidt, 1982). Чуть раньше была переиздана и статья Гольдшмидта «Экотип, эквид и макроэволюция» (Goldschmidt, 1980), увидевшая свет в 1948 г. и содержащая сжатое изложение отстаиваемой им позиции.

Учитывая то, что опубликована автобиография Гольдшмидта (Goldschmidt, 1960) и дано обстоятельное описание его научной карьеры (Stern, 1967, 1980; Dietrich, 1995), а основные положения его теории обстоятельно рассмотрены в содержательном и в историческом плане (Gould, 1982a; Назаров, 1991; Голубовский, 2000), мы лишь кратко охарактеризуем его взгляд на ход макроэволюции, о котором уже не раз говорилось выше.

Отправным пунктом в концепции Гольдшмидта является разделение микро- и макроэволюции, основанное на принципиальном различии их генетических основ. Он делит мутации по степени их влияния на организм на две категории — микромутации и системные мутации, проводя между ними резкую грань. Под первыми он подразумевал обычные генные, или точковые, мутации, которые изменяют лишь отдельные признаки организма, производя изменения минорного характера, не выходящие за пределы видовых признаков. Результатом накопления микромутаций является микроэволюция, или «эволюция в пределах вида». Именно такого рода события посвящена первая часть его книги.

Основным механизмом микроэволюции он считает постепенную аккумуляцию микромутаций, которые лишь в отдельных случаях могут дополняться случайными локальными макромутациями или их полиморфными рекомбинациями. Согласно определению Гольдшмидта, «микроэволюция через накопление микромутаций — мы можем также сказать «неодарвиновская эволюция» — это процесс, который ведет к диверсификации строго в пределах вида и обычно, если не исключительно, осуществляется ради адаптации вида к особым условиям, существующим на территории, которую он в состоянии занять» (Goldschmidt, 1940. P. 183).

Результатом такого приспособления является рост внутривидовой изменчивости и формирование в пределах вида «круга форм»



Рихард Гольдшмидт

или иными словами экологических рас. Отличия между ними носят преимущественно клинальный характер и не могут привести к образованию нового вида как такового. Гольдшмидт подчеркивает в связи с этим, что «подвиды не являются на самом деле ни зарождающимися видами, ни моделью для возникновения видов. Они являются более или менее разнообразными туниками внутри видов. Решительный шаг в эволюции, первый шаг к макроэволюции, шаг от одного вида к другому требует иного эволюционного метода, отличного от простой аккумуляции микромутаций» (Там же).

Рассмотрению макроэволюционных изменений посвящена вторая часть рассматриваемой монографии. Как представляется Гольдшмидту, единственным источником образования абсолютных разрывов, которые отделяют один вид от другого, может служить только совершенно иной, чем при микроэволюции, материал. Такой

источник макроэволюционных новшеств — вторая категория мутаций — системные мутации, которым и уделено здесь главное внимание. Под системными мутациями Гольдшмидт понимает достаточно крупные преобразования внутренней структуры хромосом, которые полностью меняют физиологическую реакционную систему организма и, видоизменяя тем самым ход индивидуального развития, приводят к возникновению нового фенотипа и нового вида, резко отличного от прежнего по комплексу признаков. Основное свойство системных мутаций — координированный характер возникающих изменений фенотипа и их стойкое закрепление в пределах одного поколения, благодаря чему новая видовая форма оказывается отделенной от исходной родительской непроходимым разрывом без каких бы то ни было переходных состояний. Этим обстоятельством объясняются не только hiatusы между рецентными видами, но и разрывы в палеонтологической летописи, вовсе не связанные с ее неполнотой, на которой настаивают сторонники селекционизма при объяснении макроэволюции.

Гольдшмидт в основном связывал системные мутации с крупными преобразованиями в строении хромосом. Заключаются эти преобразования не в «качественном химическом изменении» их компонентов, а исключительно в порядке их расположения. Таковы обычные инверсии, нехватки (делеции), транслокации, инверсии, описанные цитогенетиками. Хромосомная природа системных мутаций как раз и делает понятным, почему новый вид, связанный со становлением новой стабильной реактивной системы, может возникать «мгновенно или несколькими последовательными шагами», разделенными «непроходимыми» перерывами. «Системная структурная мутация, — заключает Гольдшмидт, — представляется главным генетическим процессом, ведущим к макроэволюции, то есть эволюции за пределы гупиков макроэволюции» (Там же. Р. 245).

Развивая подобное представление о способе осуществления системных мутаций, Гольдшмидт настойчиво подчеркивал, что они определяются не какой-то одной внутренне преобразованной хромосомой, а перестройкой всего хромосомного комплекса в целом и полностью обособлены от микромутаций. Именно в этом смысле он определяет системные мутации как макромутационные по своей природе изменения. Вступая в некоторое противоречие с самим собою, он утверждает в той же части своей работы, посвященной макроэволюции, что системные мутации могут быть и точковыми по своим механизмам. При этом Гольдшмидт опирается на результаты тех своих исследований, которые привели его к выводу о необходимости разработки физиологической генетики (Goldschmidt, 1938).

В этой работе он на разнообразном экспериментальном материале демонстрирует важность изменений временных параметров, характеризующих активность гена в течение эмбрионального раз-

вития организма. Оставаясь убежденным противником представления о корпускулярности генов в пределах хромосомного комплекса, он убедительно показывает важность такого рода событий для эволюционных новообразований. Одно-единственное генетическое изменение, происшедшее на самых ранних стадиях эмбриогенеза, пусть даже небольшая системная мутация, посредством изменения цитоплазматических взаимодействий может серьезно влиять на скорость осуществления формообразовательных реакций, замедляя одни из них и ускоряя другие. При этом в качестве действующих агентов выступают различные гормоны, которые управляют локальными процессами роста, изменения их активности — активации или инактивации — и приводят к результатам огромной морфологической значимости. В итоге изменяется весь ход индивидуального развития и возникает новая сбалансированная система, которая в случае ее жизнеспособности оказывается и новым видом.

Таким образом, системные мутации как таковые вовсе не обязательно должны являться макромутациями, как это настойчиво стремится доказать Гольдшмидт. К системному макроэволюционному эффекту могут привести и генетические изменения, которые он увязал исключительно с микроэволюционными преобразованиями. В результате системных мутаций, как утверждает Гольдшмидт, возникает масса уродливых и аномальных форм, как правило, сразу устраняемых отбором. Однако среди них могут оказаться единичные экземпляры, которые в силу благоприятных обстоятельств могут уцелеть и дать начало новому типу организации, основав совершенно новую макроэволюционную ветвь. «Уродство, появляющееся благодаря единственному генетическому шагу, могло позволить занять новую средовую нишу и таким образом произвести одним шагом новый тип» (Там же. Р. 390). Это и есть те самые «обнадеживающие» или «многообещающие» уроды, представление о которых в сознании ученых последующего поколения навсегда осталось связанным с именем Гольдшмидта, порождая часто излишне скептическое или даже ироническое отношение к его воззрениям на макроэволюцию.

Важно отметить, что, по мнению Гольдшмидта, ни подтвердить, ни опровергнуть его гипотезу макроэволюции генетика, основанная преимущественно на экспериментальных средствах исследования, не в состоянии. И в этом с ним согласится вся сторонники СТЭ. Если для изучения низшего уровня макроэволюции (от вида до семейства) кое-какая информация, основывающаяся на учете данных генетики и систематики, еще имеется, то при изучении более высокого уровня экспериментальной генетики (за исключением данных, полученных средствами физиологической генетики) как источник информации исключается. Выводы в отношении этого уровня можно делать только на основе взвешенного анализа данных общей генетики, эмбриологии, сравнительной морфологии и палеонтологии (Там же. Р. 184).

7.3.2. «Оппонент» или «еретик»?

Идеи Р. Гольдшмидта о принципиальном различии механизмов микро- и макроэволюции многим генетикам казались возвратом к генетическому антидарвинизму, господствовавшему в первой четверти XX в. и чем-то напоминавшему воззрения Ю. А. Филипченко, с которыми хорошо был знаком его ученик Ф. Г. Добржанский (*The Evolution...*, 1994). Нередко можно встретить утверждения, что главная книга Гольдшмидта по макроэволюции была подвергнута обструкции со стороны приверженцев СТЭ, а он сам заслужил славу «еретика в науке» (Dietrich, 1995). Однако совсем неверно мнение, что книгу Р. Гольдшмидта просто-напросто не читали, а ругали ее, скорее, по привычке в силу установившейся традиции (Bush, 1982; Templeton, 1982), а его труды не были восприняты всерьез англоамериканским сообществом генетиков и эволюционистов, находящимся в конфронтации с немецкими коллегами. Эти мифы нашли отзвук и в отечественной литературе (Воронцов, 1999; Голубовский, 2000).

На самом деле все было иначе. Задолго до публикации книги «Материальные основы эволюции» Гольдшмидт имел славу одного из крупнейших генетиков мира, специалиста по морфологии и биологии развития, детерминации пола и географической изменчивости. Он одним из первых дал реальное описание генетических основ микроэволюции и предложил методы экспериментального ее изучения (Goldschmidt, 1917, 1933). Его труды издавались во многих странах, в том числе и в СССР. Он по праву может быть причислен к лицам, подготовившим создание СТЭ, так как его труды активно использовались ее архитекторами.

Как уже упоминалось, в книге Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1942), опубликованной через два года после выхода в свет «гольдшмидтовской ереси», ее автор цитируется при обсуждении проблем клинальной изменчивости, географических рас и биологии развития 28 раз, каждый раз с глубочайшим почтением. И. И. Шмальгаузен в «Факторах эволюции», изданных в 1946 г., ссылается на него 5 раз. Гольдшмидт один из наиболее цитированных авторов и в трудах Ф. Г. Добржанского, включая его последнюю книгу «Генетика эволюционного процесса» (Dobzhansky, 1970). Полностью на идеях Гольдшмидта построены классические труды Б. Л. Астуарова по искусственному партогенезу у тутового шелкопряда и гемеозисным мутациям у дрозофилы (Астуаров, 1927, 1940). В своих макроэволюционных построениях А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1991) исходил прежде всего из теории архалаксов А. Н. Северцова (1939) и трудов Гольдшмидта (Goldschmidt, 1917, 1933, 1940, 1952a, 1952b).

Подобные примеры можно приводить до бесконечности, так как большинство сторонников СТЭ допускало, что генетические революции играют важную роль в эволюции, хотя частота их гораздо

меньше, чем обычных микроэволюционных процессов. Тем не менее «революции в эволюции», как любил повторять Г. Меллер, определяют в значительной степени вектор и форму отбора, а в конечном счете направленность эволюции в целом.

Поэтому не удивительно, что книга Гольдшмидта не только не прошла незамеченной, но была отрецензирована в самых престижных научных журналах «*American Naturalist*», «*Science Monthly*» и др. Первым откликнулся Ф. Г. Добржанский, который отметил, что Гольдшмидт дал умный и строгий анализ всех недостатков и слабостей неодарвинистской концепции эволюции (Dobzhansky, 1940). По признанию главного протагониста СТЭ, их число в действительности огромно и поэтому «каждый, интересующийся эволюцией, должен прочитать книгу Гольдшмидта» (Там же. Р. 358).

Старинный друг Р. Гольдшмидта С. Райт (Provine, 1986. Р. 92, 120, 193, 234, 301), цитируя его теорию «перспективных монстров» в видообразовании, приходит к выводу: «Можно симпатизировать этим убеждениям, но вряд ли необходимо вводить неизвестные факторы и отрицать полностью адаптивный характер различий между видами» (Wright, 1940. Р. 180). В рецензии на книгу Гольдшмидта Райт (Wright, 1941) рассматривал его взгляды с позиции своей балансовой теории, которая, по его мнению, предлагала лучший механизм быстрой эволюции, чем «системные мутации» Гольдшмидта. Свои соображения о книге высказали также К. Хэббс (Hubble, 1941) и К. Уоддингтон (Waddington, 1941). В целом выводы Гольдшмидта были поддержаны К. Вилли (Villev, 1942), давшим прекрасный обзор явлению гемеозиса, который, по мнению Дж. Симпсона (1948. С. 92), убедительно свидетельствовал «в пользу возможности существования системных мутаций или макроэволюции в смысле Гольдшмидта». И хотя Симпсон был убежден, что в палеонтологии трудно найти факты, подтверждавшие ведущую роль «системных мутаций» в макроэволюции, сам Гольдшмид полагал, что книга этого архитектора СТЭ скорее свидетельствует в пользу его концепции, чем постепенной эволюции.

Из сказанного видно, что вся элита биологов-эволюционистов серьезно отнеслась к идеям Гольдшмидта о «системных мутациях», «многообобщающих монстрах» и старалась их как-то осмыслить с точки зрения формирующейся СТЭ, сравнивая их с другими концепциями макроэволюции. Гольдшмидт отнюдь не превратился в гонимого всеми «еретика», а продолжал публиковаться в наиболее престижных изданиях (Goldschmidt, 1952a, 1952b). Правда, негативная оценка его взглядов стала своеобразным клише при описании истории событий, относящихся ко времени формирования СТЭ.

Только к концу 70-х—началу 80-х гг. возрос интерес к вопросу о системном эффекте макромутаций и их возможному участию в детерминации макроэволюционных событий. Это было связано,

с одной стороны, с успехами молекулярной биологии и биологии развития, а с другой — с новым достаточно ощутимым усилением сальтационистских представлений как в палеонтологии, так и в эволюционном учении в целом.

Идеи Гольдшмидта были восприняты прежде всего создателями и приверженцами теории прерывистого равновесия, которые солидаризировались с ними не только по существу, но и по форме. Так, Гоулд согласился с тем, что «макроэволюция осуществляется через редкий успех этих обнадеживающих уродов, а не через непрерывные мелкие изменения внутри популяций» (Gould, 1977b, P. 30). Для системных мутаций Гольдшмидта ныне найдены и механизмы, посредством которых они могут реализовываться. Первый из них — мутации регуляторных элементов генетической системы, влияющих на экспрессию генов, контролирующих последовательность «включения» и «выключения» структурных генов. Другим механизмом такого рода могут явиться гомеозисные мутации регуляторных генов. Возможно и участие в макроэволюционных событиях и хромосомных перестроек различного рода, на чем настаивал Гольдшмидт.

В определенной степени следует согласиться с Гоулдом, который утверждал, что гольдшмидтовское понимание хода макроэволюционных событий актуально и сегодня, но при этом необходимо отказаться от экстремизма, присущего его конкретным объяснениям. Как мы увидим в следующей главе, избежать экстремистской позиции трудно, если сужать сферу приложимости принципов селекционизма. Не удалось этого и самому Гоулду, и тем, кто вместе с ним и вслед за ним принял теорию прерывистого равновесия в качестве основы интерпретации хода и сути макроэволюции.

ГЛАВА 8

СТЭ и концепция прерывистого равновесия

8.1. «Case studies»

и концепция прерывистого равновесия

В истории наук, как правило, основное внимание до недавнего времени уделялось развитию теорий, выдержавших проверку временем и доказавших свое право на существование. Гипотезам и теориям, для которых такое испытание стало роковым, отводилась в лучшем случае роль фона, позволяющего отчетливее показать процесс накопления знаний о действительности. Методология «case studies» внесла существенные изменения в эти традиции. В центре вни-

мания оказывается определенное событие истории науки, происшедшее в определенном месте и времени. Ситуативное исследование позволяет изучить не столько общие тенденции и закономерности в развитии науки, сколько уникальность отдельных ситуаций, уловить неповторимые, непреходящие ее черты. Стихийное распространение такого подхода позволяет считать его продуктом коллективного творчества историков науки, в результате чего, как справедливо отметил Т. Пинг, социум, теория и логика рассматриваются вместе. Особую роль при этом занимает изучение дискуссий как социального процесса, нацеленного на получение научного результата, в ходе столкновения различных точек зрения.

Методология «case studies» особенно полезна при рассмотрении современных дискуссий, позволяя не столько пропикать в тайны прошлого, сколько заглянуть в «черные ящики будущего». Благодаря ей выясняется, как это будущее социально конструируется сегодня в спорах и аргументах, как индивидуальная позиция ученого или целого коллектива соотносится с более широкими интересами и интеллектуальными ресурсами других групп, как сложно переплетены социальные и когнитивные моменты в принятии или отрицании той или иной позиции, какова роль в этом социально-психологических, нравственных и карьеристских соображений и т. д.

Проблема непрерывности и аккумулятивности вырисовывается здесь не как некий восходящий ряд, а как проблема связи между различными событиями, подчеркивая оправданность одновременного существования разных теорий и парадигм. В качестве модели такого изучения может служить «адаптивный ландшафт» С. Райта, о котором мы говорили выше, благодаря которому плоскость покрывается различными силовыми линиями общения. И хотя каждое событие индивидуально и локализовано в пространстве, между ними возникает силовое поле общения, дающее возможность перехода от настоящего к будущему, от будущего к прошлому и т. д.

Историческая действительность науки содержит в себе все реализованные и нереализованные события прошлого, которые свернуты как пружина, всегда готовая распрямиться. Плодотворность такого анализа заключается в том, что преимущества той или иной теории яснее выступают, когда они выявляются в процессе конкурентного столкновения с другой теорией. Такое столкновение безразлично и для развития науки, так как при сопоставлении четче очерчивается круг проблем, которые нуждаются в дальнейшем исследовании, в этом и кроется практический смысл научных дискуссий. Выясняется, что очень часто научная полемика имеет четко выраженный идеологическое содержание. В таком случае критический анализ особенно необходим. Если рассматривать недавние дискуссии между сторонниками градуализма и сальтационизма в эволюционной теории, то они были обусловлены прежде

всего стремлением некоторых биологов к ревизии синтетической теории эволюции и замене ее новой теорией. В качестве такой альтернативы предлагалась чаще всего теория прерывистого равновесия. Самым ненадежным путем для ее оценки является анализ ее развития, начиная с первых шагов и кончая современным состоянием.

8. 2. Прерывистое равновесие: рождение гипотезы

Первой серьезной попыткой ограничить сферу действия синтетической теории эволюции в объяснении темпов эволюционного процесса была концепция нейтральной (или недарвиновской) эволюции (King, 1965; King, Jukes, 1969; Кимура, 1985). Несколькими годами позже была предложена еще одна, альтернативная по отношению к синтетической теории, эволюционная концепция, призванная осветить все ту же проблему неравномерности темпов — гипотеза прерывистого равновесия (punctuated equilibrium). Если критические выводы нейтралистов касались темпов молекулярной эволюции, то пунктуалисты сосредоточили внимание на морфологических данных по скорости макроэволюционных процессов. Таким образом, критика осуществлялась сразу в двух направлениях. Однако, если теория нейтральной эволюции практически сразу стала предметом оживленной дискуссии, в том числе и на страницах отечественных изданий, то теория прерывистого равновесия стала «яблоком раздора» лишь начиная с 1980 г. Она лишь отчасти проанализирована в отечественной эволюционной литературе (Красилов, 1977; Кордюм, 1982; Татарипов, 1983а, 1985; Паавер, 1983; Орлов, 1988; Назаров, 1991), но заслуживает особого внимания для понимания дилеммы неокатастрофизм—селекционизм. Ее анализ дает возможность понять становление гипотезы, претендовавшей на то, чтобы сменить существовавшую систему взглядов и стать основой для нового эволюционного синтеза.

Начальной точкой истории гипотезы прерывистого равновесия является 1972 г., когда Н. Элдридж и С. Гоулд опубликовали статью «Прерывистое равновесие: альтернатива филетического градуализма», в которой впервые были очерчены контуры нового подхода (Eldredge, Gould, 1972). Описывая суть филетического градуализма, они отмечали, что тенденция рассматривать эволюционный переход как постепенный и непрерывный восходит к Ч. Дарвину. Хотя Дарвин и различал собственно переход вида из одного состояния в другое (филетическая эволюция) и процесс разбивания первоначального вида на дочерние группы (дивергенция), основное внимание он уделял процессам первого типа. В результате и процесс ветвления филогенетической линии рассматривался им как основанный на длительном накоплении нечувствительных различий, по-

следовательная сумма которых приводит к эволюционно значимому результату.

В дарвиновской методологии, оказавшей огромное влияние на развитие палеонтологии, Гоулд и Элдридж отмечают следующие трактовки возникновения нового таксона.

1. Новые виды возникают путем трансформации единой исходной популяции.

2. Эта трансформация является равномерной и медленной.

3. Процесс перестройки охватывает большую часть организмов, а чаще всего всю исходную популяцию целиком.

4. Процесс перестройки охватывает весь ареал исходной популяции или его значительные участки.

Именно эти положения в своей совокупности и определяют основу концепции, которую можно назвать «филетическим градуализмом» (Там же. Р. 39). Нетрудно заметить, что оценка дарвиновского подхода к интерпретации данных палеонтологии и его последующего развития весьма необъективна. Сам Дарвин допускал возможность широкого варьирования как условий протекания процессов видообразования, так и их конкретных темпов (Колчинский, 1973в; Орлов, 1975; Завадский, Колчинский, 1977). И утверждение Элдриджа и Гоулда, склонных к фразеологии марксизма, является воспроизведением (причем в практически не модифицированном виде) прежних попыток представить классический дарвинизм как форму плохого эволюционизма, наклеивая на него ярлык «постепеновщины».

Тем не менее Элдридж и Гоулд, из этих базовых посылок делают два важных вывода.

1. В идеале ископаемые остатки, демонстрирующие возникновение нового вида, должны представлять собой длительную непрерывную серию, которая через ряд незначительно варьирующих переходных форм связывает родительский и дочерний виды.

2. Морфологические разрывы в предполагаемой филогенетической последовательности объясняются неполнотой геологической летописи.

Будучи истолкованы в качестве нормативных установок к интерпретации палеонтологических данных, эти требования, как отмечают авторы, стали серьезным препятствием для дальнейшего развития палеонтологии и эволюционной теории в целом. Но и здесь дана односторонняя оценка сути проблемы, чтобы постулировать необходимость пересмотра концептуальных основ теории.



Стивен Джей Гоулд

Критикуя отдельные не совсем удачные высказывания сторонников СТЭ, в которых действительно абсолютизируется непрерывность ископаемых серий. Элдридж и Гоулд обосновывают необходимость поиска более адекватной модели, так как формирование СТЭ в 1930—1940-х гг. практически не затронуло даже те представления, которые уже и тогда были анахронизмами в эволюционной палеонтологии.

Тем более недопустимо их некритическое воспроизведение в современных условиях. «Правомочность их, — пишут авторы, — ...рассеялась с введением теории аллопатрического видообразования» (Eldredge, Gould, 1972. Р. 92). Желание опереться на неонтологические данные вполне понятно. Однако представление об аллопатрическом видообразовании не было в палеонтологии чем-то новым и фактически уже использовалось в филогенетических реконструкциях (Рауп, Стэнли, 1974). Не случайно авторы стремятся показать ограниченность палеонтологической трактовки географического видообразования, которое (в полном соответствии с принципом филетического градуализма) понимается как медленная и непрерывная перестройка двух, ставших изолированными, стволов — т. е. как два случая градуалистического перехода (Eldredge, Gould, 1972. Р. 94).

Аллопатрический процесс, по мнению авторов, следует рассматривать иначе, обращая внимание прежде всего на то, что процессы видообразования идут на основе перестройки локальных периферических изолятов, поэтому вероятность отражения их в исследуемой выборке пластов чрезвычайно низка. В случае истинной аллопатрии формирование морфологических различий между видами происходит практически одновременно (если не предшествует) со становлением генетических барьеров между ними, чаще всего тогда, когда дочерняя популяция еще малочисленна. После морфологического и репродуктивного обособления новый вид изменяется незначительно. Все это делает маловероятным сохранение следов видообразования в летописи, тем более что большинство изменений морфологии организмов совершаются в сравнительно непродолжительные промежутки времени, период же устойчивого существования вида гораздо больше. В результате новый вид появляется в отложениях внезапно, изолированно от исходного вида, и связь между ними может быть реконструирована только на основе косвенных данных.

Истолковав таким образом аллопатрическое видообразование, авторы приходят к следующим заключениям.

1. Новые виды возникают в результате разветвления филогенетических линий.

2. Новые виды формируются быстро.

3. Новые виды возникают из малочисленных субпопуляций исходных видов.

4. Процесс видообразования протекает в крайних, изолированных участках ареала исходного вида. Учет этих особенностей позво-

ляет снять многие трудности, возникающие при традиционном подходе к материалу, так как прерывы в летописи «отражают путь, которым идет эволюция, а не являются следствием ее фрагментарности и неполноты» (Там же. Р. 96). Данная модель получила название «прерывистое равновесие», поскольку в основе ее лежит представление о длительном стабильном существовании видов, которое прерывается эпизодическими процессами аллопатрического видообразования (Там же. Р. 98).

Анализируя СТЭ чисто логическими средствами и показывая неправомочность филетического градуализма лишь на косвенных примерах, авторы формулируют систему представлений, которая должна явиться альтернативой современному дарвинизму. Показательна априорность подхода, так как сами выводы не вытекают из признания аллопатрических процессов. Наименее обоснованным при этом является утверждение о наличии видообразовательного процесса, завершающегося фактически любой видообразовательный процесс. По сути дела воспроизведены теоретические аргументы, сформулированные Гоулдом еще в 1965 г. (Gould, 1965). Разница заключается лишь в том, что прежде подчеркивалась неправомочность дарвинистской интерпретации палеонтологической летописи с точки зрения неизменности причин и факторов эволюции.

Уже тогда подобная оценка была подвергнута критике. Как показал Дж. Симпсон (Simpson, 1970), ни классическому дарвинизму, ни СТЭ не присуща абсолютистская трактовка принципа униформизма, вернее было бы назвать соответствующий подход именно градуализмом, так как допускается колебание интенсивности действия факторов и причин, а также и возможность различного их исторического комбинирования. Только с этих позиций можно удовлетворительно объяснить реальную неравномерность темпов эволюции. Недостатки, присущие односторонней оценке теоретических постулатов современного дарвинизма, были обстоятельно рассмотрены К. М. Завадским и Э. И. Колчинским (1976, 1977).

Таким образом, с методологической точки зрения предложенная Гоулдом и Элдриджем ревизия концептуальной системы СТЭ оказалась явно неудачной. Каковы же фактические данные, которые должны подкрепить необходимость перехода к иному, чем прежний, взгляду на эволюцию? Данные эти весьма немногочисленны. Авторы опираются прежде всего на результаты собственных исследований (Gould, 1969, 1972; Eldredge, 1971, 1972). Особенно интересна в этом отношении статья Гоулда, посвященная эволюционной истории моллюсков *Poecilozonites bermudensis* (Gould, 1969). В ней, в частности, было продемонстрировано, что на протяжении последних 300 000 лет от исходного вида по крайней мере четыре раза отщеплялись педоморфные формы, которые могут быть трактованы как новые виды.

Показательно, что в данном случае Гоулд интерпретирует их образование как адаптивный по своей природе процесс, а в даль-

нейшем сама логика развития концепции прерывистого равновесия вынуждает отказаться от понятия «адаптивность» при объяснении филогении. Выводы Гоулда основаны на комплексном анализе, учитывающем географическое распространение исследуемой группы, характер появления новых форм в летописи (в буквальном, а не в переносном смысле внезапный) и особенности преобразований организации. Налицо интересный пример итеративной эволюции: всякий раз образование новой формы происходит в результате педоморфной перестройки краевых популяций у стабильно существующего вида, в результате чего вновь образующиеся формы обладают значительным морфологическим сходством.

Если не учитывать вероятность многих форм видообразования, легко прийти к допущению, что дискретный характер появления данных форм в геологической летописи является следствием ее неполноты, а сами они должны быть связаны рядом непрерывных переходов. Неверность такого вывода доказывается детальным анализом процесса, что в свою очередь требует отказа от градуалистической установки. Важность анализа географического распространения исследуемого таксона показана Элдриджем на примере филогении трилобитов *Phacopusrana*, доказавшего длительность относительно неизменного существования группы и скачкообразный, а не медленно дивергентный характер ее эволюционного преобразования. Как полагают Элдридж и Гоулд (Eldredge, Gould, 1972. P. 108), приведенные ими примеры отражают типичную ситуацию (по крайней мере, если речь идет о многоклеточных организмах). Тем самым необходимость пересмотра градуалистических компонентов теории является важной и в практическом отношении. Новый подход должен базироваться на учете, во-первых, географического распространения, во-вторых, на отказе от преувеличенного представления о неполноте летописи, на признании ее адекватности и, в-третьих, на допущении быстрых эволюционных событий, которые нарушают исторический стазис вида.

В конечном счете и этот вывод был односторонним. Отвергая одну крайность, авторы впадают в другую. История науки знает немало случаев, когда происходил пересмотр сложившихся ранее представлений. В этом отношении особенно показательна история изучения филогении семейства лошадиных. Так, Симпсон (Simpson, 1951) показал, что прежний (Matthew, Chubb, 1921; Matthew, 1926) взгляд на эволюцию эквид, когда учитывалось только преобразование конечностей и зубов, является упрощенным. Эволюционный процесс истолковывался как достаточно постепенный и плавный, одновременно переоценивалось значение и ортогенетических явлений. Эффективное объяснение причин быстрых эволюционных перестроек, с одной стороны, и стабильности таксона во времени — с другой, было предложено в рамках СТЭ и не потребовало радикальной перестройки воспринятой из классического дарвинизма системы принципов филогенетического анализа. Авторы же стре-

мились к выводам более широкого характера на основе критического пересмотра СТЭ, которая, как утверждали Гоулд и Элдридж, оказалась уязвимой из-за примата элементов филетического градуализма даже при таксономической диверсификации.

Концепция прерывистого равновесия рисует эволюционный процесс иначе, изображая историю любой филогенетической ветви как длительный морфологический стазис, время от времени нарушаемый быстрым видообразованием, происходящим в изолированных субпопуляциях. Преимущества нового подхода становятся очевидными при решении таких макроэволюционных проблем, как причины существования типов с большим числом классов, но с малым родовым разнообразием и причин направленности макроэволюции. Градуалистическое истолкование не всегда возможно, если речь идет о таком типе как иглокожие, в котором выделяется большое число классов — до 21 (Robinson, Sprinkle, 1969; Sprinkle, 1976). Все они появились практически одновременно в ордовике, и к девону 16 из них вымерло. Каждый класс весьма существенно отличается от другого, но многие из них характеризуются малым разнообразием. Так, например, 8 классов включают в себя 5 или даже меньшее число родов. Причем 5 из этих 8 классов представлены только одним родом.

С традиционной точки зрения, по мнению Элдриджа и Гоулда, трудно объяснить почти одновременное появление большого числа классов, так как нет никаких данных о длительности предшествующей эволюции типа, в ходе которой они могли бы медленно и постепенно дивергировать. Трудности возникают и при объяснении малого внутритаксономического разнообразия. В соответствии с принципами филетического градуализма его быть не должно. Если различия накапливаются постепенно и непрерывно, то всякий таксон высокого ранга должен быть результатом длительной дивергенции таксонов более низкого ранга, и объединять в себе достаточно большое их число. Однако в действительности это не наблюдается. Трудности в значительной мере преодолеваются, если исходить из гипотезы прерывистого равновесия. Процессы видообразования происходят быстро и множественно, так как стрессирующему воздействию среды подвергается не одна, а практически все краевые популяции.

В силу разнообразия условий на периферии ареалов видов возникают весьма специфические приспособления. Разнообразие возрастает, если исходный вид (или виды) вымирает и его ареал захватывается потомками. Из небольшого числа исходных видов возникает группа видов, характеризующаяся подчас значительным различием между собой по характеру приспособлений к среде. Поскольку главным критерием для таксономиста является морфология исследуемой группы организмов, то появление типа с большим числом классов, но с малым числом родов, не должно вызывать удивления. Сразу отметим, что весомость данного примера в значитель-

ной мере кажущаяся. Следует иметь в виду, что в основе его лежит допущение о том, что классификация иглокожих есть реальное отражение их филогенетической истории. По сути дела происходит оборачивание тезиса, согласно которому филогенетическая систематика — единственно возможная научная система организмов. В скрытой форме вводится представление о том, что всякая систематическая иерархия есть результат проекции эволюции группы. Однако филогенетическая систематика на практике сталкивается с большими трудностями, так как процесс эволюции настолько сложен, что «практически никакая схема не может дать адекватного представления о филогении» (Майр, 1971. С. 293). В связи с этим невозможно верифицировать по данным систематики ту или иную эволюционную модель, имеющую филогенетическое содержание.

Проблема направленности эволюции в СТЭ обычно объясняется как результат сохранения вектора естественного отбора (ортоселекция), действующего в достаточно однородных (с точки зрения родства групп организмов) генотипических системах. В рамках же концепции прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972. P. 111—112) процесс видообразования предлагается рассматривать по отношению к эволюции надвидовых таксонов, которая характеризуется сложной направленностью, как известную аналогию мутационной изменчивости, которая случайна и ненаправленна. Видообразование трактуется как случайное и ненаправленное (в смысле предсказуемости на основе предшествующей истории вида) явление. Как же совмещается такое понимание с признанием направленной эволюции сборных надвидовых таксонов? Направленность может быть определена только пост фактум, образование новых видов в результате обособления периферических изолятов связано с закреплением лишь некоторых признаков исходного вида, которые могут быть в отдельных случаях усилены, часть из них может быть подхвачена и в последующих случаях видообразования. Поскольку источник направленности явно или неявно выступает генетическая общность видов, говорить о преимуществах данного объяснения практически невозможно, так как никаких элементов новизны оно фактически не несет. Поэтому все ссылки на то, что оно позволяет обойтись без неопределенного и расплывчатого понятия ортоселекции теряют смысл.

Истолкование видообразования как случайного и ненаправленного события, как будет показано ниже, имеет принципиальный смысл для гипотезы прерывистого равновесия. Но сама проблема направленности эволюции гораздо сложнее, нежели ее рисуют Эддридж и Гоулд (см., например, обзоры: Мейен, 1975; Сутт, 1977).

Немало трудностей возникает с определением понятия о видовом стазисе, занимавшем центральное место в концепции прерывистого равновесия. О причинах устойчивости вида во времени судить трудно и вместо их поиска (Eldredge, Gould, 1972. P. 114) ав-

торы предлагают рассматривать и индивидуальные организмы, и виды как гомеостатически регулируемые системы. Подобный подход был обоснован И. Лернером (Lerner, 1954), предложившим различать соответственно «онтогенетический гомеостаз» и «генетический гомеостаз», существование которых объяснялось естественным отбором. По мнению Эддриджа и Гоулда, гомеостатическая зарегулированность вида чаще всего столь сильна, что нарушить ее могут только процессы типа «генетической революции» (см.: Майр, 1968), которые происходят в краевых изолятах в условиях малочисленности и сильного давления отбора, векторизованного в ином, по сравнению с основным ареалом, направлении.

Аллопатрическое видообразование понимается как быстрый, разовый переход от одной системы гомеостатического регулирования к другой, от одного устойчивого состояния к другому. Подобное объяснение, как полагают авторы, позволяет обойтись без потока генов между популяциями как интегрирующего механизма. Видообразование с этой точки зрения может быть только быстрым. Затронув очень важный и актуальный вопрос о причинах стабильности вида во времени, авторы справедливо отметили, что он мало разработан в СТЭ. В палеонтологии же представления о нечувствительности переходов между видами и о постоянном преобразовании вида привели несмотря на конкретную его интерпретацию (моно-, политипическую или биологическую) к признанию «вида» субъективной категорией, выделяемой на базе произвольного разбиения филума на фратрии.

Однако авторы неправы, когда говорят о стазисе как обойденном явлении в СТЭ. На самом деле в ней устойчивость вида оценивается как один из основных его признаков. Например, К. М. Завадский писал: «Способность сохранять качественную определенность в течение известного геологического времени — специфическая черта вида» (1968. С. 167). Попытки истолковать эволюцию как процесс абсолютной текучий, в котором изменчивость фактически устраняет устойчивость, скорее характерны для некоторых недарвиновских концепций эволюции, в которых утверждается, что даже наличие персистентных видов противоречит положениям современной эволюционной теории (Давиташвили, 1966, 1969, 1973, 1977). В этом смысле критические замечания Эддриджа и Гоулда сохраняют справедливость, но их значимость сильно преувеличена.

Исходным недостатком построений Эддриджа и Гоулда была неверная оценка СТЭ как филетического градуализма, отождествляемого ими по существу с лайелевским униформизмом. В результате их притязания на новый подход эволюционной теории свелись к гальванизации старых представлений катастрофистского толка. Из этой системы взглядов ее в какой-то степени выделяет лишь акцент на видообразование, как основное макроэволюционное событие. Это и предопределило дальнейшую судьбу пунктуализма, который не был сразу «сдан в архив» истории, но про-

должает существовать в модифицированном виде. Как уже не раз отмечалось, современная эволюционная теория знает немало фактов действительно быстрого видообразования и в этом концепция прерывистого равновесия как будто получает свое оправдание. В момент своего возникновения гипотеза прерывистого равновесия лишь внешне противоречила основным постулатам синтетической теории.

Ее дальнейшее развитие было возможно в двух направлениях: она могла быть ассимилирована СТЭ или же противопоставлена ей еще сильнее, чтобы их антиномичность стала бы реальностью. Развитие пошло по второму пути. Размежевание шло по следующим вопросам: 1) характер видообразования с точки зрения скорости процесса; 2) характер видообразования с точки зрения детерминации процесса; 3) причины устойчивости вида во времени.

Если первый и третий вопросы так или иначе были затронуты уже в момент формирования гипотезы, то решение второго по сути свелось к декларированию случайного и ненаправленного характера видообразования. Этот пробел был впоследствии заполнен.

В заключение отметим, что очень характерно название сборника, в котором была обнародована гипотеза прерывистого равновесия — «Модели в палеобиологии». В момент своего возникновения она была типичной гипотезой без реальной конфронтации со сложившейся системой взглядов и правомерной в их рамках. Однако она была еще очень обща, расплывчата и судьба ее, как и всякой гипотезы *in statu nascendi* еще очень неопределенна.

8. 3. Первые отклики

Гипотеза, сформулированная Эддриджем и Гоулдом, не осталась незамеченной и оживленно обсуждалась в литературе, хотя многочисленность откликов не означала разнообразия оценок. Практически одновременно с ней в литературе оживленно обсуждалась модель эволюционного равновесия, возникшая в экологической биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967; MacArthur, 1972), где была показана важность равновесных процессов для понимания устойчивости экосистем. Эта идея получила признание и была использована в палеонтологии (Wilson, 1969). В соответствии с этой моделью описываются ситуации, при которых происходит стабилизация (в количественном отношении) таксономического разнообразия и экосистемы в течение достаточно длительного времени. Это возможно в том случае, если скорость возникновения таксонов становится равной скорости их вымирания (Webb, 1969). Многие авторы обсуждали и доказывали правомерность такого подхода (см., например, Flessa, Imbrie, 1973; Simberloff, 1974a, 1974b; Flessa, 1975; Bretsky, Bretsky, 1976; Webb, 1976a, 1976b) в основном при палеоэкологических реконструкциях.

Уравновешение скоростей таксонообразования и вымирания может происходить в пределах ограниченной географической зоны при относительном постоянстве условий существования. Изменение их приводит к нарушению баланса скоростей. Впоследствии равновесие восстанавливается, но изменяется биоразнообразие системы, а новые скорости возникновения и исчезновения таксонов отличны от прежних. Эволюция в этом смысле есть переход из одного равновесного состояния в другое. Проблема неравномерности темпов эволюции важна для данной гипотезы. Это позволило Гоулду (Gould, 1976) попытаться связать ее с концепцией прерывистого равновесия, впрочем, безуспешно, так как различия между ними достаточно серьезны — эволюционное равновесие является типичной градуалистической моделью. Однако нередко происходило смешение этих гипотез, что вело к неверным оценкам и выводам.

Возвращаясь к оценкам, высказанным в момент появления концепции прерывистого равновесия, отметим, что некоторые авторы сомневались в ее правильности, указывая на переоценку в ней значения палеонтологии как единственного средства верификации необиологических представлений (Roughgarden, 1973; Kitts, 1974). Вызывала возражения и общая методология подхода, поскольку постулирование прерывистого характера эволюции предполагало отказ от исследования процессов градуалистического типа и стремлением элиминировать их из теории (Harper, 1975; Lesperance, Bertrand, 1976).

Многие стремились подчеркнуть реальность филетического градуализма, опровергнуть претензии альтернативной гипотезы на универсальность. Так, например, было показано, что изменения формы и размеров у некоторых девонских брахиопод было постепенным. Видообразование у них тоже может быть понято как исторический процесс (Makurath, Anderson, 1973). Такая интерпретация вызвала критические замечания со стороны Эддриджа (Eldredge, 1974), утверждавшего, что недостатки используемого материала — случайность и нерепрезентативный характер выборки — не позволяют сделать такой вывод. На это последовало контрвозражение (Makurath, 1974) и все свелось к обсуждению методики исследования.

М. Гехт (Hecht, 1974. P. 300) утверждал, что процессы филетического типа можно наблюдать в модельных популяциях, а также при изменениях, связанных с domestikацией животных и растений. Примером постепенного перехода, по его мнению, может служить и эволюционная история белого медведя *Ursus maritimus*, становление которого в качестве самостоятельного вида шло путем преобразования всей популяции и довольно медленно. Эддридж и Гоулд (Eldredge, Gould, 1974) отвергли этот пример, так как численность популяции в данном случае была очень небольшой, но вместе с тем отметили, что не исключают нацело постепенную эволюцию, но считают ее весьма редкой. Похожие примеры приводили и дру-

гие авторы. Так, И. Хаями и Т. Оцава (Hayami, Ozawa, 1975), анализируя данные о палеопопуляциях в филогении двустворчатого моллюска *Cryptopecten vesiculous*, пришли к выводу, что картина прерывистого изменения формы раковины, скорее всего, отражает не видообразование, а внутривидовую модификационную изменчивость. Сходную интерпретацию предложил и Г. Скотт (Scott, 1976).

Особенно решительно возражал против возведения пунктуалистической модели в абсолют и преуменьшения значения постепенной перестройки организации П. Гингерич (Gingerich, 1974, 1976), используя многочисленные примеры из эволюции млекопитающих. Были приведены, однако, не только доводы, противоречащие прерывистому равновесию, но и свидетельствующие в его пользу. Иногда они носили сугубо теоретический характер. Например, М. Додсон (Dodson, 1975, 1976) пытался совместить эту гипотезу с теми следствиями, которые вытекают из применения математической теории катастроф к интерпретации внутрипопуляционных процессов.

Однако в большинстве случаев речь шла о конкурентных примерах. Многие авторы стремились показать реальность быстрых эволюционных изменений. Р. Рейджмент (Reyment, 1975) продемонстрировал «псевдоградуалистичность» возникновения морфологических отличий родового ранга у некоторых аммонитов, которые кажутся постепенными лишь при самом поверхностном взгляде. Возможность быстрого аллопатрического видообразования на основе географического обособления дочерних популяций была показана Д. Келлогом и Дж. Хэйсом (Kellog, 1975; Kellog, Hays, 1975). Дж. Спринкл (Sprinkle, 1976) использовал гипотезу прерывистого равновесия для объяснения кладогенеза у палеозойских иглокожих. Правомерность такого подхода была установлена и на примере эволюции гоминид (Walker, 1975; Oxnard, 1975; Pilbeam, 1975, 1985) в связи с филогенетической интерпретацией новых находок. Показательно, что Элдريدж и Гоулд пришли в этом вопросе к схожим выводам (Eldredge, Tattersall, 1975; Gould, 1976b), что, по их мнению, было дополнительным доводом в пользу гипотезы прерывистого равновесия.

Гораздо меньшее внимание привлек другой аспект гипотезы — проблема стазиса (Pilbeam, 1975). Обычно подчеркивалась возможность эволюционной иммобилизации видов для правильного понимания филогенетических отношений между ними (Walker, 1975. P. 7), но дальше этого дело не шло. В качестве характерного примера обычно приводились виды, которые могут быть отнесены к числу «живых ископаемых». Представление о стазисе было поддержано и стратиграфами (Ager, 1973).

Среди тех, кто принял гипотезу прерывистого равновесия, был С. Стэнли, который не только согласился с ней, но и предпринял попытку ее дополнить. Если вначале он (Stanley, 1973) рассматривал проблему неравномерности темпов эволюции с традиционной точки зрения, то вскоре приходит к иным выводам (Stanley,

1975a), исходя из отсутствия четкой корреляции между частотой смены поколений и скоростью макроэволюции. Подчеркивая специфичность макроэволюции, он считал «необходимым указать силу, которая определяет ее направление, является аналогом естественного отбора, но действует на другом уровне. На этом высшем уровне виды уподобляются индивидуальным организмам, а видообразование заменяет размножение. Случайность видообразования играет ту же роль, что и случайность мутаций. В то время как естественный отбор воздействует на организмы в популяции, процесс, который можно назвать видовым отбором, воздействует на виды в рамках таксона более высокого ранга, статически детерминируя направление эволюции» (Там же) и определяя эволюционный стазис (Stanley, 1976).

Как видно из приведенного обзора, гипотеза прерывистого равновесия обсуждалась не в целом, а фрагментарно. Это связано, с одной стороны, с тем, что статусом целостности она в первоначальном своем виде не обладала. С другой стороны — каждое из ее положений, взятое порознь, будь то примат аллопатрического видообразования, причины стабилизации видов во времени или характер эволюционной направленности, вовсе не приводит к отказу от выработанных в науке представлений, как полагают ее авторы. Эту черту очень точно подметил Симпсон (Simpson, 1976. P. 5), по мнению которого, прерывистое равновесие проясняет и акцентирует идеи, зародившиеся при разработке проблем СТЭ. Этим и объясняется первоначально спокойное ее обсуждение, в отличие от той ситуации, которая сложилась в это же время вокруг теории нейтральной эволюции.

8. 4. Прерывистое равновесие: кристаллизация гипотезы

Годы дискуссий не прошли бесследно. Их итоги были суммированы Гоулдом и Элдриджем в статье, которая стала важной вехой в истории рассматриваемого нами направления (Gould, Eldredge, 1977). Характеризуя суть своего подхода, авторы утверждают, что прерывистое равновесие — гипотеза, касающаяся форм эволюционного процесса. Для ее объективной оценки нужно обратиться к непредвзятому исследованию темпов эволюции, которые могут быть точно охарактеризованы и сопоставлены с представлениями, вырабатываемыми вне палеонтологии, о формах организации эволюционного процесса (Там же. P. 116). Главным в своей концепции они считают признание реальности видового стазиса. Что же касается форм видообразования, то оно может быть и симпатрическим, когда дочерний вид возникает из малочисленной внутрипопуляционной группы и изолирующие механизмы складываются достаточно быстро. Нормальным для дальнейшего существования

вида является морфологический стазис. Он не означает полного отсутствия изменчивости организации. Но незначительные флюктуации или же небольшие изменения направленного характера имеют малое отношение к тем путям, по которым в дальнейшем может пойти видообразование (Там же. Р. 117).

Авторы подчеркивают, что пунктуализм вовсе не был попыткой совершить революцию в науке, как показалось некоторым. Однако выводы, из него вытекающие, важны и в теоретическом, и в практическом отношении. Уместно привести сжатую характеристику, которую дают Гоулд и Элдридж: «Модель прерывистого равновесия не утверждает, что на любом эволюционном уровне ничто не происходит постепенно. Она является теорией видообразования и его отражения в палеонтологической летописи. Она гласит, что проявляющиеся на надвидовом уровне регулярные повторяемости — типичный пример которых направленность макроэволюции — есть результат прерывистого характера эволюции на видовом уровне. Она вовсе не отрицает, что аллопатрическое видообразование происходит медленно в экологическом масштабе времени, но с точки зрения геологического масштаба оценивает его как микросекунду» (Там же. Р. 121).

Элдридж и Гоулд утверждали, что модель прерывистого равновесия с успехом выдержала первое испытание временем. В этом их убеждает, с одной стороны, неудовлетворительность критических возражений (Там же. Р. 121—134), а с другой — высказывания в пользу этой гипотезы (Там же. Р. 134—136). Однако реальность быстрого видообразования обосновывается ими не только совокупностью конкретных примеров, но и соображениями, не имеющими к палеонтологии прямого отношения. Такие косвенные доказательства необходимо почерпнуть из генетических исследований, свидетельствующих о возможности быстрого видообразования. Классическая популяционная генетика с ее акцентом на аккумуляцию мутационных различий в этом отношении мало пригодна. С концепцией прерывистого равновесия гораздо больше совместимы некоторые выводы, сформулированные в биохимической генетике. Особенно важно положение о том, что для понимания сути морфологических отличий важно не столько знания о разности генотипа у видов, сколько знания о характере регуляторных механизмов генома (Zuckerlandl, 1968). Тем самым в теорию прерывистого равновесия привносится новый элемент.

Видообразование протекает быстро, потому что оно основано не на накоплении точковых мутаций в структурных генах, а на мутационных изменениях генов-регуляторов. «Мы не видим, — утверждают авторы, — каким образом точковые мутации структурных генов могут привести, даже если они постепенно накапливаются, к новому морфологическому типу. Регуляторные изменения, изменяющие временные характеристики онтогенетических механизмов, кажутся более подходящими и к тому же быстрыми, что

полностью соответствует тем представлениям, которые вытекают из пунктуализма» (Gould, Eldredge, 1977. Р. 138). При этом они признавали, что представления о характере регуляторных связей в геноме ясны далеко не до конца, обосновывая одну гипотезу следствиями из другой.

Направленность же эволюции объясняется не действием ортоселекции в медленно эволюирующих филумах, а дифференциальным выживанием части из случайным образом сформировавшейся совокупности видов. Видообразование выступает как поставщик сырого материала для макроэволюции, процессы же внутривидового характера к макроэволюции, как таковой, имеют малое отношение.

Таким образом, как подчеркивают Гоулд и Элдридж (Там же. Р. 139), сомнению подвергается положение, которое связало в свое время палеонтологию и СТЭ. Для характеристики дифференциального успеха видов авторы используют введенное Стэнли (Stanley, 1975a) понятие видового отбора. По их мнению, выделение данной формы отбора, который оперирует видами, не противоречит дарвинизму. Просто на каждом уровне биологической иерархии отбор принимает особые, не сводимые, но подобные друг другу формы. Дарвиновский естественный отбор действует на внутривидовом уровне и только в его пределах позволяет понять суть изменений. Для понимания процессов, происходящих на иных уровнях, необходима выработка новых представлений. Гоулд и Элдридж утверждают (Gould, Eldredge, 1977. Р. 139), что понятие видового отбора имеет смысл в том случае, если, во-первых, верна модель прерывистого равновесия и, во-вторых, если характер морфологических отличий, возникающих при образовании новых видов, является случайным по отношению к направлению эволюции, типичному для данной ветви.

Первый тезис, как полагают авторы, не вызывает сомнения. Справедливость же второго была обоснована С. Райтом (Wright, 1967) через уподобление процессов на видовом и подвидовом уровнях, где мутационная изменчивость является случайной по отношению к направлению отбора. Авторы предлагают назвать ненаправленный характер видообразования «правилом Райта». Такая экстраполяция закономерностей одного уровня на другой не должна вызывать возражений, так как, по мнению авторов, проведение аналогий между видом и мутацией, видообразованием и мутационной изменчивостью давно уже стало обычным (Maug, 1963. Р. 621). Используемая Райтом аналогия позволяет следующим образом очертить контуры теории макроэволюции: «прерывистое равновесие + правило Райта = видовой отбор» (Gould, Eldredge, 1977. Р. 140).

Прежде предполагалось, что мутационный процесс и естественный отбор достаточны для понимания макроэволюции. Однако, если гипотеза прерывистого равновесия верна, тогда видообразова-

ние может быть рассмотрено как промежуточный уровень, одновременно разъединяющий и связывающий направленную макроэволюцию и эволюционные преобразования популяций. Виды выступают как сырой макроэволюционный материал: на своем уровне они играют ту же роль, что и мутационные изменения — на популяционном.

Если данное истолкование справедливо, оно должно обладать некоторыми преимуществами перед традиционным. Это может быть показано при анализе трудных вопросов. Так, по мнению Гоулда и Элдриджа, их подход лучше объясняет закон неспециализированности Копа и такое эволюционное явление как сверхспециализация. Очень удачно в этом смысле предложенное Стэнли (Stanley, 1975b) объяснение распространенности полового размножения, преимущества которого перед агамным он усматривал в том, что при панмиксии легче идет процесс видообразования, так как у организмов с половым размножением легко происходит обособление краевых популяций.

Подобное истолкование макроэволюционных событий позволяет предсказать, как уверены Гоулд и Элдридж (Gould, Eldredge, 1977. P. 141—142), разницу в темпах групповой эволюции. Постепенность эволюции чаще выявляется при исследовании филогении асексуальных одноклеточных форм (например, фораминифер). Градуалисты объясняют это лучшей сохранностью их ископаемых. Но другие группы организмов из тех же разрезов такой непрерывности не демонстрируют. Объяснить распространенность градуалистических переходов у асексуальных организмов лучше с биологической точки зрения. Их эволюционная история должна быть такой же прерывистой, как и у многоклеточных, размножающихся половым путем, если учесть, что для них характерна клоновая, а не видовая форма надорганизменного уровня. Способ их эволюции является, по-видимому, промежуточным вариантом между естественным отбором в популяциях и видовым отбором в филумах — изменчивость возникает благодаря быстрому образованию новых клонов в результате мутационной изменчивости. Фенотипические особенности этих клонов могут быть случайными по отношению к направлению отбора. Процесс эволюции идет на основе выборки путем отбора, действующего внутри группы конкурирующих клонов. Таким образом, за внешне градуалистическим процессом скрыт по сути дела клоновый аналог той направленности эволюции, которая возникает на основе прерывистого равновесия и видового отбора.

Здесь по существу возврат к той поре в развитии теории эволюции, когда несводимость макроэволюции к микроэволюционным процессам была знаменем многочисленных недарвиновских теорий. Пытаясь избежать подобной крайности, авторы чрезмерно расширительно толкуют понятие естественного отбора. Ими рассмотрены только три уровня его действия, однако, их число может

быть значительно большим, если последовательно придерживаться намеченного пути экстраполяции закономерностей с одного уровня на другой. Реальных же доказательств в пользу подобной процедуры не приводится, что заставляет усомниться в оценке прерывистого равновесия как шага вперед по сравнению со СТЭ.

Попытка провести последовательную аналогию между тремя уровнями организации (клональной, видовой и совокупностью родственных видов) оказывалась неудачной. Слабым подспорьем является апелляция к Гегелю, по которому движение истории осуществляется спирально через цепь отрицаний (Там же. P. 145). Обсуждение такого круга вопросов связано, по их мнению, с необходимостью разработки «общей философии изменения». В чем же состоит ее смысл?

Элдридж и Гоулд исходят из того, что модель прерывистого равновесия и трактовка в ней проблемы о неравномерности темпов преобразований может быть полезна для понимания развития на всех остальных уровнях. Необходимо отказаться от прежней системы представлений, в основе которой лежит восходящий к К. Линнею тезис — *natura non facit saltum* (природа не терпит скачков), который был сформулирован путем переноса в биологию некоторых особенностей развития общества. «Градуализм был компонентом культуры, но не природы», — утверждают авторы концепции прерывистого равновесия (Там же. P. 145), а теория Дарвина перенесла в живую природу отношения, характерные для викторианской эпохи. При этом авторы ссылаются на высказывание К. Маркса: «Примечательно, что Дарвин в мире животных и растений узнает свое английское общество с его разделением труда, конкуренцией, открытием новых рынков, „изобретениями“ и мальтусовской „борьбой за существование“ ... это напоминает Гегеля в „Феноменологии“, где гражданское общество предстает как „духовное животное царство“, тогда как у Дарвина животное царство выступает как гражданское общество» (К. Маркс, Ф. Энгельс. Соч. Т. 30. С. 204).

Поиски адекватной методологии познания эволюции приводят авторов к диалектике Гегеля и ее материалистическому осмыслению, которые создают благоприятную почву для правильной трактовки развития как прерывистого процесса. Особенно важен в этом отношении закон перехода количественных изменений в качественные. Неудивительно, что в работах советских палеонтологов (Руженцев, 1960), взгляд на видообразование как прерывистый процесс был широко распространен.

Осознавая декларативный характер большинства своих заявлений, авторы пытаются как-то очертить сферу их приложения и наметить программу дальнейших исследований. Они считают необходимым, во-первых, при изучении истории любого таксона обращать внимание на географическую изменчивость, не ограничиваясь локальной выборкой из одного места обитания; во-вторых, рас-

смагивать скорость эволюционных изменений не отдельно взятого таксона, а всех видов, входящих в данную экосистему или сообщество; в-третьих, анализировать крупные таксоны для определения того, какие процессы для них более типичны — градуалистические или пунктуалистические; в-четвертых, накапливать сведения о характере увеличения видового разнообразия в истории живого; в-пятых, всесторонне проверить правило Райта, лежащее в основе видового отбора, на предмет случайности видообразования с точки зрения направленности морфологических изменений к типичному для грады направлению эволюции; в-шестых, выяснить достаточно ли процессы образования новых видов, чтобы дать сырой макроэволюционный материал. Как видно из перечня проблем программа оказалась чрезвычайно обширной, а основным мотивом было при этом стремление углубить исследования темпов эволюции и их неравномерности.

Однако они считали, что изучение темпов эволюции является прерогативой палеобиологии и только она позволяет обрести почву, на которой могут быть построены самостоятельные теории макроэволюции. Два варианта гипотезы свидетельствуют о ее заметной трансформации. Совмещение прерывов в геологической летописи с признанием ее полноты вело к постулированию особого характера видообразования. Но границы приложимости гипотезы были четко определены, и сама гипотеза доступна для проверки на фактическом материале. В дальнейшем получили развитие не эти, а вторичные положения гипотезы. Характер ее изменился, она стала претендовать на особое положение. Выступая уже не как частная концептуальная система, она осмысливалась как единственная основа для понимания макроэволюции. Это потребовало введения в гипотезу все новых и новых допущений, в большинстве своем непроверяемых. Тем самым ценность ее в значительной степени снизилась.

Можно было бы ожидать, что история рассматриваемой гипотезы на этом и закончится. Однако этого не произошло, наоборот, ей суждено было дальнейшее развитие.

8. 5. Прерывистое равновесие: вызов СТЭ брошен

Развитие гипотезы прерывистого равновесия шло под знаком все нарастающего ее противопоставления СТЭ. Об этом особенно свидетельствуют работы авторов пунктуализма, опубликованные в 1977—1980 гг. В них противостояние сторон было доведено до логического конца. В этом отношении важна монография Гоулда (Gould, 1977a), посвященная взаимоотношению онто- и филогенеза. В центре внимания оказалась проблема быстрых перестроек онтогенеза, имеющих принципиальное значение для понимания пере-

ломных моментов в филогенезе. Подход Гоулда оригинален, в частности, им предложена интересная попытка разграничить часто смешиваемые понятия педоморфоза, педогенеза и неотении. Однако эти уточнения являлись лишь побочным сюжетом.

Цель работы — доказать, что большинство эволюционных событий, связанных с образованием принципиально новых особенностей организации, протекают на основе гетерохронных изменений онтогенеза на разных его стадиях. Особенно это касается организмов с дискретным типом онтогенеза, поэтому Гоулд уделяет очень большое внимание гормональному контролю метаморфоза у насекомых и амфибий. Он принимает, что трансформация онтогенеза по типу педоморфоза осуществляется под влиянием изменений среды обитания и идет под контролем естественного отбора, и предлагает очень удачную интерпретацию роли К-отбора и г-отбора в детерминации неотенических и педогенетических изменений. Тем самым преобразования онтогенеза получили объяснение с точки зрения системы экологических отношений.

Главным итогом исследования стало положение о важности механизмов индивидуального развития для правильной реконструкции филогенеза. Наличие хиатуса в геологической летописи часто может служить указанием на то, что в данном случае могла происходить быстрая смена направления эволюции, связанная с перестройкой индивидуального развития. В дальнейшем Гоулд (Gould, 1979a) неизменно подчеркивал значение гетерохронии как сравнительно простого онтогенетического механизма с весьма значительными эволюционными результатами. Он связал изменения морфогенеза с нарушениями системы регуляторных связей генома, показав, что незначительное изменение генов-регуляторов может привести к лавинообразно нарастающим эволюционным последствиям (Gould, 1980c).

Вопрос об адаптивном смысле процессов и о роли естественного отбора в их регуляции уже практически не ставится. Более того, основной критический заряд обрушивается на центральное для синтетической теории понятие адаптации (Gould, Lewontin, 1979; Lewontin, 1980). СТЭ критикуется как ультраселекционистская концепция, для которой главное — выработка адаптивного объяснения любого признака. Это якобы и не позволяет интерпретировать эволюцию организма как изменения скоординированного целого, так как поиски исключительно адаптивных черт неизбежно приводят к его разбиению на отдельные признаки и к их разрозненному анализу. По этим параметрам СТЭ может быть сравнима с телеологизмом лейбнизианского толка.

В противовес предлагается рассматривать онтогенез как регулируемое целое и существенно ограничить сферу приложения понятия приспособления, признав роль случайных процессов в эволюции. Односторонность взглядов адапционистов, по мнению Гоулда (Gould, 1977a, 1979b), особенно видна, если сравнить ее с той

гибкостью понимания механизмов и результатов эволюции, которая была характерна для Дарвина. В этом отношении дарвиновская теория является своеобразным идеалом, к которому СТЭ должна вернуться.

Основные положения теории прерывистого равновесия были обстоятельно изложены С. Стэнли (Stanley, 1979). Исходя из тезиса о полноте геологической летописи, он постулирует необходимость радикального пересмотра традиционных представлений. В первую очередь это касается типичной для СТЭ градуалистической ориентации. Отчасти она может быть понята как груз устаревших идей, отчасти — как контрреакция на взгляды, пропагандируемые несколько десятилетий назад О. Шиндевольфом. Основой нового эволюционного подхода должен, по мнению Стэнли, стать анализ механизмов квантового видообразования и его роли. Оценка образования нового вида как элементарного макроэволюционного события основана на скоррелированности темпов крупномасштабной эволюции (во временном смысле) с частотой видообразовательных событий (Там же. Р. 118—122).

Квантовое видообразование характеризуется образованием комплекса морфологических отличий в условиях малой популяции и в короткие промежутки времени. СТЭ привлекает для объяснения таких эволюционных событий популяционно-генетические представления, подчеркивая роль принципа основателя, генетического дрейфа и генетической революции. Однако число таких механизмов следует расширить, так как накоплено большое число данных о роли хромосомных перестроек в эволюции (Wilson et al., 1975; Bush, 1975; Bush et al., 1977; White, 1978). В ряде случаев удалось показать наличие строгой корреляции между скоростью преобразования кариотипа и скоростью морфологических изменений. Значительное влияние на образование нового вида по типу квантового перехода оказывают и изменения регуляторных связей в геноме. Стэнли использует модель структуры оперона и его регуляции в клетках высших организмов, разработанную Р. Бриттеном и Е. Дэвидсоном. Противопоставляя изменение ограниченного числа регуляторных генов накоплению множества мутаций структурных генов, Стэнли рассматривает значение преобразований онтогенеза в эволюции.

По его мнению, анализ механизмов квантового видообразования служит основанием для реабилитации взглядов Р. Гольдшмидта (Issekutz-Wolsky, Wolsky, 1974; Bush, 1975; Stanley, 1979. Р. 159—163), который ошибочно трактуя механизмы, тем не менее, правильно представлял реальный ход процесса эволюции. Как полагает Стэнли, предложенное объяснение быстрого образования новых видов вполне совместимо с постулатами СТЭ, нужно только несколько иначе совместить акценты. Что же касается механизмов макроэволюции, то наиболее верную их трактовку предлагает теория прерывистого равновесия. Принципы СТЭ позволяют понять

направленность только микроэволюционных процессов, поэтому необходимо перейти к новой картине макроэволюционных механизмов (Stanley, 1975a; Stanley, 1979. Р. 182—183). Различие микро- и макроэволюционных механизмов хорошо заметно (табл. 3).

Таблица 3

Механизмы макро- и микроэволюции

Макроэволюция	Микроэволюция
Филогенетический дрейф	Генетический дрейф
Направленное видообразование	Мутационное давление
Видовой отбор	Естественный отбор

Филогенетический дрейф является стохастическим фактором. Направление видообразования случайно по отношению к основному для филума направлению изменений, но и эти вероятностные флуктуации могут в принципе привести к заметному преобразованию направления эволюции (Stanley, 1979. Р. 183—184). Более жестко детерминировано направленное видообразование, которое отражает каналлизованность эволюционных изменений. Видовой отбор является основным макроэволюционным фактором, действие которого зависит от баланса между относительной частотой образования видов в филуме и относительной частотой их вымирания. Следует подчеркнуть, что в трактовке Стэнли видовой отбор не является чисто описательным термином, как его в основном понимают Гоулд и Элдридж (Gould, Eldredge, 1977), а отражает действительные взаимоотношения между различными видами, складывающиеся в конкретных условиях существования (Stanley, 1979. Р. 197—207). В отличие от других сторонников прерывистого равновесия Стэнли уделяет внимание не только внешней картине эволюционного процесса, но и его содержанию. В частности, Стэнли, пусть не всегда последовательно, рассматривает адаптивное содержание макроэволюционных изменений. Он не принял концепцию многоуровневой организованности эволюционного процесса. В целом развиваемые им взгляды совместимы с основными положениями синтетической теории эволюции.

По мнению С. Гоулда (Gould, 1977b, 1980d), развитие гипотез, альтернативных СТЭ, является отражением глубоких изменений, которые за последние два десятилетия претерпела палеонтология. Изменения эти принципиальны по своим последствиям. Прежде на всех стадиях своего развития, а их Гоулд выделяет четыре: 1) додарвиновский период, когда господствовали идеи Кювье и главное внимание уделялось проблеме вымирания и смены фаун; 2) период становления и развития эволюционной палеонтологии, когда в палеонтологии господствовали недарвиновские, в большинстве своем неоламаркистские теории; 3) период проникновения в палеонтоло-

гию широкого биологического подхода, связанный с работами Л. Долло и его последователей; 4) эпоха синтеза палеонтологии и синтетической теории, начало которой ознаменовано появлением работ Дж. Симпсона — палеонтология, изменяясь внешне, сохраняла за собой статус поставщика фактического материала, демонстрирующего (причем весьма неполно) характер течения эволюционных процессов в геологической временной шкале.

Теперь же изменяется сам статус палеонтологии, в связи с отказом от взгляда на микроэволюционное знание как единственный источник построения общей теории. «Если любой эволюционный принцип можно разглядеть в пробирке с дрозофилами или в незначительных и непосредственно приспособительных изменениях локальных популяций..., то тогда палеонтология действительно ничего кроме документирования не может дать. Но если эволюция происходит на разных уровнях (а это именно так), и если возникающие макроэволюционные теории имеют самостоятельный статус (а они его имеют)..., тогда палеонтология может стать равноправным партнером среди прочих эволюционных дисциплин» (Gould, 1980d. P. 98). Такая глубокая внутренняя перестройка палеонтологии связана с концентрацией внимания на проблеме неравномерности темпов эволюции. Позитивная ее разработка требует углубления знаний об эволюции сообществ, как уровня интегрирующего в себе видовой; изучения природы тех ограничений, которые влияют на функционально-морфологические изменения организмов (Rudwick, 1964; Raup, 1966; Gould, 1970; Seilacher, 1972), и, наконец, развития методик обработки материалов.

В результате четко разграничиваются три основных уровня организации эволюции: изменение популяций, видообразование и макроэволюция. Последние два могут быть познаны во всем богатстве только средствами палеонтологии. При этом переосмысливаются и традиционные для нее проблемы: темпов, форм и направленности эволюционных изменений. Они должны решаться не столько в терминах функциональных, исторических ограничений, канализирующих эволюцию (Stanley, 1975c; Thomas, 1976, 1978), сколько в понятиях структурных запретов (Seilacher, 1970; Riedl, 1978). Такая внутренняя трансформация палеонтологии отражает подлинно синтетическую стадию ее развития (в смысле гегелевской триадиности процесса развития, где тезис — первоначальное противопоставление механизмов микро- и макроэволюции; антитезис — признание их единства), которая преодолевает односторонность предшествующих этапов (Gould, 1980d).

При таком понимании перспектив развития палеонтологии естественно возникает вопрос о будущем эволюционной теории в целом (Gould, 1980c). Суммировав все ранее высказанные доводы, Гоулд пришел к выводу о неизбежности концептуальной ломки, выходящей по своему значению за пределы палеонтологии. СТЭ сокращена в самих своих основах. Во-первых, отвергнут характер-

ный для нее экстраполяционизм — убеждение, что в основе любого эволюционного изменения лежит постепенное изменение частот генов в популяции. Во-вторых, показано, что естественный отбор, ведущий к адаптации, не является универсальной силой, контролирующей эволюционный процесс. Крушение редуционистской методологии означает переход к плюралистической модели эволюции, согласно которой можно выделить три ее уровня дополняющих друг друга, но взаимно несводимых. Второй из них — видообразовательные процессы — характеризуются скачкообразными переходами, в основе которых лежат быстрые реорганизации генома (в духе Гольдшмидта) часто неадаптивные по своей природе. Третий уровень — собственно макроэволюция с типичной для нее направленностью — подчиняется действию видового отбора, оперирующего с неизменяющимися, стабилизированными сразу же с момента возникновения видами (видоизмененное представление Райта о роли случайных процессов в видообразовании).

Соответственно можно говорить о двух брешах в корпусе СТЭ: гольдшмидтовской — между популяционными процессами и видообразованием и райтовской — между видообразованием и направленностью эволюции как результатом дифференциального выживания видов. Новая общая по значимости теория эволюции должна учитывать иерархическую организованность развития живого. Одновременно в ней должны быть развиты те вопросы, которые почти не исследованы или вообще игнорируются в синтетической теории. Во-первых, это проблема быстрых изменений на всех уровнях; во-вторых, важное значение неадаптивных изменений на всех уровнях; в-третьих, роль исторических, функциональных и структурных ограничений в эволюции.

Разработка последней проблемы призвана, по мысли Гоулда, вернуть в эволюционную теорию представление об организме как целом, которое, как он полагает, фактически утрачено. Только таким образом новая теория эволюции в полном смысле может стать биологической дисциплиной. В связи с этим он отмечает, что организмы — не бильярдные шары, по которым, детерминируя, бьеткий естественного отбора и которые занимают оптимальную позицию на бильярдном столе жизни. В них самих сложным, удивительным, но все же постижимым образом воплощена их судьба (Gould, 1980c. P. 129).

Рассмотренная статья представляет собою высшую конечную точку развития гипотезы прерывистого равновесия. За восемь лет она прошла путь от частной гипотезы, через концепцию, призванную стать альтернативой к существующим, к теории, которая является полной противоположностью современному дарвинизму. Путь от акцента на аллопатрическое видообразование до скачкообразных и по форме и по содержанию представлений был естественен и логичен. История эволюционной теории знает немало примеров такого неизбежного перехода от ограничения сферы дейст-

вия естественного отбора, к фактическому отказу от него, к признанию неадаптивного характера эволюции и как результат к фактическому допущению примата внутренних факторов. Обращение к самым современным достижениям биологической науки — молекулярной генетике, механике развития, популяционной и эволюционной экологии и т. д. не может устранить главного — последовательного антиселекционизма. По сути дела историческую трансформацию данной гипотезы можно рассматривать как становление типичной неонотомической теории. Есть, однако, особенности, которые следует отметить.

Прежде всего целостный вид данная теория приобретает лишь в совокупности работ нескольких авторов. Действительные контуры ее как бы размыты, что обеспечило ее известную популярность, преимущественно среди палеонтологов. Одновременно значительно был снижен накал контркритики, так как довольно долго казалось, что речь идет о второстепенных вопросах. Прерывистое равновесие почти все эти годы пропагандировалось со страниц научно-популярного, но достаточно серьезного журнала «Natural History», где Гоулд вел рубрику обозревателя. Показательной была высокая цитируемость его заметок, в которых часто весьма гипотетичные положения подавались как непреложные истины. Высокая степень дифференциации и специализации отраслей знания существенно повысила значение таких популярных источников информации в развитии самой науки. Характерно, что в статьях и работах Гоулда, адресованных специалистам, сочетаются высокий профессионализм, блестящая историческая эрудиция и взвешенность, продуктивность выводов, чего нельзя сказать о публикациях, рассчитанных на широкую читательскую аудиторию, где заключения гораздо менее обоснованы.

Как бы то ни было, к 1980 г. ситуация прояснилась. Первоначальная расплывчатость гипотезы сменилась четким оконтуриванием. Все было готово для того, чтобы долго назревавший вызов синтетической теории эволюции стал реальностью. Переломным моментом стала конференция по проблемам макроэволюции, проведенная в 1980 г. в Чикаго. Участниками данной конференции были биологи разных специальностей — молекулярные биологи, генетики, морфологи, палеонтологи. Однако тон задавали сторонники прерывистого равновесия. В результате по всем основным затронутым вопросам — неравномерность темпов эволюции, причины направленности эволюции, структурные ограничения и их роль — остро проявилось расхождение между ними и теми участниками, которые разделяли точку зрения СТЭ.

Показателен и тон отчетов о конференции, появившихся в печати (Lewin, 1980; Devillers, Blanc, 1981; Blanc, 1982). В них как абсолютно безусловное провозглашалось крушение основных постулатов современного дарвинизма, объявлялось, что отныне развитие эволюционной теории пойдет под знаком отказа от при-

знания единства механизмов микро- и макроэволюции, от крайнего редуccionизма, связанного с абсолютизацией приспособительного характера эволюции. Замену предлагалось искать в понимании всеобъемлющего значения внутренних факторов эволюции. Таким образом, данная конференция стала своеобразным кульминационным пунктом в развитии пунктуализма, отчетливо показав, что он стал фундаментом для отказа от центральных положений СТЭ.

Такое умышленное обострение ситуации не могло не вызвать ответного отклика, и он незамедлительно последовал, причем число публикаций, вышедших за два последующих года, многократно превышает опубликованное за восемь предыдущих лет. Ниже будут рассмотрены некоторые итоги этого обсуждения.

8. 6. Синтетическая теория эволюции: вызов принят

Гипотеза прерывистого равновесия логично переросла в откровенно антиселекционистскую гипотезу. Чикагская конференция должна была по мысли ее организаторов провозгласить конец эпохи господства СТЭ и начало нового теоретического синтеза в эволюционной биологии. Характерна первая реакция на публикацию материалов по макроэволюционным проблемам тех ученых, взгляды которых с точки зрения сторонников нового направления являются своеобразными анахронизмами.

Показательна подборка писем в журнал «Science» в связи с публикацией в нем отчета об этой конференции. Прежде всего было отмечено, что обзор выступлений написан с крайне предвзятых позиций как откровенная карикатура на СТЭ (Futuyma et al., 1981). В связи с претензией концепции прерывистого равновесия на объяснение проблем, которые синтетисты объяснить не в состоянии, А. Темплтон и В. Джиддингс (Templton, Giddings, 1981) отметили некорректность постановки вопроса. Проблема заключается не в том, верен или не верен градуалистический подход, а в том, обязательно ли он предполагает исключительно медленную и постепенную эволюцию. Еще Дарвин отказался от такого одностороннего взгляда. В современной теории описано множество случаев гораздо более быстрых перестроек, нежели те, на которые ссылаются пунктуалисты. Мало что дает и противопоставление стазиса и скачка как двух основных типов эволюционных событий, так как хорошо известно, что естественный отбор не только творческий, но и сберегающий агент. Указывалось, что вопросы соотношения устойчивости и изменчивости в эволюционном процессе обсуждались в работах Холдейна, Фишера и Райта на заре формирования СТЭ. Поэтому конференция не была новым вызовом эволюционной теории, она была скорее прямым вызовом ее истории.

К этой точке зрения присоединился и Г. Карсон (Carson, 1981b), по мнению которого, ни идеи, ни факты, упоминавшиеся в Чикаго, не оказались новыми. Они давно уже учтены в СТЭ. Конференция продемонстрировала пагубный эффект незнания истории науки. Попытка создать новое вылилась в попытку возродить старые представления. Э. Олсон (Olson, 1981), касаясь проблемы стазиса, отметил, что стремление решать ее исключительно на палеонтологическом материале в принципе не верно, так как эти данные вообще не позволяют рассматривать стазис только как микроэволюционные изменения. Палеонтологическая летопись, взятая изолированно, не является надежной опорой для отрицания градуализма и утверждения принципов прерывистого равновесия. Схожая точка зрения была высказана и Г. Нелсоном (Nelson, 1981). Проблема устойчивости в эволюции была затронута Дж. Мейнардом-Смитом (Maynard-Smith, 1981), утверждавшим, что стазис как универсальное эволюционное явление не существует. Вообще попытки показать несводимость микро- и макроэволюции на основе анализа темпов не новы. В связи с этим следует признать, что данные Вильямсона (Williamson, 1978; Savage, Williamson, 1979) мало что дают для обоснования пунктуализма, так как временные промежутки в 50 000 лет можно рассматривать как мгновенные только в геологической шкале времени. В целом стазис вполне объясним нормализующим отбором или же канализацией онтогенеза, эти факторы, стабилизирующие организацию, действуют, как правило, совместно.

Приведенные реплики по поводу Чикагской конференции не были случайными разрозненными событиями. Начиная с конца 1980 г., число публикаций, в которых рассматривается теория прерывистого равновесия, росло лавинообразно. Мы упомянем лишь некоторые наиболее характерные из них. Более адекватное представление об упомянутой конференции дали публикации 1982 г. в журнале «Evolution» некоторые из представленных на ней докладов, переработанных и дополненных. Большую роль сыграла и конференция в Далеме (1980 г.), на которой была рассмотрена связь эволюции и индивидуального развития. Важное значение имел и проведенный в 1981 г. в Далласе симпозиум «Филогения и скорости эволюции», материалы которого опубликованы в журнале «Systematic Zoology» в 1982 г. Ясность в вопрос помогли внести специальные подборки статей, помещенные в журналах «Science», «BioScience» и «New Scientist» в связи со 100-летней годовщиной со дня смерти Дарвина. В результате были достаточно полно и всесторонне обсуждены те проблемы, которые вызвали дискуссию между сторонниками СТЭ и концепцией прерывистого равновесия.

Прежде всего отметим, что за это время сторонники теории прерывистого равновесия фактически не привнесли ничего нового в свои взгляды. По-прежнему декламировалось ее отличие от СТЭ и обосновывалась необходимость плюралистического подхода к эволюции. Правда, суждения стали в какой-то степени менее катего-

ричными. Так было признано, что далеко не всегда новый вид возникает скачкообразно в периферических изолятах. Отмечалось и значение процессов градуалистического типа, но их роль по-прежнему умахалась (Gould, 1982b, 1982c). Была сделана попытка реформировать понятие видового отбора, устранив его противопоставление естественному отбору (Gould, 1982d). Основой для таких незначительных модификаций теории стал акцент на роль случайных процессов в определении направления эволюционных изменений (Gould, 1981). В связи с этим была предпринята попытка привлечь для косвенного обоснования пунктуализма теорию нейтральной эволюции.

Стэнли (Stanley, 1981, 1982) оказался наиболее консервативным из всех сторонников теории. Единственная сделанная им оговорка касалась того, что три фактора макроэволюции, принятые в пунктуализме — филогенетический дрейф, направленное видообразование и видовой отбор, позволяют интерпретировать и градуалистические процессы, которые пусть редко, но встречаются в эволюции. Показательны в этом отношении и те выводы, которые содержатся в статье Н. Эддриджа (Eldredge, 1982), посвященной уровням эволюционного процесса. В ней были детализированы представления, изложенные ранее в совместной с Дж. Кракфтом монографии (Eldredge, Cracraft, 1980). По мнению Эддриджа, разработка многоуровневой модели эволюции явится реальной базой для обоснования квазисамостоятельности макроэволюции. Очень туманными выглядят его рассуждения о структуре теорий, которые должны описывать изменения на каждом из уровней организации эволюционного процесса.

Структура эта выглядит следующим образом:

$$P = D + S + E,$$

где P — основной тип явлений, типичный для данного уровня; D — детерминированные процессы; S — случайные процессы; E — фактор ошибки, проистекающий из того, что основной тип может быть неправильно охарактеризован исследователями.

Подобную схему иначе как схоластическое теоретизирование оценить нельзя. К числу уровней эволюции относятся: компонент генома и особь, дем, вид, монофилетический таксон, региональная совокупность таксонов или экосистема. При таком подходе роль прерывистого равновесия, как теории, оказывается весьма ограниченной (приуроченной только к видовому — т. е. третьему из пяти уровней эволюционных изменений). Совершенно неясно к тому же, какого рода факторы придают направленный характер эволюции надвидового монофилетического таксона, так как собственно макроэволюционные агенты на этом уровне не действуют.

Таким образом, попытка развить теорию прерывистого равновесия привела к серьезным недоразумениям. Наряду с этими попытками обосновать пунктуализм в целом, было опубликовано не-

сколько работ по отдельным аспектам теории. Так, Э. С. Врба (Vrba, 1980), рассмотрев вопрос о характере темпов эволюции, подчеркивала, что быстрое образование новых видов трудно объяснимо с точки зрения естественного отбора. П. Вильямсон (Williamson, 1981a, 1981b) продолжил попытки верифицировать теорию прерывистого равновесия на единственно адекватном, по его мнению, материале по филогении кайнозойских моллюсков бассейна озера Туркана. Их эволюция характеризуется чередованием длительных (5—7 млн лет) периодов стазиса с периодами быстрого (5—50 тыс. лет) видообразования, причем, как правило, видообразование трудно коррелируется с преобразованиями среды и идет, следовательно, под преимущественным контролем внутренних факторов. Для понимания видообразования важно учитывать повышение онтогенетической нестабильности переходных популяций, связанной с нарушением систем эпигенетических корреляций. Онтогенетические ограничения как система запретов позволяют удовлетворительно объяснить и эволюционный стазис, тогда как концепция стабилизирующего отбора для этого в принципе недостаточна.

Были продолжены и попытки критически рассмотреть понятие адаптации (Lewin, 1982; Vrba, 1980; Mayo, 1983). С точки зрения сторонников пунктуализма, в СТЭ делается неоправданный акцент на понятия приспособления и приспособленности. Многие эволюционные события проще объяснить, если учесть, что они в большей степени определяются комплексом структурных ограничений, нежели действием естественного отбора. В связи с этим были затронуты вопросы, касающиеся влияния изменений индивидуального развития на макроэволюционные изменения. Было подчеркнуто, что даже небольшие изменения, связанные со сдвигом времени закладки органов, могут привести к крупным фенотипическим отклонениям в результате последствий аллометрического роста и тем самым детерминировать направление дальнейшей эволюции (Gould, 1982e).

Изучение морфологических переходов между таксонами требует учета различных типов эмбриональных изменений, в первую очередь гетерохроний (Maderson et al., 1982). Анализ механизмов онтогенеза позволяет объяснить возникновение хиатусов в палеонтологической летописи, не прибегая к макромутациям, так как даже незначительные изменения генетической программы могут привести к крупномасштабным эволюционным результатам. Некоторые авторы поддержали тезис теории прерывистого равновесия о необходимости нового эволюционного синтеза. Однако, по их мнению, сам пунктуализм такой синтетической теорией не является, так как его нужно дополнить, чтобы он приобрел более общий статус (Blanc, 1981).

Г. Доувер (Dover, 1982b) пришел к выводу о необходимости учитывать новый фактор, могущий изменить прерывистость эволюции — молекулярный дрейф. Этот механизм является ответственным за пе-

рестройку регуляторных систем в геноме. Как и видовой отбор, он не зависит от естественного отбора, но лишь взаимодействует с ним. Учет молекулярного дрейфа позволит провести связь между градуальными и скачкообразными процессами. Необходимость нового подхода отстаивал и Дж. Кракрафт (Cracraft, 1979, 1981, 1982a, 1982b), исходя из того, что ни СТЭ, ни прерывистое равновесие не достаточны для понимания макроэволюции. В макроэволюции можно выделить три основных процесса: нарастание таксономического разнообразия при увеличении числа видов; редукция разнообразия, когда число видов падает; переход к равновесному состоянию. Ни адапционистский, ни пунктуалистский подход не могут дать их причинного объяснения, так как все попытки понять частоту образования новых видов основаны на лишенных эволюционного смысла понятиях, будь то «адаптивная зона» или «видовой отбор».

Указывалось также, что скорость видообразования нельзя объяснить только внутренними факторами, связанными со сложными механизмами морфогенеза (Wiley, Brooks, 1982), нужно учитывать и влияние внешних условий. В этом смысле необходимо уяснить глобальную роль процессов в литосфере, от которых непосредственным образом зависит образование и исчезновение геологических и климатических барьеров, обеспечивающих географическую изоляцию. Глобальные тектонические процессы являются и основным механизмом регулирования скорости вымирания видов. Конкретное соотношение скоростей образования новых видов и их вымирания, в конечном счете, и дает либо градуалистическую, либо прерывистую картину эволюции. Для понимания быстрых переходов от одного равновесного состояния к другому необходимо расширить представление об энергетических (энтропийных) их показателях (Cracraft, 1982b. P. 360). Таким образом, «неравновесный» подход Кракрафта является комбинацией принципов теорий прерывистого равновесия и эволюционного равновесия, которое было уже охарактеризовано.

В целом есть все основания утверждать, что в дальнейшем сколько-нибудь существенных изменений в теоретическом арсенале пунктуалистов не произошло. Стремление построить теорию, основные принципы которой являются антиномичными по отношению к принципам СТЭ, значительно ограничило ее возможности. Дискуссия показала отсутствие перспектив у этой концепции. Она должна либо быть оставлена, либо стать ступенью для перехода к новому теоретическому синтезу, который только и устранил коллизии, вызванные в свое время появлением пунктуализма. Одновременно с этим, безрадостным для теории прерывистого равновесия, итогом дискуссии показала не только правомерность, но и перспективность дарвинистского подхода к решению спорных проблем эволюционной теории. И дело не только в том, что подавляющее большинство авторов отстаивали принципы СТЭ, но и в том, что их аргументация была в целом гораздо более убедительной.

С критическим анализом основных положений теории прерывистого равновесия выступили Дж. Стеббинс и Ф. Айала (Stebbins, Ayala, 1981). Они отметили, что утверждения пунктуалистов о несовместимости их взглядов со СТЭ верны лишь отчасти. СТЭ никогда не была связана с исследованием только градуалистических изменений, большое внимание в ней уделяется анализу быстрых эволюционных процессов, в том числе и видообразования. Вообще анализ образования нового вида только средствами палеонтологии недостаточен, так как в таком случае можно судить лишь о морфологических изменениях, причина которых не всегда ясна. Однако палеонтологический метод имеет и свои преимущества, так как получить сведения о направленности эволюции иными средствами практически невозможно. По мнению Стеббинса и Айалы, принятая позиция о единстве механизмов микро- и макроэволюции, нельзя забывать, что последняя имеет свою специфику, связанную с тем, что в больших масштабах времени ощутимо влияние факторов, которые практически не имеют никакого значения в изменениях на уровне ниже видового. В этом и только в этом смысле можно говорить о несводимости макроэволюции к микроэволюционным процессам. Видимо, нет серьезных оснований говорить о существовании полиуровневой теории эволюции. Скорее можно рассматривать разные по своему предмету эволюционные концепции, самостоятельность которых имеет не абсолютный, но лишь относительный гносеологический смысл. Относительность противопоставления микро- и макроэволюционных представлений особенно ясно видна на примере СТЭ, которая объединяет в себе и те, и другие.

Схожую точку зрения высказал и В. Грант (Grant, 1982), который отметил, что дарвинисты допускают и градуалистическое и прерывистое видообразование, исходя из того, что обе эти формы эволюции объединены широким спектром переходных процессов. Примером такого неодностороннего подхода может служить концепция Симпсона, учитывающая многообразие темпов эволюции. Вообще парадоксален сам факт использования представления, призванного решить частную проблему прерывов в геологической летописи, в качестве универсального ключа для объяснения всех без исключения эволюционных проблем.

Обстоятельный анализ теории прерывистого равновесия с точки зрения современных популяционно-генетических представлений осуществлен В. Чарлзворфом (Charlesworth, 1982; Charlesworth et al., 1982). Рассмотрев основные проблемы, обсуждаемые в рамках пунктуализма: филогенетический стазис; обязательную связь морфологических изменений с видообразованием; возникновение эволюционных новшеств; направленность макроэволюции, он убедительно показал, что претензии теории прерывистого равновесия на новизну неосновательны. Те генетические механизмы, к которым апеллируют пунктуалисты, либо давно включены в СТЭ

и лишь описываются пунктуалистами с применением новой терминологии, либо же очень гипотетичны и нуждаются в серьезном обосновании как в фактуальном, так и в теоретическом плане. Основной пунктуализма стало искаженное представление о современной эволюционной теории (Orzack, 1981). Пунктуалисты, как правило, подвергают критике ее сверхупрощенные версии (правда, их действительно подчас можно встретить в научной литературе), но не ее саму и не те факты, на которых она основана.

Дж. Левинтон (Levinton, 1982, 1988) отметил широкий отклик, который вызвала конференция в Чикаго, в том числе и в рядах сторонников так называемого «научного креационизма». Уже одно это обстоятельство заставляет серьезно рассмотреть постулаты пунктуализма. Что же касается фактов, которые в нем фигурируют, то ясно, что здесь нет противоречий с синтетической теорией (Dawkins, 1982). Вызывает возражение сама методология построения данной концепции. Попытки представить систему новых положений на основе дихотомизации старых, как правило, бесплодны. Не является в данном отношении исключением и теория прерывистого равновесия.

Анализ влияния идей Дарвина на последующее развитие эволюционной теории позволил В. Провайну (Provine, 1982) утверждать, что проблема неполноты геологической летописи сегодня столь же актуальна, как и век назад. Однако нельзя согласиться с претензией теории прерывистого равновесия на невозможность объяснения палеонтологической летописи с иных позиций. Сторонники СТЭ, опираясь на данные популяционной генетики, делают это весьма успешно, не впадая при этом в крайности, характерные для пунктуализма.

Э. Майр (Mayr, 1982b, 1982d) отметил, что для провозглашения необходимости нового теоретического подхода нет никаких оснований. Противопоставление быстрых эволюционных изменений и изменений, идущих под контролем естественного отбора, в принципе неверно, так как даже в случае генетического дрейфа и генетической революции в конечном итоге именно отбор закрепляет направление изменений, придавая ему устойчивый характер. Совершенно неверно и то понимание адаптации, которое приписывается СТЭ, отнюдь не каждый признак организма или вида является оптимально адаптированным уже потому, что отбор не отмечает нейтральные признаки. Применительно к видовому отбору Майр показал, что межвидовые взаимодействия очень важны для понимания макроэволюции. Но именно они фактически не учитываются пунктуалистами, которые рассматривают видовой отбор как чисто статистический фактор, накапливающий различия, проистекающие из неравноценности видов с точки зрения их эволюционной перспективности. В такой трактовке он полностью определяется внутренними факторами, с чем очень трудно согласиться.

Особое внимание, конечно, привлекла проблема неравномерности темпов эволюции. Критика положений теории прерывистого равновесия была в связи с этим вопросом особенно обстоятельной. Прежде всего была показана неправомерность абсолютизации роли прерывистых переходов в эволюции. Постепенные изменения аккумулятивного типа — достаточно обычное эволюционное явление. Их можно выявить как на уровне видообразования и последующего дивергентного расхождения видов (Douglas, Avise, 1988), так и на уровне эволюции отдельных признаков (Stringer, Andrews, 1988). Высказано также мнение, что при машинном моделировании эволюционных процессов удобнее использовать градуалистическую методологию (Rada, 1981), а не представление о случайном характере флюктуации темпов видообразования и вымирания, как это обычно делается (Raup et al., 1973; Gould et al., 1977).

СТЭ в состоянии объяснить быстрые эволюционные изменения, не прибегая к надуманным гипотезам. Этот вывод был обсужден А. Темплтоном (Templton, 1980a, 1980b, 1981) и Д. Петри (Petru, 1982). Характерно, что справедливость принципов СТЭ была показана на примере эволюции маммалоподобных рептилий (Kemp, 1982), филогения которых часто использовалась как источник данных в пользу пунктуализма.

Была специально рассмотрена и проблема эволюционного стазиса (Schopf, 1981, 1982), который, с одной стороны, показал, что устойчивость вида во времени вполне понятна как результат действия нормализирующего отбора и выработки морфогенетических механизмов, обеспечивающих независимость онтогенеза от средовых возмущений. С другой стороны, поскольку в теории прерывистого равновесия учитываются исключительно морфологические критерии вида, можно допустить, что в ряде случаев длительность периода стазиса искусственно увеличивается от 10 до 100 раз, так как в качестве вида диагностируются лишь четко отграниченные друг от друга формы.

Данный вывод следует признать справедливым. Как показал П. Гринвуд (Greenwood, 1981) на примере эволюции цихлид, даже у родственных групп видов быстрое видообразование далеко не всегда связано с большой морфогенетической изменчивостью. Вообще в связи с обсуждением теории прерывистого равновесия возрос интерес к вопросам, связанным с интерпретацией палеонтологической летописи. Привлекла, в частности, особое внимание интерпретация отложений бассейна озера Туркана. В результате было подвергнуто серьезному сомнению утверждение Вильямсона о том, что видообразование здесь часто происходит в устойчивой среде (Lindsay, 1982). Напротив, оно было приурочено к периодам озерных регрессий. Неправильное представление о темпах эволюционных процессов часто складывается из-за нарушений условий седиментации. Поэтому необходимо учитывать реальность непол-

ноты летописи, иначе выводы Вильямсона не могут быть безоговорочно приняты (Dingus, Sadler, 1982).

Вообще следует признать неправильной основную посылку пунктуализма о полноте летописи (Van Andel, 1981). Но даже если и допустить, что она характеризуется полнотой репрезентативности, все равно остается проблема датировки отложений. Без этой процедуры внесения временной размерности измерение скорости невозможно, это обстоятельство, а также и некоторые другие стратиграфические затруднения заставляют усомниться в обоснованности тех посылок, на которых основывается теория прерывистого равновесия (Levinton, Simon, 1980; Novacek, Norell, 1982).

Поскольку одним из основных принципов пунктуализма стало постулируемое ограничение филогенеза системой онтогенетических запретов, эта проблема также была рассмотрена специально. Большинство авторов отмечали в связи с этим, что хотя значение морфогенетических механизмов в определении направления эволюции постоянно оговаривается, однако, данные биологии развития пока еще очень мало используются в эволюционной теории, тем самым создается почва для поспешных некритических суждений (Thompson, 1983; Arthur, 1982; O'Grady, 1982). Роль перестройки системы эпигенетических корреляций в эволюции была рассмотрена П. Алберчем (Alberch, 1982a, 1982b; Oster, Alberch, 1982), которые высказали предположение о большой роли случайных взаимодействий на клеточном уровне в нарушении существующей системы онтогенетических корреляционных механизмов. В силу этого фенотипическая изменчивость может иметь прерывистый характер. Если она будет закреплена естественным отбором, то окажется, что случайные изменения физико-химических взаимодействий клеток в эмбриогенезе приведут к неслучайному изменению направления эволюции. Представление об онтогенетических механизмах и их эволюционной роли связано с обоснованием «гольдшмидтовской картины» эволюции, которая возникает в результате фенотипического проявления перестройки системы взаимодействия генов в геноме.

Однако, как показал специальный анализ (Fitch, 1982; Rose, Doolittle, 1983), современное знание регуляторных механизмов на генетическом уровне еще недостаточно развито для того, чтобы на этой основе можно было бы делать широкие эволюционные выводы. Пока не будут ясны пути замены одного регуляторного генного комплекса другим, или отдельных участков комплекса, нужно с большой осторожностью относиться к экстраполяции данных молекулярной биологии, учитывать часто вероятный характер нашего знания об этом уровне организации живого.

Итак, с точки зрения СТЭ были критически рассмотрены основные положения пунктуализма. При этом убедительно было показано, что новая система взглядов не дает никаких преимуществ по сравнению с традиционными, а в ряде вопросов создает серьез-

ные теоретические осложнения. Общий вывод предельно четко сформулировал С. Райт (Wright, 1982. P. 442), заявивший, что нет никакой необходимости прибегать к причинам отличным от генетических или экологических для понимания палеонтологической летописи.

Сам ход дискуссии показал, что появление таких теорий, как прерывистое равновесие, является признаком, говорящим о существовании пока еще нерешенных вопросов (Valentine, 1982), которые сформулировали Майр (Mayr, 1982b) и Стеббинс (Stebbins, 1982). Среди выделенных Майром проблем можно назвать следующие: 1) как изменяется генотип в течение видообразования, особенно в случае генетической революции; 2) какими факторами обеспечивается целостность генома; 3) какую роль в видообразовании и эволюции играют различные участки ДНК; 4) что ограничивает действие естественного отбора; 5) какая часть вновь возникших видов испытывает полный или частичный стазис; 6) как объяснить мозаичность эволюции, когда значительное изменение части организма не сопровождается заметным изменением других частей.

Стеббинс, в свою очередь, полагает, что эти вопросы говорят о необходимости дальнейшего исследования следующих проблем: 1) почему эволюционные линии, связанные общностью происхождения, эволюируют в разных направлениях и с разной скоростью; 2) каково макроэволюционное значение хромосомных изменений; 3) если мутационный процесс может оказывать значительное влияние на изменение направления эволюции, то как часто это бывает; 4) насколько велики значение и важность мозаичной эволюции, особенно разница в скорости изменения морфологических и биохимических признаков.

В целом дискуссия между сторонниками СТЭ и теории прерывистого равновесия завершилась в пользу селекционизма. Он не только сумел противостоять натиску конкурентной теории, но и наметить на этой основе перспективы дальнейшего развития. Оказалось, что СТЭ полнее отражает эволюцию, чем претендующее на новый синтез прерывистое равновесие.

Перспективы нового синтеза (вместо заключения)

Развиваясь по существу параллельно, катастрофизм и селекционизм претерпели изменения разного характера. Антиэволюционный катастрофизм трансформировался в эволюционную модель, давшую начало широкому спектру самых разнообразных концепций и гипотез. Его внутренняя неоднородность сохраняется и по сей день, в то время как множественность форм селекционизма постепенно уменьшалась, приведя в 30-е гг. к формированию СТЭ, в рамках которой прослеживается тенденция ассимилировать все достижения недарвиновских концепций эволюции, включая скальционизм и неокатастрофизм. Как было показано, в трудах многих создателей СТЭ явно прослеживается стремление синтезировать селекционизм с элементами неокатастрофистской модели. Фактически это послужило основой для укрепления как автогенетического, так и эктогенетического неокатастрофизма.

Автогенетическое направление разрабатывалось преимущественно в рамках концепции прерывистого равновесия, авторы которой не предложили ничего кардинально нового, по сравнению с теми формами мгновенного видообразования, которые уже были созданы в рамках СТЭ. Лишь претензии на новизну побуждали пунктуалистов заявлять о градуалистическом характере СТЭ, трактуемой упрощенно в виде крайнего униформизма. Отличие же заключается в постулировании видообразования, рассматриваемого как реализация чисто внутренних потенций, присущих той или иной группе организмов. Возрождая по существу автогенетический скальционизм, сторонники прерывистого равновесия пытались интерпретировать свои взгляды как первый шаг к новому эволюционному синтезу.

Сторонники же эктогенетического неокатастрофизма, какой бы внешний фактор не постулировался в роли главного движителя эволюции, в конечном счете отводили отбору роль сугубо микроэволюционного фактора, воздействующего лишь на дифференциацию внутривидовых единиц. Здесь иначе, чем в селекционизме рассматриваются не только механизмы эволюции, но ее протекание во времени. Большинство современных сторонников эктогенетического неокатастрофизма представлено астрономами, резко расходящимися друг с другом в оценке частоты катастрофических событий. Одни настаивают на циклическом характере катастроф, другие же на ациклическом. Варьируют и количественные оценки

циклов. Большинство неокатастрофистов их продолжительность оценивают в 30—50 млн лет. Другие же, как, например, В. Клубе, В. Сеилл, Дж. Ашер, считают, что каждые 100 тыс. лет происходит вторжение массивных комет до 50 км в диаметре из внешнего космоса, дезинтеграция которых на более мелкие объекты ведет к тому, что наша планета переживает период неоднократных ударных воздействий.

При всем разнообразии концепций циклического катастрофизма о массированном выпадении остатков комет, космической пыли, а также различий конкретных количественных расчетов их принято, по предложению английских астрономов Д. Стилла и М. Бейли, называть «когерентным катастрофизмом». В его рамках не только органическую эволюцию, но и ключевые моменты в истории человечества (крушение Римской империи, средневековый культурный коллапс и даже гражданскую войну в Англии) объясняют климатическими изменениями, порожденными массированным выпадением космической пыли в атмосфере Земли. Это особенно характерно для представителей британской школы неокатастрофизма — В. Клубе и Б. Нэпира. Уместно вспомнить, что задолго до них зависимость катаклизмов в истории человечества от солнечных бурь пытался доказать А. Л. Чижевский.

Сегодня происходит возобновление и антиэволюционного катастрофизма. Его креационистский вариант, «научный креационизм», представлен по крайней мере в двух направлениях «старой» и «новой» Земли. Различаясь в нюансах, они едины в отказе от допущения творческого значения катастроф, истолковываемых как элиминирующий или распределяющий фактор (Гиш, 1995; Моррис, 1995).

При всем многообразии форм современного неокатастрофизма, претендующих на создание некой новой парадигмы, не связанной со СТЭ, его сторонники и в наши дни, вопреки распространённому в России мнению, остаются в явном меньшинстве в мировом научном сообществе. Хотя истина и не решает большинство голосов, но выводы об окончательном кризисе селекционизма в целом и его современной формы выглядят явно преждевременными (Gutmann, Voss, 1995). Невольно вспоминается восточная поговорка: «Если ты очень ждешь друга, не принимай биешие своего сердца за стук копыт его коня». Сторонники некоего нового синтеза подвергаются резкой критике и даже обструкции со стороны своих коллег, а в литературе более 20 лет цитируется одна и та же, довольно незначительная группа палеонтологов и генетиков, взгляды которых сформировались в конце 70-х—начале 80-х гг. и которые якобы окончательно опровергли дарвинизм. В этом отношении показателем недавний анализ научного статуса концепции прерывистого равновесия по индексу цитирования трудов С. Гоулда, избранного недавно членом Национальной Академии наук США (Ruse, 1999. P. 146—152). Составленные по пятилеткам с 1966 по 1994 г.

различные таблицы цитированности однозначно свидетельствуют о том, что пик популярности его работ по концепции прерывистого равновесия пройден в середине 80-х гг., а затем снизился в несколько раз. В какой-то степени это связано с общим падением интереса в обществе к эволюционной литературе, в том числе и к популярным недавно сочинениям Э. Вильсона (Wilson, 1971, 1975) по социобиологии или Р. Докинза (1993) об эгоистичном гене.

Четко различается цитируемость профессиональных работ Гоулда и публикаций по прерывистому равновесию. Хотя публикационная активность самого Гоулда с годами явно снизилась, количество ссылок на его специальные палеонтологические и эволюционные статьи неуклонно растет. Так, в период пика интереса к трудам Гоулда в 1980—1984 гг. на его труды в журналах «Paleobiology» и «Evolution» ссылались 70 раз, а в 1990—1994 гг. — 111, что равно почти трети всех ссылок на них за 30 лет. В то же время на концепцию прерывистого равновесия ссылок в 1980—1984 гг. было 64, а 10 лет спустя — 24. Причем общее соотношение положительных, отрицательных и нейтральных ссылок оставалось практически неизменным соответственно 16 : 15 : 33 и 7 : 4 : 13. Еще впечатлительнее данные по цитируемости книг Гоулда. Его специальная книга «Онтогенез и филогенез» (Gould, 1977a), где нет концепции прерывистого равновесия, по-прежнему принадлежит к числу наиболее цитируемых (соответственно 259 в годы пика общественного интереса к концепции прерывистого равновесия в 1980—1984 гг. и 348 в первые годы 90-х гг.). Популярны же книги, построенные на этой концепции (Gould, 1977b, 1981), в совокупности цитировались и цитируются в 7—10 раз реже. Аналогичные данные можно привести и по трудам других основных апологетов концепции прерывистого равновесия, пользующихся авторитетом в сообществе палеонтологов (Э. Врба, Н. Эддридж, Д. Раун, Дж. Сепкоский, С. Стэпли, Т. Шопф и др.) и многократно заявлявших о начале нового эволюционного синтеза. Но как позвала дискуссия в 80-х гг. все основные концепции и факты несостоявшегося синтеза были почерпнуты в трудах основателей СТЭ.

Причины сдержанного отношения большинства биологов к аптиселекционистским трудам новых «синтетистов» можно понять. Ни один из них не дал ответа на старые вопросы. Как объяснить внезапное появление таких сложных органов, как глаз, сердце, рука или человеческий мозг? Как согласовать постулат об их последовательном становлении в филогенезе и постепенном формировании в эмбриогенезе? Как согласуются представления о целостной реакции генотипа на возможность внезапного возникновения ни отдельного признака сколько бы не был он важен в таксономическом отношении, а нового типа организации? Почему организмы столь удивительным образом приспособлены к среде обитания и чем объяснить удивительную скоррелированность всех его структур и функций? На все эти вопросы

пытался ответить Ч. Дарвин, полевой натуралист и тонкий экспериментатор. Родоначальник же сальтационистского направления в дарвинизме Т. Гексли (Lyons, 1995; Desmond, 1997a, 1997b), как и его соперник за лидерство в британском биологическом сообществе, один из основателей теологического сальтационизма Р. Оуэн (Rupke, 1994, 1998), будучи больше морфологами и палеонтологами, чем полевыми натуралистами, не слишком задумывались о причинах адаптациогенеза.

Данные молекулярной биологии, свидетельствующие о существовании системных мутаций, еще не раскрывают механизмы их включения в систему корреляций организма, закрепления их носителей в экосистемах и основания ими устойчивых репродуктивных систем. Весь опыт филогенетических исследований свидетельствует об адаптивном характере эволюции, включая и признаки, характеризующие крупные таксоны (Иванов, Колчинский, 2000). В рамках провозглашаемого синтеза отсутствуют однозначные трактовки терминов «многообещающие монстры», «системные макромутации», «онтмутации» и т. д. Неясны размеры подобных генетических изменений и в чем отличие их от градуальных, так как всякое изменение есть скачок, что знали еще древние греки. Непонятен механизм включения «системных мутаций» в адаптациогенез.

Открытие горизонтального переноса генетической информации между разными, подчас очень отдаленными организмами, также не снимает вопроса о механизмах, обеспечивающих стабильность видов в условиях проникновения в их генофонд перемещающихся генетических элементов других видов (внутрихромосомных транспозонов и им подобных сегментов ДНК, внехромосомных плазмид). Полевому биологу, исследующему живые организмы в природе, а не многократные повторы нуклеотидных последовательностей в хромосомах или многообещающих монстров в лабораториях, не уйти от вопроса о их значимости с точки зрения адаптациогенеза. К сожалению, эта фундаментальная проблема эволюционной теории фактически не учитывается авторами историко-научных обзоров, доказывавших необходимость заменить утративший силу градуализм неким «сальтационизмом без берегов» (Назаров, 1991; Palmer, 1998; Schwartz, 1999) или приступить к созданию нового синтеза или новой эволюционно-биологической парадигмы на базе информатики, термодинамики, синергетики, структурализма, организма и т. д. (Gutmann, 1988; Gutmann, Bonik, 1981; Weingarten, 1992, 1993; Depew, Weber, 1994; Sapp, 1994, 1999; Smith, Szathmari, 1999, и др.).

Эволюционная биология за последние десятилетия развивалась столь быстро, что ее вряд ли стоит втискивать в рамки какой-либо из альтернативных концепций, формируя некие новые постулаты и парадигмы. Сейчас трудно сказать, действительно ли грядет новый синтез, построенный на базе неокатастрофизма и призванный заменить СТЭ. Прогнозы в науке столь же точны, как и в астроло-

гии. В силу специфики и многообразия органического мира эволюционные теории неизбежно были, есть и будут синтетическими, примером чего служат труды всех крупнейших эволюционистов, начиная с Дарвина. Попытки широкого синтеза не раз предпринимались и в недарвиновских концепциях, включая сальтационизм и неокатастрофизм.

Их неудачи отнюдь не свидетельствуют о необходимости искать некий новый набор постулатов, учитывающий все существенные достижения современной биологии (Воронцов, 1999. С. 606). Такие постулаты уместны при написании учебников, но мало полезны при характеристике доминирующих парадигм или стилей мышления. Как констатировал в начале 1970-х гг. Ф. Добржанский в письме к К. М. Завадскому: «...на 90 % наши взгляды параллельны, а что касается остальных, то где же можно найти учебных „идентичных близнецов“» (Колчинский, Орлов, 1997. С. 117). Однако оставшиеся 10 % могут оказаться столь существенными, что на взгляд приверженцев строгого разделения градуализма и сальтационизма могут развести сторонников СТЭ по разным сторонам баррикад.

В подтверждении этого тезиса мы старались показать, что в обсуждаемой нами проблеме теоретические установки самых убежденных сторонников СТЭ не только кардинально отличались друг от друга, но и высказываемые авторами суждения в пользу сальтационизма или градуализма не всегда согласовывались и с установленными ими же фактами или высказанными постулатами. Подобные несогласования свидетельствуют не столько о противоречивости их мышления, сколько о том, что синтез альтернативных концепций крупного ранга чаще всего идет стихийно в научном сообществе и не всегда может быть формализован в виде набора неких постулатов.

Опыт последних десятилетий ставит под вопрос самую возможность создания новой целостной эволюционной теории, так как эволюция специфически протекает на основных уровнях организации живого (молекулярном, организменном, популяционном, видовом, экосистемном и биосферном), на разных этапах истории органического мира и в крупных таксономических группах (Завадский, Колчинский, 1977; Колчинский, 1978). И скорее всего прав Л. П. Татаринов, который считает: «Единую теорию эволюции, в равной мере охватывающую все уровни, уже невозможно создать» (2001. С. 88). Эволюция столь сложный процесс, что человек возможно в принципе не сможет втиснуть ее в прокрустово ложе подобной теории. И в этом нет ничего трагического, ведь отсутствие единой теории поля не остановило прогресса физики.

Столь целостное восприятие эволюционных событий у тех сторонников неокатастрофизма, которые утверждали, что «первая птица вылупилась из яйца рептилий», конечно, никогда не сможет быть принято теми, кто стремится найти не только механизмы по-

явления системных мутаций, но и объяснить адаптивное значение крупных новообразований, а также причины резких изменений био-разнообразия. Споры и дискуссии сторонников градуализма и сальтационизма, селекционизма и неокатастрофизма обуславливают прогресс в области эволюционной биологии в течение почти двух столетий. И хотя сам спор вряд ли когда-нибудь завершится, подспудно идет сближение альтернативных точек зрения. Выдвинутый С. В. Мейеном (1977) «принцип сочувствия» к взглядам оппонента завоевывает все большее число сторонников, снижая остроту дискуссий и споров. Иная концепция все реже воспринимается как ересь. И лишь последующим поколениям оппонентов отводится право потешаться над наивностью научных аргументов спорящих.

В то же время существуют определенные запреты на всякого рода синтезы, так как попытки несовместимого всегда будут напоминать скрещивание ужа с ежом, результатом которого только в анекдоте могли стать пять метров колючей проволоки. Все многообразии неокатастрофистских концепций, возникших во многовековом противостоянии градуализма и сальтационизма, обусловлено многовариантностью познавательной деятельности и разными путями продвижения вперед. В силу психологической предопределенности авторского выбора в пользу той или иной темы всегда будут существовать приверженность к альтернативным концепциям (интегратазм—элементаризм, номогенез—стахигенез, телеология—селекционизм, преформизм—эпигенез, сальтационизм—градуализм и т. д.). Но каждая исторически преходящая форма их концептуальных воплощений обусловлена научными и другими культурно-интеллектуальными ресурсами общества. Наши предшественники не оставляли нам недостроенных зданий и незавершенных ансамблей, как это вслед за А. А. Любищевым часто повторяют в нашей литературе. Они не хуже нас чувствовали ответственность перед научным сообществом своего времени и перед потомками. Напротив, как правило, эти здания были не только завершены, но тщательно отделанными в деталях, в соответствии со стилем и модой того времени, или, как сейчас принято говорить, эпистемой. Изложенные там идеи получали определенное звучание лишь в рамках доминировавшего тогда естественнонаучного дискурса. Они строились на определенном эмпирическом и концептуальном фундаменте.

В течение долгого пути, в ходе которого было немало трагедий, наука и религия разграничивали сферы своего влияния. Стратегией научного поиска, как показала история биологии, было освобождение от теологии и в конечном счете связанной с ней телеологии. Религия и естествознание представляют собой функционирующие в различных плоскостях общественного и индивидуального сознания формы постижения мира, каждая из которых опирается на специфические способы духовного опыта. История показала бесперспективность проверки науки священными писаниями. Столь же

безрезультатными являются современные попытки доказать истинность их, опираясь на ресурсы современной науки. С точки зрения истинно верующих — это на самом деле страшный грех, ибо слово Божье подвергается проверке. Если продолжить образную метафору Любищева об истории науки, то возводить на недостроенных зданиях и ансамблях прошлого новые сооружения бессмысленно и опасно с технической точки зрения, так как фундаменты их рассчитывались на другую нагрузку, а обветшалое сооружение может рухнуть, погребая под своими обломками горе-строителей. Даже в том случае, если технические препятствия будут удалены и удастся что-то соорудить, итогом станет смешение различных стилей, или иначе говоря эклектика.

В замечательной поэме «Теркин на том свете» Александр Твардовский сказал: «Пушки к бою едут задом». Это и побуждает крупнейших ученых обращаться к истокам своих наук и прежде чем пачать штурм современных проблем посмотреть на их предшествующее развитие. История науки позволяет лучше понять развитие мировой цивилизации, которое было бы невозможно без интеллектуальных достижений и заблуждений, без столкновения и борьбы идей. Но наука не продвигается вперед, пятась раком. В бою, на передовой, пушки должны стрелять по тем рубежам, которые предполагается штурмовать и занять в ближайшем бою, а не в битвах прошлого. В бою устаревшая техника неизбежно ведет к поражению. Опора на изжитые идеи как ряжение в архаичные одежды — удел комедиантов и шутов, а не пророков будущего синтеза. Невозможно представить себе физика-теоретика, в гомеомериях Анаксагора, ищущего принципы построения периодической таблицы элементарных частиц, а философствующие биологи или биологизирующие философы десятилетиями рассуждают об эйдосах Платона как основе современной систематики или обращаются к целевым принципам Аристотеля для объяснения целесообразности. Вместе с тем последний принцип аналогичен прежним построениям об изначальном свойстве снотворности у морфия и мокроты у воды. За 150 лет сторонниками номогенеза не найден ни один закон эволюции, но зато исписаны тысячи томов о преимуществах помогенеза перед «устаревшим» селекционизмом.

На самом деле синтез неокатастрофизма и селекционизма идет в науке с трудов Дарвина, но его основой не может стать возврат к геологическим и телеологическим концепциям, которые уже к концу XIX и к середине XX в. соответственно потеряли свой научный статус. Очередным апологетам преодоления ограниченности селекционизма не следует забывать о том, что альтернативными ему всегда были, есть и остаются не сальтационизм или неокатастрофизм, а телеология и телеологизм. Пристрастия же к подобным концепциям в настоящее время уже вне исследовательского поля когнитивной истории науки. Скорее, это прерогатива специалистов по психологии и социологии личности.

Историко-научный и философский бестселлер последних лет «Опасные идеи Дарвина. Эволюция и смысл жизни» начинается с того, что автор (Dennett, 1995. P. 12) замечает, что всю жизнь пахнул удивительным, сколь велико разнообразие мыслителей, которые не могли скрыть чувство дискомфорта от теории Дарвина (от брюзжащего скептицизма до открытой враждебности). Главный итог его фундаментального труда заключается в том, что дарвиновская революция все еще продолжается, вызывая яростное сопротивление людей, приверженных архаичным, мифологическим формам мышления. Вместе с тем Д. Деннет пытается уверить, что эта революция не несет в себе ничего опасного. Напротив, дарвиновские идеи не только доказали свою мощь на протяжении более ста пятидесяти лет, но способствовали выработке оптимистического взгляда на сущность жизни, ее значение и эволюцию, завершившуюся созданием человека, с его разумом, языком, религией, моралью, этикой, искусством и наукой и другими формами культуры, коренным образом отличающие *Homo sapiens* от всех других животных (Diamond, 1992). И в этом долгом процессе становления человека реализовались самые разнообразные формы эволюции от суммирования мелких изменений до крупных сальтационных перестроек. И это вряд ли можно сейчас ставить под сомнения.

Такой вывод неизбежно следует из изучения двухвекового противостояния катастрофизма и униформизма, сальтационизма и градуализма, неокатастрофизма и селекционизма. Синтез, как многим кажется, несовместимых тем или постулатов, фактически уже произошёл, зачастую вопреки намерениям приверженцев той или иной точки зрения.

ЛИТЕРАТУРА

- Аблаев А. Г., Васильев И. В. О так называемых глобальных экологических кризисах // Палеонтология и эволюция биосферы. Тез. докладов XXV сессии Всесоюз. палеонтолог. о-ва. М., 1979. С. 3—4.
- Агассис Л. Геологические очерки. СПб., 1867.
- Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М., 1974.
- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1983.
- Альварес У., Азаро Ф. Удар из космоса // В мире науки. 1990. № 12. С. 32—39.
- Амалицкий В. П. О геологическом развитии организмов и земного рельефа // Изв. Варшавск. ун-та. 1896. № 6. С. 1—31.
- Амлинский И. Е. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М., 1955.
- Амлинский И. Е. Начальный этап сравнительно-морфологического обоснования единства животного мира. (Учение о единстве организации животного мира и его роль в реформе сравнительной анатомии, палеонтологии и систематики позвоночных животных) // Жоффруа Сент-Илер Э. Избр. тр. М., 1970. С. 539—642.
- Андрусов Н. И. О характере и происхождении сарматской фауны // Горный журн. 1891. № 2. С. 241—280.
- Андрусов Н. И. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии // Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоиспыт. Отд. геол. и минерал. СПб., 1897. Т. 25.
- Арган Э. Тектоника Азии. М.; Л., 1935.
- Арчибалд Дж., Клеменс У. Эволюция млекопитающих у границы мелового и третичного периодов // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 342—376.
- Архангельский А. Д. Избр. тр. Т. 2. М., 1954.
- Астауров Б. Л. Исследование наследственного изменения галертов у *D. melanogaster* Schin. // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1927. Т. 3, вып. 1—2. С. 1—61.
- Астауров Б. Л. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда: экспериментальное исследование. М.; Л., 1940.
- Астауров Б. Л. Экспериментальная полиплоидия у животных // Полиплоидия и селекция. М., 1965. С. 43—56.
- Базилевская Н. А. Сергей Иванович Коржинский // Выдающиеся отечественные ботаники. М., 1957. С. 132—139.
- Балмасова С. А. К вопросу о причинах вымирания организмов в минувшие геологические эпохи // Уч. зап. МГПИ. Каф. геол. 1939. Вып. 1. С. 195—220.
- Баранов В. С., Баранова Е. В., Иващенко Т. Э., Асеев М. В. Геном человека и гены «предрасположенности». СПб., 2000.

- Белоусов В. В.** Общая геотектоника. М., 1948.
- Беляев Д. К.** Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е гг.). Л., 1983. С. 266—276.
- Бенсон Р. Г.** Завершенность, непрерывность и здравый смысл в исторической геологии // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 42—88.
- Берг Л. С.** Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922а.
- Берг Л. С.** Теория эволюции. 1922б.
- Берг Л. С.** Труды по теории эволюции. Л., 1977.
- Берг Р. Л., Ляпунов А. А.** Предисловие // И. И. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968. С. 5—13.
- Бердышев Г. Д., Сипилинский В. Н.** Первый сибирский профессор ботаники Коржинский. К 100-летию со дня рождения. Новосибирск, 1961.
- Берман З. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Парамонов А. А., Полянский Ю. И.** Современные проблемы эволюционной теории. Л., 1967.
- Бляхер Л. Я.** История эмбриологии в России (с середины XVIII до середины XIX века). М., 1955.
- Бляхер Л. Я.** Разногласия историков биологии в оценке теоретических, в частности эволюционных, воззрений Карла Бэра // *Folia Biologica*. Vol. III. Бэр и развитие естествознания. Таллин, 1978. С. 11—17.
- Борисяк А. А. Ж.** Кювье и его научное значение // Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.; Л., 1937. С. 11—68.
- Борисяк А. А.** Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.; Л., 1947.
- Борисяк А. А.** Избр. тр. М., 1973.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С.** Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол., 1980. Т. 41, № 4. С. 485—506.
- Бочков Н. П.** Клиническая медицина. М., 1997.
- Броньяр А. Д.** Краткая история исследований ископаемых растений и распределение их в различных слоях земной коры // Горный журн. 1829а. Т. 5. Ч. 3. Кн. 7. С. 306—356; 1829б. Т. 5. Ч. 4. Кн. 12. С. 347—405.
- Броньяр А. Д.** Нынешнее состояние учения об ископаемых растениях // Горный журн. 1838. Т. 14. Ч. 2. Кн. 5. С. 191—211.
- Будыко М. И.** Эволюция биосферы. Л., 1984.
- Будыко М. И., Голицын Г. С., Израэль Ю. А.** Глобальные климатические катастрофы. Л., 1985.
- Буко А.** Эволюция и темпы вымирания. М., 1979.
- Бухарин Н. И.** Дарвинизм и марксизм // Учение Дарвина и марксизм-ленинизм. М., 1932. С. 34—61.
- Бэр К.** Избр. работы. М., 1924.
- Вавилов Н. И.** Гуго де Фриз // Соц. растениеводство. 1936. № 17. С. 5—15.
- Вагнер В. А.** Возникновение и развитие психических способностей. Вып. 3. Л., 1925.
- Вагнер Н. П. Ж.** Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илер. Казань, 1860.
- Вальтер И.** Законы образования пустынь в прошлое и настоящее время. СПб., 1911.
- Вальтер И.** История Земли и жизни. СПб., 1912.
- Вахрамеев В. А.** Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана // Региональная стратиграфия СССР. Т. 1. 1952.
- Вернадский В. И.** Биосфера. Л., 1926.
- Вернадский В. И.** Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1965.
- Вольф К. Ф.** Теория зарождения. М., 1950.
- Воробьева Э. И.** Проблема происхождения наземных позвоночных. М., 1992.
- Воронцов М. И.** Борьба на два фронта современной геологии против неокатастрофистов и вульгарных эволюционистов // Сов. геология, 1939. № 8. С. 7—22.
- Воронцов Н. Н.** Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, № 2. С. 5—86.
- Воронцов Н. Н.** Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М., 1984.
- Воронцов Н. Н.** Джордж Гейлорд Симпсон (1902—1984) и его вклад в развитие териологии в теории эволюции // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 3. С. 120—129.
- Воронцов Н. Н.** Постепенное или внезапное видообразование: «или-или» или «и-и»? // Дарвинизм: история и современность. М., 1988. С. 87—103.
- Воронцов Н. Н.** Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999.
- Высоцкий Б. П.** Возникновение актуализма как научного метода в геологии (Карл фон Гофф) // Очерки по истории геологических знаний. 1959. Вып. 8. С. 64—102.
- Высоцкий Б. П.** Иоганнес Вальтер и его роль в развитии геологии. М., 1965.
- Высоцкий Б. П.** Проблемы истории и методологии геологических наук. М., 1977.
- Габуния Л. К.** Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси, 1969.
- Гайсинович А. Е.** Проблемы изменчивости и наследственности в русской биологии на рубеже XIX и XX веков. М., 1971.
- Гайсинович А. Е.** Зарождение и развитие генетики. М., 1988.
- Галл Я. М.** Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976.
- Галл Я. М.** Вьюрки Дарвина — «яблоко Ньютона» // Природа. 1987. № 12. С. 46—57.
- Галл Я. М.** Дарвин и зарождение теории естественного отбора // Дарвинизм и современность. Л., 1988. С. 16—27.
- Галл Я. М.** Становление эволюционной теории Ч. Дарвина. СПб., 1993.
- Галл Я. М., Конашев М. Б.** Джулиан Хаксли в советской Академии наук // Наука и техника: Вопросы истории и теории. Вып. XV. СПб., 1999. С. 40—41.
- Гаргман Э.** Истина и заблуждение в дарвинизме. СПб., 1906.
- Гвоздев В. А., Кайданов Л. З.** Геномная изменчивость, обусловленная транспозициями мобильных элементов и приспособляемость особей *D. melanogaster* // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47, № 1. С. 51—63.
- Гвоздев В. А., Кайданов Л. З.** Системные изменения мобильных элементов в геноме *D. melanogaster*, сопровождающие процессы селекции // Молекулярные механизмы генетических процессов. М., 1990. С. 26—36.
- Геккель Э.** Естественная история миротворения. Ч. 1. Общее учение о развитии. Лейпциг; СПб., 1908.
- Гексли Дж.** Естественный отбор и эволюционный процесс // Усп. соврем. биол. 1937. Т. 7, вып. 1. С. 42—49.
- Гексли Т.** О причинах явлений в органическом мире. М.; Л., 1927.
- Георгиев Г. П.** Гены высших организмов и их экспрессия. М., 1989.

Георгиев Г. П., Гвоздев В. А. Мобильные диспергированные гены эукариот // Вестн. АН СССР. 1980. № 8. С. 19—27.

Георгиевский А. Б. Теория преадаптации. Л., 1974.

Георгиевский А. Б. Особенности развития эволюционной теории в России // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е гг.). Л., 1983. С. 43—61.

Георгиевский А. Б., Орлов С. А. Концепция божественного творения живого и современная идеологическая борьба. Л., 1988.

Георгиевский А. Б., Хахина Л. Н. Развитие эволюционной теории в России. СПб., 1996.

Гертвиг О. Развитие биологии в 19 веке. М., 1910.

Гете И. В. Фауст. М., 1958.

Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М., 1970.

Гиш Д. Ученые креационисты отвечают своим критикам. СПб., 1995.

Гогель Э. Н. Основы тектоники. М., 1964.

Годри А. Палеонтология. СПб., 1896.

Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование. М., 1927.

Голубовский М. Д. Классическая и современная генетика: эволюция взглядов на наследственную изменчивость // Эволюционная биология (Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоиспыт.). 1994. Т. 90, вып. 16. С. 37—47.

Голубовский М. Д. Личностное знание и парадоксы истории генетики // Природа. 1997. № 6. С. 67—78.

Голубовский М. Д. Эволюция представлений о наследственности. Старые и новые дискуссии // Эволюционная биология: история и теория. СПб., 1999. С. 13—27.

Голубовский М. Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб., 2000.

(Гоулд) Гулд С. В защиту концепции прерывистого равновесия // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 3.

Грант В. Эволюция организмов. М., 1980.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984.

Гремяцкий М. А. Ж. Кювье. М., 1933.

Гродницкий Д. Л. Критика неодарвинизма // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 5. С. 488—509.

Гродницкий Д. Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62, № 2. С. 99—109.

Давиташвили Л. Ш. Значение работ Г. Ф. Осборна в области теоретических основ палеонтологии // Под знаменем марксизма. 1938. № 2. С. 115—143.

Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.; Л., 1940.

Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л., 1948.

Давиташвили Л. Ш. Очерки по истории учения об эволюционном процессе. М., 1956.

Давиташвили Л. Ш. Современное состояние эволюционного учения на Западе. М.; Л., 1966.

Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М., 1969.

Давиташвили Л. Ш. Коренные недостатки «синтетической теории эволюции» // Общие вопросы эволюционной палеологии. Тбилиси, 1973. Вып. 7. С. 93—102.

Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение. Т. 1—2. Тбилиси, 1977—1978.

Дакке Э. Палеонтология, систематика и эволюционное учение // Новые идеи в биологии. М., 1915. Вып. 8. С. 40—72.

Данилевский Н. Я. Россия и Европа. Взгляд на культурные и политические отношения Славянского мира к Германно-Романскому. СПб., 1871.

Данилевский Н. Я. Дарвинизм: Критическое исследование. СПб., 1885. Т. 1. Ч. 1—2; 1889. Т. 2.

Даннеман Ф. История естествознания. М., 1932. Т. 1.

Дарвин Ч. О происхождении видов в царствах животном и растительном путем естественного подбора родичей или о сохранении усовершенствованных пород в борьбе за существование. СПб., 1864.

Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света // Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1935. Т. 1.

Дарвин Ч. Геологические работы // Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1936. Т. 2. С. 285—637.

Дарвин Ч. Очерк 1842 // Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1939а. Т. 3. С. 79—112.

Дарвин Ч. Очерк 1844 // Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1939б. Т. 3. С. 113—252.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь // Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1939в. Т. 3. С. 253—666.

Дарвин Ч. Избранные письма. М., 1950.

Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений // Дарвин Ч. Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1951. Т. 4. С. 81—778.

Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1953. Т. 5. С. 119—656.

Дарвин Ч. Автобиография. М., 1957.

Дарвин Ч. Записные Книжки 1832—1836 годов // Собр. соч. в 9-ти т. М., 1959а. Т. 9. С. 3—76.

Дарвин Ч. Первая записная Книга о трансмутации видов 1837—1838 годы // Дарвин Ч. Собр. соч. в 9-ти т. М., 1959б. Т. 9. С. 90—127.

Дарвин Ч. Воспоминание о развитии моего ума: Автобиография // Собр. соч. в 9-ти т. М., 1959в. Т. 9. С. 166—242.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или о сохранении благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с шестого издания. СПб., 1991. Изд. 2-е, доп. 2001.

Даревский И. С. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1974. Т. 53. С. 335—348.

Даревский И. С. Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56, № 3. С. 310—316.

Делаж И., Гольдсмит М. Теория эволюции. Пг., 1916.

Депере Ш. Превращения животного мира. Пг., 1921.

Джолли Дж. История поверхности Земли. М.; Л., 1929.

Джэд Дж. Возникновение и развитие идей эволюции. М.; Л., 1924.

Докинз Р. Эгонистичный ген. М., 1993.

Дубинин Н. П. Генетика и синтетическая теория эволюции // Усп. соврем. биол. 1985. Т. 99, вып. 1. С. 3—21.

Дубинин Н. П. Молекулярные механизмы эволюции // Усп. соврем. биол. 1986. Т. 102, вып. 2 (5). С. 163—178.

Дубинин Н. П. Синтетическая теория эволюции // Экологическая генетика и эволюция. Кишинев, 1987. С. 7—49.

Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Структурная изменчивость хромосом в популяциях города и сельской местности // Докл. АН СССР. 1946. Т. 51, № 2. С. 151—154.

Дысса Ф. М., Нестеренко П. Г., Стовас М. В., Широхов А. З. К вопросу о причинах вымирания больших групп организмов // Докл. АН СССР. 1960. Т. 131, № 1. С. 181—185.

Ежиков И. И. «Протерогенез» Шиндewolfа // Усп. соврем. биол. 1940. Т. 13, № 1. С. 164—167.

Ермоленко М. Т. Критика авторегуляционной теории прогрессивной эволюции (А. Вандель) // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 95—104.

Ефремов И. А. Об условиях нахождения остатков лабиринтодонтов в верфенских отложениях горы Большой Богдо Астраханской губ. // Тр. Геол. музея АН СССР. 1928. Т. 3. С. 9—14.

Ефремов И. А. Лабиринтодонты кампильских слесов горы Большой Богдо. К морфологии лабиринтодонта Dvinosaurus // Тр. Палеозоол. ин-та. 1931. Т. 1. С. 57—68.

Ефремов И. А. О лабиринтодонтах СССР. Пермские лабиринтодонты из б. Вятской губернии // Тр. Палеозоол. ин-та. 1933. Т. 2. С. 159—164.

Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись. М.; Л., 1950.

Жерихин В. В. Развитие и смена мелового и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) М., 1978.

Жерихин В. В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М., 1979. С. 113—132.

Жерихин В. В. Биоценотическая регуляция эволюционных процессов // Палеонтол. журнал. 1987. № 1. С. 3—12.

Жоффруа Сент-Илер Э. Избр. тр. М., 1970.

Жуковский П. М. Эволюционные аспекты полиплоидии растений // Полиплоидия и селекция. Минск, 1972. С. 6—18.

Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе // Проблемы развития в природе и обществе. Л., 1958. С. 79—120.

Завадский К. М. Учение о виде. Л., 1961.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968.

Завадский К. М. К проблеме прогресса живых и технических систем // Теоретические вопросы прогрессивного развития живой природы и техники. Л., 1970. С. 3—28.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920-е годы). Л., 1973.

Завадский К. М., Берман З. И. Об одной из форм псевдодарвинизма // Вестн. ЛГУ. Сер. биол., геол., геогр. 1966. № 9, вып. 2. С. 5—22.

Завадский К. М., Галл Я. М. Разногласия в оценке борьбы за существование как фактора эволюции // История и теория эволюционного учения. Вып. 1. Л., 1973. С. 28—41.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Л. С. Берг. Труды по теории эволюции. Л., 1977. С. 7—42.

Завадский К. М., Жердев Р. В. Проблема специализации в эволюционной теории // Философские проблемы эволюционной теории. М., 1971. Ч. 1. С. 55—68.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. О значении актуализма для эволюционной теории // Взаимодействие методов естественных наук в познании жизни. М., 1976. С. 247—260.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции: Историко-критические очерки проблемы. Л., 1977.

Завадский К. М., Колчинский Э. И., Ермоленко М. Т. Главные этапы развития эволюционной теории // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е гг.). Л., 1983. С. 8—42.

Зеликман А. Л. К вопросу о взглядах Ч. Дарвина на роль «скачков» в историческом развитии организмов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62, № 1. С. 89—95.

Иванов А. В., Колчинский Э. И. Пути и закономерности эволюции // Проблемы. Ч. 1. Руководство по зоологии. СПб., 2000. С. 29—85.

Иванова Е. А. К вопросу о связи этапов эволюции органического мира с этапами эволюции земной коры // Докл. АН СССР. 1955. Т. 105, № 1. С. 154—157.

Иванова Е. А. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3: Развитие фауны в связи с условиями существования // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1958. Вып. 69.

Ивановский А. Б. Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск, 1976.

Иванцов Н. А. Факторы эволюции. М.; Пг., 1923.

История биологии с древнейших времен до конца XIX века / Под ред. С. Р. Миклулинского. М., 1972.

История биологии с начала XX века до наших дней / Под ред. Л. Я. Бляхера. М., 1975.

История философии. Т. 1. М., 1940.

История эволюционных учений в биологии / Под ред. В. И. и Ю. И. Поляных. М.; Л., 1966.

Казаринов В. П. На путях раскрытия палеогеографических закономерностей в развитии Земли // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1976. Т. 51, № 2. С. 5—32.

Казаринов В. П. Пульсация Земли // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1979. Т. 54, № 3. С. 92—109.

Кайданов Л. З. Направленность наследственной изменчивости при отборе по адаптивно важным признакам // Дарвинизм: история и современность. Л., 1988. С. 56—65.

Кайданов Л. З. Генетика популяций. М., 1996.

Кайданов Л. З., Мильников С. В., Иовлева О. В., Галкин А. П. Направленный характер генетических изменений при длительном отборе линий *D. melanogaster* по адаптивно важным признакам // Генетика. 1994. Т. 30, № 8. С. 1085—1096.

Канаев И. И. Очерки по истории сравнительной анагомии до Дарвина. М.; Л., 1963.

Канаев И. И. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М., 1966.

Канаев И. И. Жорж Кювье. Л., 1976.

Канаев И. И. Избранные труды по истории науки. СПб., 2000.

Карпеченко Г. Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. // Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. 1927. Т. 17, № 3. С. 305—410.

Катастрофы и история Земли. Новый уинформизм. М., 1986.

Кауфман Э. Дж. Структура вымираний морских биот в меловом периоде // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 156—254.

Келликер А. О дарвиновской теории творения // Отечест. записки. 1864. № 10—11. С. 932—948.

Квасов Д. Д. Значение идей В. И. Вернадского для развития палеогеографии // Научное и социальное значение деятельности В. И. Вернадского. Л., 1989. С. 145—161.

Квасов Д. Д., Ляхин Ю. И., Мельничук В. И. Причины относительной устойчивости средней температуры поверхности Земли в геологическом прошлом // Докл. АН СССР. 1983. Т. 270. С. 1170—1174.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М., 1985.

Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. М., 1988.

Ковальский В. В. Геохимическая экология. М., 1974.

Козо-Полянский Б. М. Последнее слово антидарвинизма. Критика номогенеза. Краснодар, 1923.

Козо-Полянский Б. М. Дарвинизм или теория естественного отбора. Схема. Вологда, 1925.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937.

Козо-Полянский Б. М. Почему победили цветковые растения // Ботан. журн. 1949. № 2. С. 310—314.

Колчинский Э. И. Изменение законов эволюции с повышением уровня организации живых систем. (По работам Г. Спенсера) // Организация и эволюция живого (философские, историко-научные и теоретические аспекты проблемы). Л., 1972. С. 196—199.

Колчинский Э. И. Проблемы эволюции // История и теория эволюционного учения. Л., 1973а. Вып. 1. С. 159—164.

Колчинский Э. И. Гипотезы о радиоактивных причинах макроэволюции // Наука и техника: Вопросы истории и теории. Л., 1973б. Вып. 8. С. 161—164.

Колчинский Э. И. Об отношении теории Ч. Дарвина к униформизму // История и теория эволюционного учения. Л., 1973в. Вып. 1. С. 48—56.

Колчинский Э. И. К философской оценке катастрофизма и униформизма XIX века // Метод моделирования и некоторые философские проблемы истории и методологии естествознания. Таллин, 1975. С. 126—143.

Колчинский Э. И. Развитие идеи об изменчивости факторов и законов эволюции // Историко-биологические исследования. М., 1978. Вып. 7. С. 25—45.

Колчинский Э. И. Эволюция биосферы. Л., 1990.

Колчинский Э. И. Жан Луи Агассис и эволюционизм // Эволюционная биология. Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоиспыт. СПб., 1994. Т. 90, вып. 2. С. 49—59.

Колчинский Э. И. Д. Н. Соболев — автор первой концепции синтетического неокатастрофизма // ВИЕТ. 1995. № 3. С. 35—42.

Колчинский Э. И. Некоторые итоги дискуссий о градуализме Ч. Дарвина // Эволюционная биология. История и современность. СПб., 1999а. С. 28—36.

Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-е—начале 30-х гг.). СПб., 1999б.

Колчинский Э. И. Чем закончилась попытка создать «пролетарскую» биологию // Вестн. РАН. 2000. Т. 70, № 12. С. 1077—1085.

Колчинский Э. И., Лебедев Д. В., Полянский Ю. И. История эволюционной биологии в королевстве кривых зеркал // ВИЕТ. 1993. № 2. С. 161—168.

Колчинский Э. И., Любомиров Д. Е. Об одном из направлений в становлении теории макроэволюции // Дарвинизм. История и современность. Л., 1988. С. 168—178.

Колчинский Э. И., Любомиров Д. Е. Вклад Дж. Г. Симпсона в формирование и развитие синтетической теории эволюции // Историко-биологические исследования. М., 1989. Вып. 10. С. 70—89.

Колчинский Э. И., Орлов С. А. Философские проблемы биологии в СССР (1920—1960). Л., 1990.

Колчинский Э. И., Орлов С. А. Из архива К. М. Завадского // Ученый, учитель, гражданин. Памяти К. М. Завадского. СПб., 1997. С. 111—122.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1901. Т. 1.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1940.

Конашев М. Б. Предпосылки становления теории микроэволюции // Дарвинизм. История и современность. Л., 1988а. С. 37—45.

Конашев М. Б. Значение менделелизма для развития эволюционной теории в США // Исследования в области науки и техники. Л., 1988б. С. 179—181.

Конашев М. Б. «На попрание клеветы против советских биологов» (критика Ф. Г. Добрянским лысенкоизма) // Эволюционная биология. Тр. Санкт-Петербургск. о-ва естествоиспыт. СПб., 1994. Т. 90, вып. 2. С. 60—74.

Константинов А. В. Основы эволюционной теории. Минск, 1979.

Кордюм В. А. Перенос информации в биосфере и возможное эволюционное значение этого процесса // Усп. соврем. биол. 1976. Т. 81, № 1. С. 51—67.

Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев, 1982.

Коржинский С. И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении // Тр. О-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те. 1888а. Т. 18, № 5. С. 1—253; 1891. Т. 22, № 6. С. 1—201.

Коржинский С. И. Что такое жизнь. Томск, 1888б.

Коржинский С. И. Флора Востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях // Изв. Томск. ун-та. 1893. Т. 5. С. 71—299.

Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. Предварительное сообщение // Изв. Имп. Акад. наук. 1899а. Т. 10, № 3. С. 255—268.

Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов // Зап. Имп. Акад. наук. 1899б. Т. 9, № 2. С. 1—94.

Коробов А. И. Теоретические проблемы палеонтологии в интерпретации О. Шиндewolfа // Вопр. палеонтологии. 1971. № 6. С. 24—32.

Корочкин Л. И. К спорам о дарвинизме // Химия и жизнь. 1982. № 5. С. 56—61.

Корочкин Л. И. Введение в генетику развития. М., 1999.

Корочкин Л. И., Ивановский А. Б. Скачки в эволюции // Химия и жизнь. 1983. № 10. С. 40—47.

Космос и эволюция организмов. М., 1974.

Котт Б. Геология настоящего времени. СПб., 1874.

Крамаренко Н. Н., Чепальга А. Л. Проблема влияния космических факторов на эволюцию организмов и палеонтология // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 6—17.

Красилов В. А. Этапность эволюции и ее причины // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34, № 2. С. 227—240.

- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., 1977.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток, 1986.
- Красовский В. И., Шкловский И. С. Возможные влияния вспышек сверхновых звезд на эволюцию жизни на Земле // Докл. АН СССР. 1957. Т. 116, № 2. С. 197—199.
- Крашенинников С. П. Описание редких трав, сочиненное адъюнктом Степаном Крашенинниковым // Содержание ученых рассуждений Академии наук. 1748. Т. 1. С. 77—79.
- Кременцов Н. Л. Принцип конкурентного исключения // На переломе. Вып. 1. Советская биология в 20-х—30-х гг. СПб., 1997. С. 107—164.
- Криштофович А. Н. Курс палеоботаники. Л.; М., 1934.
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. 4-е изд. Л., 1957.
- Кузнецов С. С. Катастрофы на Земле. М., 1930.
- Кун Т. Структура научных революций. М., 1975.
- Кунин Н. Я., Сардонников Н. М. Цикличность изменений магнитного поля и климата Земли в фанерозое // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 61—82.
- Куртгийо Винсент Э. Вулканические извержения // В мире науки. 1990. № 12. С. 39—47.
- Кювье Ж. Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара. М.; Л., 1937.
- (Лайель) Ляйель Ч. Геологические доказательства древности человека с некоторыми замечаниями о теории происхождения видов. СПб., 1864.
- (Лайель) Ляйель Ч. Основные начала геологии. Т. 1. М., 1866.
- Ламарк Ж.-Б. Философия зоологии. Т. 1—2. М.; Л., 1935—1937.
- Ламарк Ж.-Б. Вступительные лекции к курсу зоологии // Избр. произведения: В 2-х т. М.; Л., 1955. Т. 1. С. 9—36.
- Лапкин И. Ю., Ремизов И. Н. Дмитрий Николаевич Соболев. К 100-летию со дня рождения. Харьков. 1972.
- Лапо А. В. Следы былых биосфер. М., 1987.
- Лебедев Д. В. Помогают ли опыты на простейших понять трагические события отечественной биологии? (Реплика участника этих событий) // На переломе. Вып. 1. Советская биология в 20-х—30-х гг. СПб., 1997. С. 165—170.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.
- Лелешук В. Л. Глобальные экологические кризисы в эволюции кораллов и возможные их причины // Палеонтология и эволюция биосферы. Тез. докладов XXV сессии Всесоюз. палеонтолог. о-ва. Л., 1979. С. 30—32.
- Леонтьев К. Н. Восток. Россия и славянство. СПб., 1886. Т. 1; 1885. Т. 2.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., 1972.
- Линдберг Г. У. Значение ныне живущих организмов для познания геологического прошлого // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 7. С. 3—12.
- Литтров. Примечания: Кювье // В. Уэвелл. История индуктивных наук от древнейших до настоящего времени. СПб., 1869. Т. 3. С. 907—912.
- Личков Б. Л. Изостазис и современные представления о движениях земной коры // Природа. 1928. № 7—8. С. 653—684.
- Личков Б. Л. Движение материков и климаты прошлого Земли. М.; Л., 1936.
- Личков Б. Л. О ритме изменений земной поверхности в ходе геологического времени // Природа. 1941. № 4. С. 28—43.

- Личков Б. Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества // Журн. общ. биол., 1945. Т. 6, № 3. С. 157—182.
- Личков Б. Л. К основам современной теории Земли. Л., 1965.
- Ломоносов М. В. Слово о рождении металов от трясения земли. СПб., 1757.
- Лукашевич И. Д. Что такое жизнь? Биологический этюд. СПб., 1909.
- Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.; Л., 1940.
- Лукин Е. И. Ароморфозы и условия их возникновения // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 217—224.
- Лукина Т. А. К развитию представлений о макроэволюции (эволюционные воззрения О. Г. Шиндewolfфа) // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 225—241.
- Лукина Т. А. Карл Бэр о борьбе за существование и естественном отборе // История и теория эволюционного учения. Л., 1975. Вып. 3. С. 91—100.
- Лунгерсгаузен Г. Ф. О периодичности геологических явлений и изменений климатов прошлых геологических эпох // Проблемы планетарной геологии. М., 1963. С. 7—49.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. М., 1948.
- Лысенко Т. Д. Новое в науке о биологическом виде // Агробиология. 1950. № 6. С. 15—25.
- Любименко В. Н. По поводу книги М. И. Голенкина «Победители в борьбе за существование» // Журн. Русск. ботан. о-ва. 1927. № 3. С. 340—345.
- Любимцев А. А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // Изв. Биол. НИИ при Пермском гос. ун-те. 1925. Т. 4, вып. 4. С. 137—153.
- Любимцев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., 1982.
- Любимцев А. А. В защиту науки. Л., 1991.
- Любимцев А. А. Линии Демокрита и Платона в истории культуры. СПб., 2000а.
- Любимцев А. А. Наука и религия. СПб., 2000б.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971.
- Майр Э. Популяция, виды, эволюция. М., 1974.
- Майр Э. Смена представлений, вызванная дарвиновой революцией // Из истории биологии. М., 1975. Вып. 3. С. 3—25.
- Макменагин М. Э. С. Возникновение разнообразия животных // В мире науки. 1987. № 6. С. 60—69.
- Малахова И. Г. Тектоническая корреляция: история идей. М., 1989.
- Малиновский Ю. М. Ритмы развития биосферы в фанерозое // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. доклад. на XXV сессии Всесоюз. палеонтолог. о-ва. Л., 1979. С. 34—35.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции. М., 1983.
- Марков А. В., Неймайр Е. Б. Избирательное вымирание специализированных таксонов и его роль в эволюции биоты // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55, № 6. С. 673—684.
- Маркс К. Маркс Энгельсу в Манчестер // Маркс К., Энгельс Ф. 1963. Соч. Т. 30. С. 203—205.
- Маркс К. Маркс К. Ф. Энгельсу. 25 марта 1868 г. // Маркс К., Энгельс Ф. 1964. Соч. Т. 32. С. 43—46.
- Маргенов Н. Е. Энергия Земли. Новосибирск, 1968.

Матвеев Б. С. Факторы, определяющие изменение онтогенеза в эволюции // Архив анат., гистол. и эмбриол. 1960. Т. 28, № 3. С. 3—15.

Матвеев Б. С. Сравнительный метод исследования и его значение в изучении причин изменения темпов развития в эволюции онтогенезов // Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М., 1968. С. 22—37.

Мейен С. В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 3. С. 353—364.

Мейен С. В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М., 1975. С. 66—117.

Мейен С. В. Принцип сочувствия // Пути в неизведанное. 1977. Вып. 13. С. 401—430.

Мейен С. В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. 1987. Т. 47, № 3. С. 291—310.

Мейен С. В. Введение в теорию стратиграфии. М., 1989.

Мейен С. В., Соколов Б. С., Шрейдер Ю. А. Классическая и неклассическая биология. Феномен А. А. Любищева // Вестн. РАН. 1977. № 10. С. 112—124.

Мейен С. В., Урманцев Ю. А., Алексеев В. П., Скворцов А. К. По поводу теории эволюции Л. С. Берга // Природа. 1979. № 9. С. 113—126.

Мейен С. В., Чайковский Ю. В. О работах Любищева по общим проблемам биологии // А. А. Любищев. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., 1982. С. 5—23.

Мензбир М. А. Дарвинизм в биологии и в близких к ней науках. М., 1886.

Мензбир М. А. Мнимый кризис дарвинизма // Русская мысль. 1902. № 11. С. 189—201.

Меннер В. В., Келлер Б. М., Чумаков Н. М. Оледенение в истории Земли // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1974. Т. 49, вып. 5. С. 138.

Мернер Н. А. Обмеление моря, засухи и вымирание млекопитающих // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 388—393.

Миклин А. М. Критерии прогрессивной эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы). Л., 1983. С. 358—364.

Микулинский С. Р. Неопубликованные рукописи К. Бэра // Анналы биологии. М., 1959. Т. 1.

Микулинский С. Р. Развитие общих проблем биологии в России. М., 1961.

Милановский Е. В. Понятие орогенеза и эпигенеза в критическом освещении Г. Штилле // Вестн. Моск. горн. акад. 1923. Т. 1. С. 301—306.

Милановский Е. В. Очерк теории геосинклиналей в ее современном состоянии // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1929. Т. 7, вып. 4. С. 331—378.

Милановский Е. В. Некоторые замечания относительно новой гипотезы // Мирозведение. 1936. Т. 25, № 5. С. 42—46.

Милановский Е. В. Очерк новых идей в области основных проблем геотектоники. М., 1938. С. 501—537.

Милановский Е. Е. Развитие и современное состояние проблемы расширения и пульсации Земли // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1982. № 7. С. 3—29.

Милановский Е. Е. Становление и современное состояние концепций расширения и пульсации Земли // XXV Междунар. геол. конгр. Секция 21. История науки. 1984а. С. 41—51.

Милановский Е. Е. Пульсационная гипотеза геотектоники, ее становление и значение для понимания закономерностей развития Земли // Научное наследие М. А. Усова и его развитие. Новосибирск, 1984б. С. 107—121.

Митрохин Л. Н. Научное знание и религия на рубеже XXI века // Вест. РАН. 2000. Т. 70, № 7. С. 3—13.

Миясиро А., Ака К., Шенгер А. Орогенез. М., 1985.

Моисеев Н. Н. Случайна или неизбежна эволюция? // Химия и жизнь. 1981. № 7. С. 23—27.

Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. М.; Л., 1936.

Моррис Г. Библейские основания современной науки. СПб., 1995.

Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. М.; Л., 1940.

Назаров В. И. Эволюционная теория во Франции после Дарвина. М., 1974.

Назаров В. И. Финализм в современном эволюционном учении. М., 1984.

Назаров В. И. Развитие недарвиновских концепций эволюции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990.

Назаров В. И. Учение о макроэволюции. На путях к новому синтезу. М., 1991.

Найдин Д. П. Эпейрогенез и эвстазия // Вест. МГУ. Сер. геол. 1976. № 1. С. 3—17.

Наука за железным занавесом: мифы и реалии советской науки / Отв. ред. М. Хайлеманн, Э. И. Колчинский. СПб., 2002.

Наука и кризисы. Историко-сравнительные очерки / Отв. ред.-сост. Э. И. Колчинский. СПб., 2002.

Неймайр М. Корни животного царства. М. (1989), 1919.

Некрасов А. Д. Борьба за дарвинизм. М., 1926.

Некрасов А. Д. Работа Чарльза Дарвина над «Происхождением видов» // Ч. Дарвин. М.; Л., 1939. Соч. Т. 3. С. 19—72.

Неручев С. Г. Возможная масса и продуктивность биосферы в фанерозе и эпохи образования каустобриолитов // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сессии Всесоюз. палеонтолог. о-ва. Л., 1979. С. 38—40.

Никольский А. М. Номогенез Л. С. Берга // Уч. записки Наркомпроса Укр. ССР. Вып. 1. Харьков, 1923. С. 229—256.

Никольский А. М. Разновидность номогенеза // Номогенез. М., 1927. С. 68—84.

Ньюэлл Н. Д. Массовые вымирания — уникальные или повторяющиеся явления // Катастрофы в истории Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 122—132.

Обручев В. А. Пульсационная гипотеза геотектоники // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1940. № 1. С. 12—30.

Ог Э. Геология. М.; Л., 1938.

Озмиа М. Глобальная эволюция Земли. М., 1990.

Оленов Ю. М. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. М.; Л., 1961.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973.

Орлов С. А. Неравномерность темпов эволюции (очерк истории вопроса) // История и теория эволюционного учения. Л., 1975. Вып. 3. С. 62—77.

Орлов С. А. Неравномерность темпов эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы). Л., 1983. С. 392—399.

Орлов С. А. Формирование теории «прерывистого равновесия» // Дарвинизм. История и современность. Л., 1988. С. 158—168.

Паавер К. Л. Формирование тернофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965.

Паавер К. Л. Изменчивость остеонной организации млекопитающих. Опыт динамического подхода к морфологической структуре. Таллин, 1973.

Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Тарту, 1976.

Паавер К. Л. Изучение видообразования и новые модели прогресса эволюции // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983. С. 115—137.

Павлов А. П. Краткий очерк истории геологических знаний. М., 1921.

Павлов А. П. О некоторых еще малоизученных факторах вымирания животных // Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.; Пг., 1924. С. 89—130.

Павлов А. П. Новые теории геотектоники и горообразования // Э. Ог. Геология. М.; Л., 1938. С. 466—500.

Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.; Пг., 1924.

Павлова М. В. Палеозоология. М., 1927.

Палеонтология и эволюция биосферы. Л., 1983.

Панфилов Д. В. Особенности экологических кризисов в истории Земли // Палеонтология и эволюция биосферы. Тез. докладов XXV сессии Всесоюз. палеонтолог. о-ва. Л., 1979. С. 44—46.

Парамонов А. А. Курс дарвинизма. М., 1945.

Парамонов А. А. Вступительная статья // Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948. С. 5—16.

Парамонов А. А. Пути и закономерности эволюционного процесса // Современные проблемы эволюционной теории. 1967. С. 342—441.

Плате Л. Мутационная теория де Фриза // Новые идеи в биологии. СПб., 1914. С. 55—74.

Плате Л. Эволюционная теория. М.; Л., 1928.

Полани М. Личностное знание. М., 1986.

Поляков И. М. Курс дарвинизма. М., 1941.

Полянский Ю. И. О своеобразных чертах прогрессивной эволюции на клеточном уровне // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 5. С. 541—548.

Полянский Ю. И. Краткая история зоологии // Протисты. Ч. 1. Руководство по зоологии. СПб., 2000. С. 11—29.

Поярко Б. В. Развитие и распространение девонских фораминифер. М., 1979.

Против механистического материализма и меньшевистствующего идеализма в биологии. М.; Л., 1931.

Пэдж Д. Философия геологии. СПб., 1867.

Равикович А. И. Униформистское учение Ч. Лайеля и его исторические корни // Очерки по истории геологических знаний. Вып. 9. М., 1961. С. 48—84.

Равикович А. И. Сравнительная характеристика принципов катастрофизма, униформизма и эволюционизма середины XIX века // Идея развития в биологии. М., 1965. С. 64—87.

Равикович А. И. Развитие основных теоретических направлений в геологии XIX века. М., 1969.

Равикович А. И. Униформистское учение Ч. Лайеля и его биологическая концепция // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 53, вып. 2. С. 101—111.

Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы) / Отв. ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский. Ред.-сост. Э. И. Колчинский. Л., 1983.

Райков Б. Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Т. I—IV. М.; Л., 1951—1959. С. 333.

Райков Б. Е. Из истории дарвинизма в России // Тр. ИИЕТ. 1957. Т. 16, вып. 3.

Райков Б. Е. Карл Бэр, его жизнь и труды. Л., 1961.

Райков Б. Е. Генрих Бронн и его отношение к эволюционной теории // Вопросы ист. естествознания и техн. 1965. Вып. 18. С. 126—128.

Расницын А. П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценозический кризис и эволюция насекомых. М., 1988. С. 191—207.

Рассел Д. Э. Вымирание крупных рептилий в конце мела // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 377—388.

Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М., 1974.

Раутиан А. С. О природе генотипа и наследственности // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54, № 2. С. 131—148.

Резанов И. А. Великие катастрофы в истории Земли. М., 1984.

Резанов И. А. История геотектонических идей. М., 1987.

Ремизовский В. И. Палеомагнитное поле Земли и эволюция организмов // Экостратиграфия: Теория и методы. Владивосток, 1985. С. 128—136.

Решетов В. Ю., Трофимов Б. А. Динамика семейств млекопитающих в мезозое и кайнозое // Палеонтология и эволюция биосферы. Тез. докладов XXV сессии Всесоюз. палеонтолог. о-ва. Л., 1979. С. 46—47.

Ролле Ф. Учение Дарвина «о происхождении видов». М., 1865.

Рубайлова Н. Г. Формирование и развитие теории естественного отбора. М., 1981.

Рубцова З. М. Развитие эволюционной цитогенетики растений в СССР. Л., 1975.

Рубцова З. М. Эволюционное значение гибридизации // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы). Л., 1983. С. 116—129.

Рубцова З. М. Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989.

Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей // Тр. Палеонтол. ин-та. 1960. Т. 83.

Русско-немецкие связи в биологии и медицине: опыт 300-летнего взаимодействия. СПб., 2000.

Русско-немецкие связи в биологии и медицине. СПб., 2001.

Рычков Ю. Г., Балановская Е. В., Жукова О. В., Нурбаев С. Д., Шнейдер Ю. В. Генофонд, геногеография и заболеваемость населения. М., 1996.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены, эволюция. М., 1986.

Салоп Л. И. О связи оледенений и этапов быстрых изменений органического мира с космическими явлениями // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1977. Т. 52, вып. 1. С. 5—32.

Салоп Л. И. Геологическое развитие Земли в докембрии. Л., 1982.

Сарычева Т. Г., Яблоков А. В. Палеонтология и микроэволюция // Журн. общ. биол. 1973. № 3. С. 348—359.

Северцов А. Н. Эволюция и эмбриология. М., 1910.

Северцов А. Н. Эволюция и психика. М., 1922.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л., 1941.

Сенянинова-Корчагина М. В. О победе цветковых с позиции гелиогеофизики. М., 1959.

Серавин Л. Н. Похвальное слово Ж.-Б. Ламарку // Вестн. Санкт-Петербург ун-та. Сер. 3. 1994. Вып. 4 (№ 24). С. 3—17.

- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948.
- Симпсон Дж. Г. Вступление // В. Грант. Эволюция организмов. М., 1980. С. 9—13.
- Симпсон Дж. Г. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. М., 1983.
- Соболев Д. Н. наброски по филогении гониатов // Изв. Варшавск. политехнического ин-та. 1914. Вып. 1. С. 1—194.
- Соболев Д. Н. Геологические периоды // Природа. 1915. Июнь. С. 809—832.
- Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Харьков, 1924.
- Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Ч. I. Геологические циклы. Киев, 1926.
- Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Ч. II. Эволюция и революции в истории органического мира. Киев, 1927а.
- Соболев Д. Н. Опыт построения градуально-комбинативной системы гониатов // Научн. зап. по биологии. Харьков, 1927б.
- Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Ч. 3. О причинах вымирания организмов. Киев, 1928.
- Соболев Д. Н. Основные закономерности истории Земли и жизни // Зап. НИИ геологии при Харьковск. гос. ун-те. 1948. Т. 9, № 3. С. 5—10.
- Соболь С. Л. Примечания // Дарвин Ч. Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1959. Т. 9. С. 370—451.
- Соколов Б. С. Периодичность (этапность) развития органического мира и биостратиграфические границы // Геология и геофизика. 1977. № 1. С. 3—10.
- Соколов Б. С., Федонкин М. А. Ранние этапы развития жизни на Земле // Современная палеонтология. М., 1988. Т. 2. С. 118—141.
- Спенсер Г. Основания биологии. СПб., 1870.
- Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Томск, 1993.
- Степанов Д. Л. Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней // Палеонтол. журн. 1959. № 4. С. 11—16.
- Степанов Д. Л. Развитие основных идей палеонтологии // Современная палеонтология. М., 1988. Т. 1. С. 26—79.
- Страхов Н. М. Основы исторической геологии. М., 1948.
- Страхов Н. Н. Полное опровержение дарвинизма // Русский вестник. 1887а. № 1. С. 9—62.
- Страхов Н. Н. Всегдашняя ошибка дарвинизма // Русский вестник. 1887б. № 12. С. 98—129.
- Страхов Н. Н. Предисловие // Данилевский Н. Я. Дарвинизм. 1889. Т. 2. С. 1—48.
- Строгонов Б. П. Академик А. С. Фаминцын — ученый и гражданин // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л., 1981. С. 6—37.
- Султанов К. М., Исаев С. А. К вопросу о сравнительном изучении химического элементарного состава раковин современных и ископаемых беспозвоночных // Уч. зап. Азерб. гос. ун-та. Сер. геол.-геогр. 1967. № 2. С. 3—7.
- Сутт Т. Я. Проблема направленности органической эволюции. Таллин, 1977.
- Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции? // Новые идеи в биологии. Пг., 1915. Вып. 8. С. 1—39.
- Сушкин П. П. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений // Природа. 1922. № 3—5. С. 3—32.

- Сушкин П. П. К морфологии черепа стегоцефала // Тр. I Всерос. съезда зоологов, анатомов, гистологов. Пг., 1923. С. 130—138
- Сушкин П. П. Новые данные о древнейших наземных позвоночных и условиях их нахождения // Ежегодник Росс. палеонтол. о-ва. 1927. Т. 6. С. 99—103.
- Талиев В. И. Биологические идеи второй половины XIX века // Девятнадцатый век. СПб., 1900. С. 270—278.
- Талиев В. И. Организм, Среда и приспособление. М.; Л., 1926.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., 1976.
- Татаринов Л. П. Палеонтология и ее проблематика // Вест. АН СССР. 1982. № 1. С. 65—76.
- Татаринов Л. П. Палеонтология и теория эволюции // Вест. АН СССР. 1983а. № 12. С. 40—51.
- Татаринов Л. П. Эволюционные исследования на палеонтологическом материале // Основные проблемы палеонтологических исследований в СССР. М., 1983б. С. 5—28.
- Татаринов Л. П. Палеонтология и эволюционное учение. М., 1985.
- Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М., 1987.
- Татаринов Л. П. Сальтационизм в современных теориях эволюции // Дарвинизм. История и современность. Л., 1988а. С. 108—123.
- Татаринов Л. П. Эволюция и креационизм. М., 1988б.
- Татаринов Л. П., Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии (рец.) // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62, № 1. С. 85—86.
- Таусон В. О., Барсболд Р., Самойлов В. С., Смирнова И. В., Корвин Ф. Я. Редкие элементы в остатках динозавров из пустыни Гоби (МНР) // Докл. АН СССР, 1984. Т. 278, № 4. С. 974—978.
- Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954.
- Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970.
- Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593—1603.
- Тахтаджян А. Л. Дарвин и современная теория эволюции // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Л., 1991. С. 489—522. 2-е изд., доп. СПб., 2001. С. 517—550.
- Тетушкин Е. Я. О генетическом сходстве человека и человекообразных обезьян // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 5. С. 694—699.
- Тетяев М. М. Основы геотектоники. М., 1934.
- Тимирязев К. А. Опровергнут ли дарвинизм? // Русская мысль. 1887. Кн. 5. № 2. С. 145—180; Кн. 6, № 2. С. 1—14.
- Тимирязев К. А. Бессильная злоба антидарвиниста // Русская мысль. 1889. Кн. 5, № 2. С. 17—62; Кн. 6, № 2. С. 65—85; Кн. 7, № 2. С. 58—78.
- Тимирязев К. А. Пятидесятилетний юбилей дарвинизма // Русские ведомости. 1908. № 140.
- Тимирязев К. А. Ч. Дарвин и его учение. М.; Л., 1940.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969.
- Тихомиров В. В., Ханн В. Е. Краткий очерк истории геологии. М., 1956.
- Тихоненко Т. И. Роль вирусов в обмене генетической информацией. М., 1980.
- Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., 1985.

Уголев А. М. Естественные технологии биологических систем. Л., 1987.

Уголев А. М. Теория адекватного питания и трофология. СПб., 1991.

Умов Н. А. Роль человека в познаваемом им мире // Природа. 1912. Март. С. 309—322.

Умов Н. А. Физико-химическая модель живой материи: Собр. соч. Т. 3. М., 1916.

Уолкер М. Наука при национал-социализме // Наука и кризисы (историко-сравнительные очерки). СПб., 2002 (в печати).

Уоллес А. Дарвинизм. М., 1911.

Урманцев Ю. А. Эволюционистика. М., 1990.

Усов М. А. Фазы тектогенеза // Сов. геология. 1938. № 11. С. 10—21.

Усов М. А. Гестектоническая теория саморазвития материи Земли // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1940. № 1. С. 3—10.

Уэбб С. Д. О двух типах быстрых фаунистических переворотов // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. 1986. С. 413—434.

Уэвелл В. История индуктивных наук. СПб., 1869. Т. 3.

Фаминцын А. С. Данилевский и дарвинизм. Опровергнут ли дарвинизм Данилевским? // Вест. Европы. 1889. Т. 1, кн. 2. С. 616—643.

Федоров А. А. Терагогенез и его значение для формо- и видообразования у растений // Проблема вида в ботанике. Л., 1958. Т. 1. С. 213—292.

Федосеев П. Н. Философия и научное познание. М., 1983.

Фейерабенд П. Избранные труды по методологии науки. М., 1986.

Филатов Д. П. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. М.; Л., 1939.

Филатов Д. П. Об историческом подходе к явлениям механики развития и его значении // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2, № 1. С. 3—18.

Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. М., 1923. 3-е изд. 1977.

Фишер А. Два суперцикла фанерозоя // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1968. С. 133—155.

Фриз Г. де. Избранные произведения. М., 1932.

Фуко М. Слова и вещи. Археология гуманитарных наук. М., 1977.

Хаин В. Е. Осцилляционный ритм земной коры // Бюлл. МОИП. 1939. Т. 17, вып. 1. С. 56—82.

Хаин В. Е. Происходит ли научная революция в геологии // Природа. 1970. № 1. С. 7—19.

Хаин В. Е. Актуализм и тектоника // Методология и история геологических наук. М., 1977. С. 20—27.

Хахина Л. Н. Оригинальное направление в советском эволюционизме (взгляды М. И. Голеникиной и М. В. Сеняниной-Корчагиной) // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 367—379.

Хахина Л. Н. Проблема симбиогенеза. Л., 1979.

Хесин Р. В. Непостоянство генома. М., 1984.

Холодковский Н. А. Теория Дарвина, ее критика и дальнейшее развитие // Русское богатство. 1888. № 1. С. 123—147; № 4. С. 37—64.

Холодковский Н. А. Ламаркизм и жоффруизм // Природа. 1915. Апрель. С. 533—542.

Холтон Дж. Тематический анализ науки. М., 1981.

Хомизури Г. П. Развитие понятия «геосинклиналь» // Очерки по истории геологических знаний. 1976. Вып. 18. С. 7—23.

Хоссвельд У., Юнкер Т., Колчинский Э. И. Протагонисты и главные научные труды по эволюционному синтезу в немецком языковом пространстве // ВИЕТ. 2000. № 1. С. 69—95.

Хэллем Э. Интерпретация фаций и стратиграфическая последовательность. М., 1983.

Циттель К. Основы палеонтологии. Палеозоология. Ч. 1. Беспозвоночные. Л., 1934.

Чайковской Ю. В. Элементы эволюционной диатропики. М., 1990.

Чайковский Ю. В. О классиках и комментаторах // ВИЕТ. 1992. № 4. С. 137—147.

Чернышевский Н. Г. Происхождение теории благотворности борьбы за жизнь. Старый трансформист // Русская мысль. 1888. Сентябрь. С. 79—114.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Т. 2, вып. 1. С. 3—54.

Чуди Р. Палинологические свидетельства смены континентальных флор на рубеже мелового и третичного периодов // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 320—341.

Чумаков Н. М. Главные ледниковые события прошлого // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 7. С. 35—53.

Шатский Н. С. Дарвин как геолог // Дарвин Ч. Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1936. Т. 2. С. 242—273.

Шатский Н. С. О неокатастрофизме // Пробл. сов. геологии. 1937. № 7. С. 532—551.

Шиманский В. Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. М., 1987. С. 5—45.

Шимкевич В. М. Эволюционная идея в ее естественно-историческом развитии // Северный вестн. 1895. № 7. С. 167—188.

Шимкевич В. М. Аномалии и их значение // Образование. 1898. № 12. С. 34—47.

Шимкевич В. М. К теории мутаций // Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоиспыт. 1906. Т. 35, вып. 4. С. 28—62.

Шимкевич В. М. Биологические основы зоологии. СПб.; М., 1907а.

Шимкевич В. М. Уродства и происхождение видов. СПб., 1907б.

Шимкевич В. М. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма // Экскурсионное дело. 1923. № 4—6. С. 288—300.

Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 1. С. 38—54.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1938.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л., 1939.

Шмальгаузен И. И. Темп эволюции и факторы его определяющие // Журн. общ. биол. 1943. Т. 4, № 5. С. 253—285.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.; Л., 1946а.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., 1946б.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969.

Шпенглер О. Закат Европы. М.; Пг., 1923. Т. 1.

Штилле Г. Избранные труды. М., 1964.

- Эмери К. Морские минеральные ресурсы и униформизм // Катастрофизм и история Земли. Новый униформизм. М., 1986. С. 444—456.
- Энгельс Ф. Диалектика природы // Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Т. 20. С. 339—626.
- Эфронсон В. П. Генетика этики и эстетики. СПб., 1995.
- Юнгерман А. Е. Критические замечания к палеонтологическим работам Д. Н. Соболева // Записки геол. Харьк. ун-та. 1955. Т. 11. С. 7—16.
- Юнкер Т., Хоссфельд У. Синтетическая теория эволюции и фашизм // Наукосведение. 1999. № 3. С. 151—162.
- Яблоков А. В. Зарождение теории естественного отбора в Записных книжках Ч. Дарвина // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб., 1991. С. 448—458.
- Яблоков-Хнзорян С. М. О ритме эволюции // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 10. С. 1433—1447.
- Яковлев Н. Н. Вымирание животных и его причины по данным геологии // Изв. геол. комитета. 1922а. Т. 41, № 1. С. 17—31.
- Яковлев Н. Н. Вымирание и его причины как основной вопрос биологии // Мысль. 1922б. № 2. С. 87—95.
- Яковлев Н. Н. Учебник палеонтологий для высшей школы. М., 1922в.
- Яковлев Н. Н. Пять лет со дня смерти Д. Н. Соболева // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтолог. о-ва. 1956. Т. XV. С. 369—370.
- Яншин А. Л. О так называемых мировых трансгрессиях и регрессиях // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1973. Т. 48. С. 9—34.
- Яншин А. Л. Выступление при обсуждении доклада Л. П. Татарина «Палеонтология и теория эволюции» // Вестн. АН СССР. 1983. № 12. С. 55—56.
- Abel O. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.
- Abel O. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, 1922.
- Adams M. B. Severtsov and Schmalhausen: Russian Morphology and the Evolutionary Synthesis // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge; London, 1980. P. 193—225.
- Adams M. B. Introduction: Theodosius Dobzhansky in Russia and America // The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Princeton; New Jersey, 1994. P. 3—28.
- Adanson M. Familles nature les des plantes. Paris, 1763. Т. 1—2.
- Agassiz E. Louis Agassiz, His Life and Correspondence. Boston, 1885.
- Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles. Neuchatel, 1833—1843. Т. 1—5.
- Agassiz L. Monographie d'Echinodermes vivans et fossiles. Neuchatel, 1838—1842. Т. 1—4.
- Agassiz L. Etudes critiques sur les Mollusques fossiles. Neuchatel, 1840—1842. Т. 1—3.
- Agassiz L. Etudes sur les glaciers. Neuchatel, 1840.
- Agassiz L. On the succession and development of organized beings at the surface of the terrestrial globe; being a discourse delivered at the inauguration of the Academy of Neuchatel // Edinb. New Phil. Journ. 1842. Vol. 33. P. 388—399.
- Agassiz L. Système glaciare. Paris, 1847.
- Agassiz L. Unterschiede zwischen progressiven, prophetischen und embryonischen Typen in der geologischen Reihenfolge der organischen Wesen. // Neues Jb. für Mineralogie, 1850. S. 374—375.

- Agassiz L. Contributions to the Natural History of the United States of America. Boston, 1857—1862. Vol. 1—4.
- Agassiz L. An Essay on Classification. London, 1859.
- Agassiz L. Prof. Agassiz on the origin of species // Amer. J. of Sci. and Arts. 1860. Vol. 30. P. 142—154; Annals and Magazin of Nat. Hist. 1860. N 6. P. 219—232.
- Agassiz L. (1874). Evolution and the permanence of type // Hull D. Darwin and His Critics. Chicago; London, 1973. P. 430—445.
- Ager D. V. The nature of the stratigraphical record. New York, 1973.
- Alberch P. The generative and regulatory roles of development in evolution // Environmental adaptation and evolution. Stuttgart; New York, 1982a. P. 19—26.
- Alberch P. Developmental constrains in evolutionary processes // Evolution and development. Berlin, 1982b. P. 313—332.
- Allen G. Hugo de Vries and the reception of the mutation theory // J. Hist. of Biol. 1969. Vol. 2, N 1. P. 55—87.
- Allen G. Thomas Hunt Morgan: The Man and His Science. Princeton, 1978.
- Allen G. The several faces of Darwin: Materialism in nineteenth and twentieth century evolutionary theory // Evolution from Molecules to Men. Cambridge, 1983. P. 81—102.
- Alvarez L. W. Experimental evidence that an asteroid impact led to the extinction of many species 65 million years ago // Proc. Nat. Acad. Sci. USA Phys. Sci. 1983. Vol. 80. P. 627—642.
- Alvarez L. W. Mass extinction by large bolide impacts // Physics Today. 1987. P. 24—33.
- Alvarez L. W., Alvarez W., Asaro F., Michel H. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinctions: experiment and theory // Science. 1980. Vol. 208, N 4498. P. 1095—1108.
- Alvarez W. An iridium clue to the dinosaurs' demise // New Scientist. 1979. Vol. 82, N 1158. P. 798.
- Alvarez W. T. rex and the Crater of Doom. Princeton; New York, 1997.
- Anderson E. Introgressive Hybridization. New York, 1949.
- Anderson E., Stebbins G. Hybridization as an evolutionary stimulus // Evolution. 1954. Vol. 8, N 4. P. 378—388.
- Andree K. Charles Darwin als Geologe // Hundert Jahre der Evolutionsforschungen. Stuttgart, 1960. S. 277—289.
- Arthur W. F. L. S. A developmental approach to the problem of variation in evolutionary rates // Biol. Journ. of the Linnean Soc. 1982. Vol. 18, N 3. P. 243—261.
- Audova A. Aussterlen der mesozoischen Reptilien // Palaeobiologica. 1929. H. 2. S. 222—245; H. 3. S. 365—401.
- Ayala F. Debating Darwin // Biology and Philosophy. 2000. Vol. 15, N 4. P. 559—573.
- Baer K. E. Zum Streit über den Darwinismus // St. Petersburg Zeitung. 1873. N 119.
- Baer K. E. Über den Zweck in den Vorgängen der Natur. Erste Hälfte. Über Zweckmässigkeit oder Zielstrebigkeit überhaupt // Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinen Aufsätze vermischten Inhalts. Th. II. St. Petersburg, 1876. S. 49—105.
- Baer K. E. The controversy darwinism // Hull D. Darwin and His Critics. Chicago; London, 1973. P. 416—425.
- Barholomew M. Lyell and evolution: An account of Lyell's response to the project of evolutionary ancestry for man // Brit. J. Hist. Sci. 1973. Vol. 6. P. 261—303.

Barholomew M. Huxley's Defense of Darwin // *Ann. Sci.* **1975.** Vol. 32. P. 531—542.

Barholomew M. The singularity of Lyell // *Hist. Sci.* **1979.** Vol. 17. P. 276—293.

Barton R. «Huxley, Lubbock and Half a Dozen Others»: Professionals and Gentlemen in the Formation of the X Club, 1851—1864 // *ISIS.* **1998.** Vol. 89. N 3. P. 410—444.

Bateson W. Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species. London, **1894.**

Bateson W. Mendelism and evolution // *Nature.* **1914.** Vol. 93, N 2338. P. 635—642.

Bauer H. Rezension zu Dobzhanskys «Genetics und the Origin of Species» // *Die Naturwissenschaften.* **1938.** Bd 26. S. 367—368.

Bauer H. Rezension zu Dobzhanskys «Genetics... (Die Fassung «Die genetischen Grundlagen der Artbildung»))» // *Die Naturwissenschaften.* **1940.** Bd 28. S. 208—209.

Beatty J. Chance and natural selection // *Philosophy of Science.* **1984.** Vol. 51. P. 183—211.

Beatty J. The Synthesis and Synthetic Theory // *Integrating Scientific Disciplines.* **1986.** P. 125—135.

Beatty J. The proximate-ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr // *Biology and Philosophy.* **1994.** Vol. 9, N 3. P. 333—356.

Beringer C. Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena, **1937.**

Beringer C. Stammesgeschichte als historische Naturwissenschaft. Jena, **1941.**

Bertrand M. La chaîne des Alpes et la formation du continent européen // *Bull. Soc. Geol. France.* **1887.** Ser. 3. Vol. 15. P. 423—447.

Beurlen K. Funktion und Form in der organischen Entwicklung // *Naturwissenschaften.* **1932.** Bd 20. S. 73—80.

Beurlen K. Das Gesetz der Überwiderkeit des Todes in der Biologie. Breslau, **1933a.**

Beurlen K. Vom Aussterben der Tiere // *Natur und Mus.* **1933b.** H. 1. S. 1—8; H. 2. S. 55—62; H. 3. S. 102—106.

Beurlen K. Der Aktualismus in der Geologie // *Zbl. f. Min., Geol. und Paläont.* Abt. B. **1935.** H. 12. S. 521—526.

Beurlen K. Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena, **1937.**

Beurton P. Darwins Notebooks und die Ausbildung der Selectionstheorie // *Jb. Gesch. Theor. Biol.* **1998.** Bd 5. S. 7—34.

Blanc M. Les théories de l'évolution aujourd'hui // *Recherche.* **1982.** Vol. B, N 129. P. 26—40.

Bock W. The role of adaptive mechanism in the origin of higher levels of organisation // *Syst. Zool.* **1965.** Vol. 14, N 4. P. 288—306.

Bock W. Ernst Mayr. Naturalist: His contribution to systematic and evolution // *Biology and Philosophy.* **1979.** Vol. 9, N 3. P. 267—327.

Bock W. Towards a New Metaphysics: The Need for an Enlarged Philosophy of Science // *Biology and Philosophy.* **2000.** Vol. 15, N 4. P. 604—619.

Bonnet Ch. Contemplation de la nature. Amsterdam, **1764.**

Bourdier F. Geoffroy Saint-Hilaire versus Cuvier: The campaign for paleontological evolution (1825—1838) // *Towards a History of Geology.* Cambridge, **1969.** P. 36—61.

Boureau Ed. L'évolution la biosphère dans les rapports avec les radiations ionisantes // *Ann. Sci. Univ. Besançon. Bot.* **1972.** N 12. P. 61—68.

Bowen F. Darwin's theory of evolution // *North Amer. Rev.* **1860.** Vol. 40. P. 474—506.

Bowen R. Paleoclimatic and paleobiologic implications of Louan salt deposition // *Amer. Assos. Petrol. Geol. Bull.* **1968.** Vol. 52. P. 1833.

Bowlby J. Charles Darwin. A Biography. London, **1990.**

Bowler P. Fossils and Progress: Paleontology and the Idea of Progressive Evolution in the Nineteenth Century. New York, **1976a.**

Bowler P. Malthus, Darwin and the Concept of Struggle for Existence // *J. Hist. Ideas.* **1976b.** Vol. 37. P. 631—650.

Bowler P. Edward Drinker Cope and the changing structure of evolutionary theory // *ISIS.* **1977.** Vol. 68. P. 249—265.

Bowler P. The Eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900. Baltimore, **1983.**

Bowler P. The Non-Darwinian Revolution. Baltimore, **1988.**

Bowler P. Evolution. The History of an Idea. Berkeley, **1989.**

Bowler P. Charles Darwin. The Man and His Influence. Oxford, **1990.**

Bowler P. Biology and Social Thought: 1850—1914. Berkeley, **1993.**

Bowler P. Life's Splendid Drama. Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life's Ancestry, 1860—1940. Science and Its Conceptual Foundations. Chicago, **1996.**

Bregliano J. C., Picard G. et al. Hybrid disgenesis in *D. melanogaster* // *Science.* **1980.** Vol. 207, N 4431. P. 606—621.

Bretsky P. W., Bretsky S. S. The maintenance of evolutionary equilibrium in Late Ordovician benthic marine invertebrate faunas // *Lethaia.* **1976.** Vol. 9. P. 223—233.

Britten R., Davidson E. Gene regulations for higher organisms — a theory // *Science.* **1969.** Vol. 165. P. 349—357.

Britten R., Davidson E. Repetitive and nonrepetitive DNA sequences and speculation on the origin of evolutionary novelty // *Quart. Rev. Biol.* **1971.** Vol. 46, N 1. P. 111—133.

Britten R., Davidson E., Dower G. et al. Genomic change and morphological evolution // *Life Sci. Res. Rept.* **1982.** Vol. 22, N 1. P. 19—39.

Brocchi G. Conchyliologia fossile Subappennina. Milano, **1814.**

Bronn H. G. Untersuchungen über die Entwicklungsgesetze der organischen Welt während der Bildungszeit unserer Erdoberfläche. Stuttgart, **1858.**

Bronn H. G. Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Leipzig, **1859a.**

Bronn H. G. On the laws of evolution of the organic world during the formation of the crust of the Earth // *Ann. and Mag. Nat. Hist.* 3rd series. **1859b.** Vol. 4. P. 81—90, 175—184.

Bronn H. G. Review of the Origin of Species // *Neues Jahrbuch für Mineralogie.* 1860. S. 112—116. Repr. in: Hull D. L. Darwin and His Critics. The Reception of Darwin's Theory of Evolution by the Scientific Community. Chicago; London. **1973.** P. 120—124.

Brooks W. K. The Law of Heredity: A Study of the Cause of Variation and the Origin of Living Organisms. Baltimore, **1883.**

Brough J. Time and evolution // *Studies on Fossil Vertebrates.* London, **1958.** P. 16—38.

Brown A. The Darwin Wars: How Stupid Genes Becomes Selfish Gods. London, **1999.**

- Browne J.** Charles Darwin: Voyaging. London, 1995.
- Brücher H.** Vitalitätsteigerung bei Mutanten in künstlichen Klima // Naturwiss. 1941. Bd 29. S. 422—423.
- Brush S.** Creationism / evolution: The case against «Equal time» // The Science Teacher. 1981. Vol. 48, N 4. P. 3—16.
- Bubnoff S.** Die Methode der Granitmessung und ihre bisherig Ergebnisse // Geologische Rundschau. 1922. Bd 13. S. 151—170.
- Bubnoff S.** Grundprobleme der Geologie. Berlin, 1931.
- Buch L.** Physikalische Beschreibung der Ganarischen Inseln. Berlin, 1825.
- Bucharin N. I.** Darwinismus und Marxismus // Darwinismus und/als Ideologie. Berlin, 2001. S. 127—155
- Bücher W. H.** The Deformation of the Earth's Crust. Princeton. 1933.
- Bücher W. H.** Versuch einer Analyse der grossen Bewegungen der Erdkruste // Geol. Rdsch. 1939. Bd 30. S. 285—310.
- Buckland W.** Geology and Mineralogy Considered with Reference in Natural Theology. Vol. 1—2. London, 1836.
- Bülöw K.** Gedankengängen Cuvier in der Geologie der Gegenwart // Forsch. und Forsch. 1959. Bd 33. H. 9. S. 261—264.
- Bülöw K.** Der Weg des Aktualismus in England, Frankreich und Deutschland // Ber. d. Geol. Gesellsch. in DDR. 1960. Bd 5. H. 3. S. 160—173.
- Bunge M.** The Nature of Science // La philosophie contemporaine. Vol. 2. Firenze, 1968. P. 1—15.
- Bürgeff H.** Progressive Mutationen bei der Lebermoos — Gattung *Marchantia* // Biol. Zbl. 1941. Bd 61. S. 337.
- Bürgeff H.** Genetische Studien an *Marchantia*. Jena, 1943.
- Burkhard R. W.** The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology. Cambridge, Mass., 1995.
- Burkhard R. W.** Ernst Mayr: Biologist. Historian // Biology and Philosophy. 1994. Vol. 9, N 3. P. 359—374.
- Bush G. L.** Modes in animal speciation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1975. N 6. P. 339—364.
- Bush G. L.** Goldschmidt's Follies // Paleobiology. 1982. Vol. 8. P. 186—193.
- Bush G. L., Case S. M., Wilson A. C., Patton J. L.** Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1977. Vol. 74. P. 3942—3946.
- Cain J.** Ernst Mayr as a community architect: launching the society for the study of evolution and the journal *Evolution* // Biology and Philosophy. 1994. Vol. 9, N 3. P. 387—429.
- Calvin C.** The great dinosaur extinction controversy and the K-T research program in the late 20th century // Earth Sci. Hist. 1998. Vol. 17. P. 41—45.
- Campbell S.** Emotion as an explanatory principle in early evolutionary theory // Stud. Hist. Phil. Sci. 1997. Vol. 28. P. 453—473.
- Cannon H. G.** The Evolution of Living Things. Manchester, 1958.
- Cannon S.** Science in Culture: the Early Victorian Period. New York, 1978.
- Cannon W.** The unoformitarianist-catastrophist debate // ISIS. 1960. Vol. 51, N 1. P. 38—53.
- Carson H. L.** Chromosome tracers of the origin of species // Science. 1970. Vol. 168. P. 1414—1418.
- Carson H. L.** Speciation and the founder principle // Stadler Genet. Symp. 1971. Vol. 3. P. 51—70.
- Carson H. L.** The genetics of speciation at the diploid level // Amer. Nat. 1975. Vol. 109. P. 83—92.
- Carson H. L.** Homosequential species of Hawaiian *Drosophila* // Chromosomes Today. London, 1981a. N 7.
- Carson H. L.** Macroevolution conference // Science. 1981b. Vol. 211, N 4484. P. 771.
- Carson H. L.** Speciation as major reorganization of polygenetic balances // Mechanisms of Speciation. New York, 1982. P. 411—433.
- Catastrophes and Earth's History.** Princeton, 1984.
- Chaline J.** Le concept d'évolution polyphasé et ses implications // Geobios. 1984. Vol. 17, N 6. P. 783—795.
- Chambers R.** Vestiges of the Natural History of Creation. London, 1844; New York, 1969.
- Chambers R.** Explanations: a Sequel to the Vestiges of the Natural History of Creation. London, 1846.
- Charles Darwin's Notebook, 1836—1844** / Eds Barrett P., Gautrey P., Herbert S., Kohn D. Cambridge, 1987.
- Charlesworth B.** Neo-Darwinism — the plain truth // New Sci. 1982. Vol. 84, N 1301. P. 133—137.
- Charlesworth B., Lande R., Sladkin M.** A neo-Darwinian commentary on macroevolution // Evolution. 1982b. Vol. 36, N 3. P. 474—498.
- Clausen J.** Studies on the collective species *Viola tricolor* L. // Bot. Tidsskr. 1921. Vol. 37. P. 205—221.
- Cole B.** Darwin and the concept of a struggle for existence: a study in extra-scientific origin of scientific ideas // ISIS. 1972. Vol. 63, N 2. P. 321—344.
- Cole J.** Anti-evolutionism and effects of the Scopes trial // Proc. Iowa Acad. Sci. 1982. Vol. 89, N 2. P. 50—54.
- Coleman W.** Lyell and the «reality» of species. 1830—1933 // ISIS. 1962. Vol. 53, N 2. P. 325—338.
- Coleman W.** Georges Cuvier: Zoologist. A Study in the History of Evolution Theory. Cambridge, Mass., 1964.
- Conybeare W. D.** On Mr. Lyell's Principles of Geology // Philos. Mag. 1830. Vol. 8. P. 215—219.
- Cope E. D.** On the origin of genera // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1868. Vol. 20. P. 242—300.
- Cope E. D.** The Origin of the Fittest. Essays on Evolution. New York, 1887.
- Cope E. D.** The Primary Factors of Organic Evolution. Chicago, 1896. 2nd ed. 1904.
- Cotta B.** Die Geologie der Gegenwart. Leipzig, 1866.
- Cracraft J.** Phylogenetic analysis, evolutionary models and paleontology // Phylogenetic analysis and paleontology. New York, 1979. P. 7—39.
- Cracraft J.** Pattern and process in paleobiology: The role of cladistic analysis in systematic paleontology // Paleobiology. 1981. Vol. 7, N 4. P. 456—468.
- Cracraft J.** Geographic differentiation, cladistics and vacariance biogeography reconstructing the tempo and mode of evolution // Amer. Zool. 1982a. Vol. 22, N 2. P. 411—424.
- Cracraft J.** A nonequilibrium theory or the rate-control of speciation and extinction and the origin of macroevolutionary patterns // Syst. Zool. 1982b. Vol. 31, N 4. P. 348—365.
- Cravens H.** The Triumph of Evolution: American Scientists and the Heredity-Environment Controversy, 1900—1941. Philadelphia. 1978.

Creationism in Twentieth-Centure America: A Ten-Volume Anthology of Documents. 1903—1961 / Ed. R. Numbers. New York, 1995.

Cuvier G. Notice sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvé au Paraguay // *Magas. Encycl.* **1796.** T. 1. P. 303.

Cuvier G. Mémoire sur les espèces d'Éléphants tant vivantes que fossiles // *Mém. de l'Inst. Sci. math. et phys.* **1799.** T. 2. P. 1—22.

Cuvier G. Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes. Vol. 1. Paris, **1812.**

Cuvier G. Iconographie du règne animalé. T. 1. Paris, **1829.**

Cuvier G., Dumrill C. Rapport sur un mémoire de M. Roulin // *Ann. des Sci. Natur.* **1829.** Vol. 17. P. 107—112.

Dacqué E. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin, **1921.**

Dacqué E. Organische Morphologie und Paläontologie. Berlin, **1935.**

Dalqué A. L'apport de l'embriologie causale au problème de l'évolution // *Port. Acta Biol.* **1949.** Vol. jub. Prof. Goldschmidt. P. 307—340.

Dall W. H. On a provisional hypothesis of saltatory evolution // *Amer. Natur.* **1877.** Vol. 11. P. 135—137.

Dana J. D. Agassiz's contributions to the natural history of the United States // *Amer. J. of Sci.* 2nd ser. **1858.** Vol. 25. P. 202—216, 321—341.

Darlington C. Evolution of Genetic System. London, **1939.**

Darwin Ch. The red notebook // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.).* **1980.** Vol. 7. P. 31—164.

Darwin Ch. The Correspondence of Charles Darwin. Vol. 1—10. Cambridge, **1984—1997.**

Darwin Ch. Darwin on Evolution: The Development of the Theory of Natural Selection. Indianapolis, **1996.**

Darwin Fr. The Life and Letters of Charles Darwin. Vol. 1—3. London, **1887.**

Darwinisme et Société / Ed. P. Tort. Paris, 1992.

Darwinismus und/als Ideologie / Hgs. U. Hossfeld, R. Brömer. Berlin, 2001.

Dawkins R. The necessity of Darwinism // *New Scientist.* **1982.** Vol. 94. N 1301. P. 130—132.

Dawson J. W. The Story of the Earth and Man. New York, **1873.**

Dawson J. W. Modern Ideas of Evolution. New York, **1977.**

Dean D. The early career of Charles Lyell // *Mod. Geol.* **1997.** Vol. 21. P. 215—223.

Deichmann U. Hans Nachtsheim: A human geneticist under National Socialism and the question of freedom of science // *The Practices of Human Genetics.* Dordrecht, **1999.** P. 143—154

Dennett D. Darwin's Dangerous Idea. Evolution and the Meanings of Life. New York, **1995.**

Depew D., Weber B. Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection. Cambridge, **1994.**

Desmond A. Archetypes and Ancestors. Chicago, **1984.**

Desmond A. Politics of Evolution. Chicago, **1989.**

Desmond A. Huxley: the Devils Disciple. London, **1994.**

Desmond A. Huxley: Evolution's High Priest. London; New York, **1997a.**

Desmond A. Huxley: From devil's disciple to evolution's high priest. Reading, **1997b.**

Desmond A., Moore J. Darwin. London; New York, **1992.**

Devillers Ch., Blanc M. La crise du néodarwinisme // *Recherche.* **1981.** N 126. P. 1154—1156.

Dexter R. On Agassiz's lectures on «The order of the appearance of animal on the Earth» // *BIOS,* **1987.** Vol. 58, N 1—2. P. 3—7.

Diamond J. The Third Chimpanzee. The Evolution and Future of the Human Animal. New York, **1992.**

Dictionnaire du Darwinisme et de l'Evolution. Vol. 1—3 / Ed. P. Tort. Paris, **1996.**

Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930—1950 / Hgs. T. Junker, E.-M. Engels. Berlin, 1998.

Die Evolution der Organismen. Stuttgart, **1943.** Zweite Aufl. **1959.** Dritte Aufl. **1974.**

Die Kaiser-Wilhelm / Max-Planck Gesellschaft und ihre Institute. Studien zu ihrer Geschichte: Das Harnack-Prinzip / Hgs. B. Brocker, H. Laitko. Berlin, 1996.

Diener K. Paläontologie und Abstammungslehre. Sammlung Göschen. **1910.** N 460.

Die Preussische Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1914—1945 / Hg. W. Fischer unter Mitarb. von R. Hohlfeld und P. Nötzoldt. Berlin, 2000.

Die Rezeption von Evolutionstheorien in 19. Jahrhundert / Hg. E.-M. Engels. Frankfurt am Main, 1995.

Dietrich M. Richard Goldschmidt's «heresies» and the evolutionary synthesis // *J. Hist. Biol.* **1995.** Vol. 28. P. 431—461.

Dietrich M. On the mutability of genes and geneticists: The «Americanization» of Richard Goldschmidt and Victor Jollos // *Perspect. Sci.* **1996.** N 4. P. 321—345.

Dingus L., Sadler P. M. The effect of stratigraphic completeness on estimating of the evolutionary rates // *Syst. Zool.* **1982.** Vol. 31, № 4. P. 400—412.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York, **1937.**

Dobzhansky Th. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena, **1939.**

Dobzhansky Th. Catastrophism versus Evolutionism // *Science.* **1940.** Vol. 97. P. 356—358.

Dobzhansky Th. Genetics of natural population. IX. Temporal changes in the composition of population of *D. pseudoobscura* // *Genetics.* **1943.** Vol. 28, N 2. P. 162—186.

Dobzhansky Th. Die Evolution und Umwelt // *Hundert Jahre Evolutionsforschung.* Stuttgart, **1960.** S. 81—98.

Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York; London, **1970.**

Dobzhansky Th., Ayala F., Stebbins G., Valentine J. Evolution. San Francisco, **1977.**

Dobzhansky Th., Boesiger E. Essays sur l'évolution. Paris, **1968.**

Dodson M. M. Quantum evolution and the fold catastrophe // *Evolutionary Biology.* **1975.** Vol. 8. P. 107—118.

Dodson M. M. Darwin's law of natural selection and Thom's theory of catastrophes // *Math. Biosci.* **1976.** Vol. 28. P. 243—274.

D'Orbigny A. D. Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphique. Paris. Vol. 1. **1849;** Vol. 2. **1852.**

D'Orbigny A. D. Le problème de paléontologie stratigraphique universelle Paris, **1850.**

Douglas M. E., Avise J. C. Speciation rates and morphological divergence in fishes: tests of gradual versus rectangular modes of evolutionary change // *Evolution*. 1982. Vol. 36, N 2. P. 224—232.

Dover G. A role for the genome in the origin of species // *Mechanisms of Speciation*. New York, 1982a. P. 390—410.

Dover G. A molecular drive through evolution // *Bioscience*. 1982b. Vol. 32, N 6. P. 526—533.

Durest C. Recherches sur la production artificielle monstruosides ou essais de tétrogénie expérimentale. Reinwald, 1877.

Dupree A. H. Asa Gray. Cambridge, Mass., 1959.

Dynamics of Extinction. New York, 1986.

Eaton T. H. *Evolution*. New York, 1970.

Eimer Th. Die Entstehung der Arten und Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen des organischen Wachstums. Bd 1. Jena, 1888.

Eddinger K., Gutmann W., Weingarten M. *Evolution ohne Anpassung*. Frankfurt am Main, 1991.

Ehrenberg K. *Palaeozoologie, Stammesgeschichte und Abstammungslehre // Palaebiologia*. 1939. Bd 7. S. 196—211.

Eldredge N. The allopatric model and phylogeny in paleozoic invertebrates // *Evolution*. 1971. Vol. 25, N 1. P. 156—167.

Eldredge N. Systematics and evolution of *Phacops rana* (Green, 1832) and *Phacops iowensis* Delo, 1935 (Trilobita) from the Middle Devonian of the North America // *Bull. of Amer. Mus. Nat. Hist.* 1972. Vol. 147. P. 45—114.

Eldredge N. Testing evolutionary hypothesis in paleontology: comment on Makurath and Anderson // *Evolution*. 1974. Vol. 28. P. 478—481.

Eldredge N. Phenomenological levels and evolutionary rates // *Syst. Zool.* 1982. Vol. 31, N 4. P. 338—347.

Eldredge N. Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought. New York, 1985.

Eldredge N. *Macroevolution Dynamics*. New York, 1989.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in Paleobiology*. San Francisco, 1972. P. 82—115.

Eldredge N., Gould S. J. Reply to Hecht // *Evol. Biol.* 1974. Vol. 7. P. 303—308.

Eldredge N., Cracraft J. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Method and Theory in the Comparative Biology. New York, 1980.

Eldredge N., Tattersall I. Evolutionary models, phylogenetic reconstruction and another look at hominid phylogeny // *Contributions to Primatology*. Vol. 5. Approaches to Primate paleobiology. New York, 1975. P. 218—242.

Ellegard A. Darwin and the General Reader. The Reception of Darwin's Theory in the British Periodical Press, 1859—1972. Göteborg, 1958.

Emerson A. Vestigial characters of termites and processes of regressive evolution // *Evolution*. 1961. Vol. 15, N 2. P. 115—131.

Eile de Beaumont L. Recherches sur quelques unes des revolutions de la surface du globe // *Ann. Scie. Natur.* 1830. Vol. 18. P. 5—26, 284—416; Vol. 5—99. P. 117—240.

Eile de Beaumont L. De Noise sur les systemes de montagnes. Paris, 1852. Vol. 1—3

Emiliani C. Extinctive evolution: Extinctive and competitive evolution combine into unified model of evolution // *J. Theor. Biol.* 1982. Vol. 97, N 1. P. 13—33.

Engelhard D. Historisches Bewusstsein in der Naturwissenschaft von der Aufklärung bis zum Positivismus. München, 1979.

Engels E.-M. Darwin in der deutschen Zeitschriftenliteratur // *Evolutionsbiologie von Darwin bis heute / Hgs. R. Brömer, U. Hossfeld, A. Rupke*. Berlin, 2000. S. 19—57.

Engels W. Germ line hypermutability in *D. melanogaster* its relation to hybrid dysgenesis and cytotype // *Genetics*. 1981. Vol. 98. P. 565—587.

Erwin D. H., Valentine J. W. Hopeful monsters, transposons and Metazoan radiation // *Pros. Nat. Acad. Sci. USA*. 1984. Vol. 81. P. 5482—5483.

Evolution and Speciation. Cambridge; London, 1981.

Evolution von Darwin bis heute / Hgs. R. Brömer, U. Hossfeld, N. Rupke. Berlin, 1999.

Extinctions. Chicago, 1984.

Fahlbusch V. Microevolution-Makroevolution-Punktualismus: Ein Diskussionsbeitrag am Beispiel moizäner Eomyiden (Mammalia, Rodentia) // *Paläontol. Zs.* 1983. Bd 57, N 3/4. S. 213—230.

Fischer A. G. Brackish oceans as the cause of Permo—Triassic marine faunal crisis // *Problem in Paleoclimatology*. New York, 1965. P. 568—574.

Fischer A. G. Climatic oscillations in the biosphere // *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time*. New York, 1981. P. 103—131.

Fitch W. M. The challenges to darwinism since the last centennial and the impact of molecular studies // *Evolution*. 1982. Vol. 36, N 6. P. 1133—1143.

Fitch W. M., Margolis E. The usefulness of amino acid and nucleotide sequences in evolutionary studies // *Evolutionary Biology*. Vol. 4. New York, 1967. P. 67—109.

Flessa K. W. Area, continental drift and mammalian diversity // *Paleobiology*. 1975. Vol. 1, N 2. P. 184—194.

Flessa K. W., Imbrie J. Evolutionary pulsations: evidence from Phanerozoic diversity patterns // *Implications of continental drift to the Earth sciences*. Vol. 1. London, 1973. P. 247—285.

Fothergill Ph. *Historical Aspects of Organic Evolution*. London, 1952.

Fox T. W. Harmonic analysis of periodic extinction // *Paleobiology*. 1987. Vol. 13, N 3. P. 257—271.

Franz V. Zum jetzigen Stand der Theorie vom biotechnischen Fortschritt in der Pflanzen- und Tiergeschichte // *Biol. General*. 1951. Bd 19, N 3. S. 368—385.

Frech F. Über die Gründe des Aussterbens der vorzeitlichen Tierwelt. 1906.

Freyer G., Greenwood P., Peake J. Punctuated equilibria, morphological stasis and the paleontological documentation of speciation: biological appraisal of a case history in an African lake // *Biol. J. Linn. Soc.* 1983. Vol. 20, N 2. P. 195—205.

Fritsch K. Über den Einfluss des Ackerbaues und der Wiesenkultur auf die Vegetation // *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark*. Jg., 1902. S. 391—402.

Futuyma D. J., Lewontin G. S., Mayer J., Seger J. W. Macroevolution conference // *Science*. 1981. Vol. 211, N 4484. P. 770.

Gainon J. Darwin et l'après-Darwin: Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle. Paris, 1992.

Galton F. *Natural Inheritance*. London, 1889.

Galton F. *Finger Prints*. London, 1892.

Gardiner B. G. Charles Lyell and the importance of fossils // *Linnean*. 1998. Vol. 14, N 2. P. 10—19.

- Gardner E.** History of Biology. Minneapolis, 1960.
- Genetics, Paleontology and Evolution** / Eds G. Jepsen, E. Mayr, G. Simpson. New Haven; Princeton, 1949.
- Geoffroy Saint-Hilaire Is.** Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux etc. ou traite de teratologie. T. 3. Bruxelles, 1837.
- Geological implications** of impacts of large asteroids and comets on the Earth // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1982. N 190.
- Gertsen D.** The Classics of Science. A Study of Twelve Enduring Scientific Works. New York, 1984.
- Gershenowitz H.** Georg Gailord Simpson and Lamarck // Indian Journ. of Hist. of Sci. 1978. Vol. 13, N 1. P. 56—68.
- Geschichte der Biologie:** Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien / Hg. I. Jahn unter Mitwirkung von E. Krausse, R. Löther, H. Querner, I. Smidt u. K. Senglaub. Jena, 1998.
- Geschichte** der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft im Nationalismus. Bestandsaufnahme und Perspektiven der Forschung / Hg. D. Kaufmann. Göttingen. Bd 1—2. 2000.
- Ghiselin M.** The Triumph of the Darwinian Method. Berkeley, 1969.
- Ghiselin M.** The Individual in the Darwinian Revolution // New Lit. His. 1971. Vol. 3. P. 127—141.
- Ghiselin M.** Metaphysics and the Origin of Species. Albany; New York, 1997.
- Gillispie C. C.** Genesis and Geology. A Study in the Relations of Scientific Thought, Natural Theology and Social Opinion in Great Britain, 1790—1850. New York, 1951. 2nd ed. Cambridge; London, 1996.
- Gillispie C. C.** Lamarck and Darwin in the History of Science // Forerunners of Darwin. Baltimore. 1959. 1st ed.: 1967. 2nd ed. P. 265—291.
- Gilluly J.** Chronology of tectonic movements in the western United States // Amer. J. Sci. 1967. Vol. 265. P. 306—331.
- Gillespie C. C.** Charles Darwin and the Problem of Creation. Chicago, 1979.
- Gingerich P. D.** Stratigraphic record of early Eocene Hyopsodus and geometry of mammalian phylogeny // Nature. 1974. Vol. 248. P. 107—109.
- Gingerich P. D.** Paleontology and phylogeny: Patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals // Amer. J. Sci. 1976. Vol. 276. P. 1—28.
- Gingerich P. D.** Paleontology, phylogeny and classification: an example from the mammalian fossil record // Syst. Zool. 1980. Vol. 28, N 5. P. 451—464.
- Gingerich P. D.** Origin and evolution of species: evidence from the fossil record // Coll. Inter. CNRS. 1983. N 330. P. 125—130.
- Gingerich P. D.** Punctuated equilibria — where is the evidence // Syst. Zool. 1984. Vol. 33, N 3. P. 335—338.
- Global Bio-Events:** A Critical Approach / Ed. O. Walliser. Berlin, 1986.
- Godfrey L.** The flood of anti-evolutionism // Proc. Iowa Acad. Sci. 1982. Vol. 8, N 2. P. 59—61.
- Goldschmidt R.** A preliminary report on some genetics experiments concerning evolution // Amer. Natur. 1917. Vol. 52. P. 28—50.
- Goldschmidt R.** Some aspects of evolution // Science. 1933. Vol. 78. P. 539—547.
- Goldschmidt R.** Physiological genetics. New York, 1938.
- Goldschmidt R.** The Material Basis of Evolution. New Haven, 1940. 2nd ed. 1982.
- Goldschmidt R.** Evolution, as viewed by one geneticist // Amer. Sci. 1952a. Vol. 40, N 1. P. 84—98.
- Goldschmidt R.** Homoeotic mutants and evolution // Acta Biotheor. 1952b. Vol. 10. P. 87—104.
- Goldschmidt R.** Portraits from memory: Recollections of a zoologist. Seattle, 1956.
- Goldschmidt R.** In and Out of the Ivory Tower: The autobiography of Richard B. Goldschmidt. Seattle, 1960.
- Goldschmidt R.** Ecotype, ecospecies and macroevolution // Richard Goldschmidt, controversial geneticist and creative biologist: A critical review of his contributions. Basel; Boston; Stuttgart, 1980. P. 140—153.
- Golubovsky M. D.** Mutational process and macroevolution // Genetica. 1980. Vol. 52/53. P. 139—149.
- Goodwin B. C.** Development and evolution // J. Theor. Biol. 1982. Vol. 87. P. 43—55.
- Göppert H.** Die fossile Flora der Permischen Formation. Cassel, 1864—1865.
- Gothan W.** Lehrbuch der Paläobotanik. 1921. Bd 6.
- Gottschalk W.** Die Bedeutung der Genmutationen für die Evolution der Pflanzen // Fortschritte der Evolutionsforschung. Bd 6. Stuttgart, 1970. S. 187—196.
- Gould S. J.** Is uniformitarianism necessary? // Amer. J. Sci. 1965. Vol. 263. P. 223—238.
- Gould S. J.** An evolutionary microcosm. Pleistocene and recent history of the land snail P. (Poecilozonites) in Bermuda // Bull. Museum Compar. Zool. 1969. Vol. 138. P. 407—532.
- Gould S. J.** Evolutionary paleontology and the science of form // Earth Sci. Rev. 1970. Vol. 6. P. 77—119.
- Gould S. J.** Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size // Amer. Nat. 1971. Vol. 105. P. 113—136.
- Gould S. J.** Allometric fallacies and the evolution of Cryphaea // Evolutionary Biology. 1972. Vol. 6. P. 91—119.
- Gould S. J.** Paleontology plus ecology as palaeobiology // Theoretical Ecology. Principles and Applications. Oxford, 1976a. P. 218—236.
- Gould S. J.** Ladders, bushes and human evolution // Natur. Hist. 1976b. Vol. 85, N 4. P. 24—31.
- Gould S. J.** Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, Mass. 1977a.
- Gould S. J.** Ever Since Darwin. New York, 1977b.
- Gould S. J.** The return of hopeful monsters // Natur. Hist. 1977c. Vol. 86. P. 22—30.
- Gould S. J.** Episodic change versus gradualist dogma // Science and Nature, 1979a. N 2. P. 5—12
- Gould S. J.** A Darwinian paradox // Natur. Hist. 1979b. Vol. 88, N 1. P. 32—44.
- Gould S. J.** Darwin's middle road // Natur. Hist. 1979c. Vol. 88, N 10. P. 27—31.
- Gould S. J.** G. G. Simpson. Paleontology and modern Synthesis // The Evolutionary Synthesis. Cambridge, Mass.; London, 1980a. P. 153—172.
- Gould S. J.** The Hopeful Monster Revisited // The Panda's Thumb. New York, 1980b.
- Gould S. J.** Is a new and general theory of evolution emerging? // Paleobiology. 1980c. Vol. 6, N 2. P. 119—131.
- Gould S. J.** The promise of paleobiology as a nomothetic evolutionary discipline // Paleobiology. 1980d. Vol. 6, N 1. P. 96—108.

- Gould S. J.** The chance that shaped our end // *New Sci.* 1981. Vol. 89, N 1239. P. 347—349.
- Gould S. J.** The Uses of Heresy: An Introduction to Richard Goldschmidt's The Material Basis of Evolution // Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. New Haven, 1982a. P. I—XXV.
- Gould S. J.** Darwinism and the expansion of evolutionary theory // *Science*. 1982b. Vol. 216, N 4. P. 380—387.
- Gould S. J.** Punctuated equilibrium — a different way of seeing // *New Sci.* 1982c. Vol. 4, N 1301. P. 137—141.
- Gould S. J.** The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution // *Perspectives an evolution*. Sunderland, 1982d. P. 83—104.
- Gould S. J.** Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution // *Life Sci. Res. Rept.* 1982e. N 22. P. 333—346.
- Gould S. J.** Evolution and the triumph of homology, or why history matters // *Amer. Sci.* 1986. Vol. 74, N 1. P. 60—69.
- Gould S. J.** Time's arrow, time's cycle. Cambridge, 1987.
- Gould S. J.** Life's Grandeur: The Spread of Excellence from Plato to Darwin. London, 1996.
- Gould S. J., Eldredge N.** Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Paleobiology*. 1977. Vol. 3, N 2. P. 115—151.
- Gould S. J., Eldredge N.** Darwin's gradualism // *Syst. Zool.* 1983. Vol. 32, N 4. P. 444—445.
- Gould S. J., Lewontin R.** The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program // *Proc. Royal Soc. London. Ser. Biol. Sci.* 1979. Vol. 205, N 1161. P. 581—598.
- Gould S. J., Raup D. M., Sepkoski J. J., Schopf T. J. M., Simberloff D. S.** The shape of evolution: a comparison of real and random clades // *Paleobiology*. 1977. Vol. 3, N 1. P. 23—40.
- Grabau A. W.** Oscillation or pulsation // XVI Int. Geol. Cong. Reports (1933). 1936. Vol. 1. P. 539—552.
- Grant V.** The Origin of Adaptations. New York, 1963.
- Grant V.** Plant Speciation. New York, 1971.
- Grant V.** Punctuated equilibria: a critique // *Biol. Zbl.* 1982. Bd 101, N 2. S. 175—184.
- Grant V.** The synthetic theory strikes back // *Biol. Zbl.* 1983. Bd 102. S. 149—158.
- Gray A.** Natufal Selection not Inconsistent with Natural Theology. London, 1861.
- Gray A.** Darwiniana. New York, 1876.
- Gray A.** Darwiniana. Essays and Reviews Pertaining to Darwinism. Cambridge, 1963.
- Greene J. C.** The Death of Adam. Evolution and its Impact on Western Thought. Iowa City, 1959.
- Greene J. C.** The Kuhnian paradigm and Darwinian revolution in the natural history // *Perspectives in the History of Science and Technology*. Norman, 1971. P. 3—26.
- Greene J. C.** Debating Darwin. Adventures of a Scholar. Claremont, California, 1999.
- Greenwood P. H.** Species — flocks and explosive evolution // *The Evolving Biosphere*. Cambridge, 1981. P. 61—74.
- Gregorio M. Di.** The Dinosaur Connection: A Reinterpretation of T. H. Huxley's Evolutionary View // *J. Hist. Biol.* 1982. Vol. 397—418.
- Gross W.** Paläontologische Hypothesen zur Faktorenfragen der Deszendenzlehre // *Die Naturwissenschaften*. 1943. Bd 31. S. 237—245.
- Gruber J. W.** A Conscience in Conflict: the Life of St. George Jackson Mivart. New York, 1960.
- Guntau M.** Das Gesetz in den geologischen Wissenschaften // *Freiberger Forschungshefte*. R. D. 1965. Bd 51. S. 7—34.
- Günther K.** Zur Geschichte der Abstammungslehre // *Die Evolution der Organismen*. Stuttgart, 1967. Bd 1. S. 3—60.
- Gutmann W.** Die Evolution Hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung. Frankfurt am Main, 1989.
- Gutmann W., Bonik K.** Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinischen Dogmen. Hildesheim, 1981.
- Gutmann W., Voss T.** The desappearance of Darwinism — oder: Kritische Aufhebung des Strukturalismus // *Jb. für Geschichte und Theorie der Biologie*. Bd 2. Berlin, 1995. S. 195—216.
- Haber F. C.** The Age of the World, Moses to Darwin. Baltimore, 1959.
- Haeckel E.** Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Deszendenz-Theorie. Berlin, 1866. Bd 1—2.
- Haeckel E.** Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin, 1868.
- Haffer J.** Beiträge zoologischen Systematiker und einiger Genetiker zur Evolutionäre Synthese in Deutschland (1937—1950) // *Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930—1950*. Berlin, 1999. S. 121—150.
- Hallam A.** The Causes of mass extinction // *Nature*. 1984. Vol. 308. N 5961. P. 386—387.
- Hallam A.** End-Cretaceous mass extinction event: Argument terrestrial causation // *Science*. 1987. Vol. 238. P. 1237—1242.
- Hamilton W. D.** The genetical evolution of social behaviour // *J. Theor. Biol.* 1964. N. 1. P. 1—52.
- Hansen B. Bronn, Heinrich Georg** // *Dictionary of Scientific Biography*. New York, 1970. Vol. 2. P. 497—498.
- Harper C. W.** Origin of species in geologic time: alternatives to the Eldredge-Gould model // *Science*. 1975. Vol. 190. P. 47—48.
- Harris E.** Darwinism and God // *Int. Phil. Quart.* 1999. Vol. 39. P. 277—290.
- Hatfield C. B., Camp M. J.** Mass extinctions correlated with periodic galactic events // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 1970. Vol. 80. P. 911—914.
- Haug E.** Les géosinclinaux et les aires continentales // *Bull. Soc. géol. France*. Ser. 3. 1900. Vol. 28. P. 617—711.
- Haug E.** Traité de géologie. Paris, 1907. Vol. 1.
- Hayward J.** The creation/evolution controversy: An annotated bibliography. Lanham (Md); Pasadena (Calif.), 1998.
- Hayami I., Ozawa T.** Evolutionary models of lineage — zones // *Lethaia*. 1975. Vol. 8. P. 1—14.
- Heberer G.** Stammesgeschichte und Rassengeschichte des Menschen // *Jahres-kurse f. ärztliche Fortbildung*. 1939. Bd 30. S. 41—56.
- Heberer G.** Macro- und Microphylogenie // *Die Biologie*. 1942. N 11. S. 169—180.
- Heberer G. (Hg.).** Die Evolution der Organismen. Stuttgart, 1943a.

- Heberer G.** Vorwort des Herausgebers // Die Evolution der Organismen. 1943b. S. III—V.
- Heberer G.** Das Typenproblem in der Stammesgeschichte // Die Evolution der Organismen. Jena, 1943c. S. 545—587.
- Heberer G.** Übers // Simpson G. G. Zeitmasse und Ablaufformen der Evolution. Göttingen, 1951.
- Heberer G.** Zum Problem der additiven Typogenese // Systematics Today. Uppsala, 1958. P. 40—47.
- Heberer G.** Theorie der additiven Typogenese // Die Evolution der Organismen. Zweite Aufl. Stuttgart, 1960. Bd 2. S. 857—914; Dritte Aufl. 1974. Bd 3. S. 395—444.
- Hecht M.** The role of natural selection and evolutionary rates in origin of higher levels of organisation // Syst. Zool. 1965. Vol. 14, N 4. P. 301—317.
- Hecht M.** Morphological transformation, the fossil record and the mechanism of evolution // Evolutionary Biology. 1974. Vol. 7. P. 295—303.
- Hecht M., Hoffman A.** Why not neo-Darwinism? A critique of paleobiological challenges // Oxfords Surveys in Evolutionary Biology. New York, 1986. Vol. 3. P. 1—47.
- Hedgecoe A. M.** Transforming genes: Metaphors of information and language in modern genetics // Sci. Cult. 1999. Vol. 8, N 2. P. 209—229.
- Heer O.** Untersuchungen über das Klima und die Vegetationsverhältnisse des Tertiärlandes. Winterthur, 1860.
- Heer O.** Die Urwelt der Schweiz. Zürich, 1865.
- Heer O.** Flora fossilis arctica. Die fossile Flora der Polarländer. Zürich, 1868—1877. Bd 1—4.
- Henbest I.** Distribution of evolutionary explosions in geologic time // J. Paleont. 1952. Vol. 26. P. 298—318.
- Henning E.** Wesen und Wege der Paläontologie. Berlin, 1932.
- Henri T.** Alcide d'Orbigny (1802—1857) ou la progression des faunes // De la géologie à son histoire. Paris, 1997. P. 163—174.
- Herre W.** Zum Abstammungsproblem von Amphibien und Tylopeden sowie über Parallelbildung und zur Polyphylyfrage // Zool. Anz. 1964. Bd 173, R. 1. S. 66—91.
- Herre W.** Domestikation und Stammesgeschichte // Die Evolution der Organismen. Jena, 1943. S. 521—544; Dritte Aufl. Stuttgart. Bd 2. 1973.
- Herre W., Röhrs M.** Haustier zoologischen gesehen. Jena, 1973.
- Hitchcock E.** The Religion of Geology and Its Connected Sciences. Boston, 1859.
- Hodge M. J. S.** The universal gestation of nature: Chambers, Vestiges and Explanations // J. Hist. Biol. 1972. Vol. 5. P. 127—152.
- Hodge M. J. S.** The structure und strategy of Darwin's «long argument» // Brit. Journ. Hist. of Sci. 1977. Vol. 10. P. 237—246.
- Hodge M. J. S.** The development of Darwin's general biological theorizing // Evolution from Molecules to Men. Cambridge; London, 1983. P. 43—62.
- Hoernes R.** Das Aussterben der Arten und Gattungen sowie der grosser Gruppen des Tier und Pflanzenreich. Graz, 1911.
- Hoernes R.** Das Aussterben der Gattungen und Arten // Verhandlungen des XIII Intern. Zool. Kongr. zu Graz, vom 15—20 August 1910. Jena, 1912. S. 650—664.
- Hoff K. von.** Geschichte der durch Überlieferung nach gewiesenen natürliche Veränderung der Erdoberfläche. Gotha, 1822. Bd 1; 1824. Bd 2; 1834. Bd 3.
- Hofmeister W.** Handbuch der physiologischen Botanik. Leipzig, 1867. Bd 1.
- Hölder H.** Geologie und Paläontologie in Texten und ihrer Geschichte. Freiburg; München, 1960.
- Holton G.** The Scientific Imagination. Cambridge, 1998.
- Hooykaas R.** The parallel between the history of the Earth and the history of the animal world // Arch. Int. d'Hist. des Sci. 1957. Vol. 10. P. 3—18.
- Hooykaas R.** Natural Law and Divine Miracle. An Historical-Critical Study of Principle of Uniformity in Geology, Biology and Theology. Leiden, 1959.
- Hooykaas R.** Natuur en Geschiedenis // Meded. d. Konink. Nederland. Akad. Wetensch. 1966. Dell. 29. N 9. P. 1—75.
- Hopwood N.** Biology between university and proletariat: The making of a red professor // Hist. Sci. 1997. Vol. 35. P. 367—424.
- Hossfeld U.** Gerhard Heberer (1901—1973): Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert // Jb. für Geschichte und Theorie der Biologie. Suppl. 1. Berlin, 1997.
- Hossfeld U.** Die Entstehung der Moderne Synthese im deutschen Sprachraum // Welträtsel und Lebenswunder. Ernst Haeckel — Werk, Wirkung und Folgen. Linz, 1999. S. 185—228.
- Hsu K.** Terrestrial catastrophe caused by cometary impact at the end of the Cretaceous // Nature. 1980. Vol. 285, N 5762. P. 201—203.
- Hubbs C.** Reviews and Comments: The Material Basis of Evolution // Amer. Nat. 1941. Vol. 75. P. 272—277.
- Hull D.** Darwin and His Critics. Chicago; London, 1973.
- Hull D.** Ernst Mayr's Influence on the History and Philosophy of Biology: A personal memorie // Biology and Philosophy. 1994. Vol. 9, N 3. P. 375—386.
- Hundert Jahre Evolutionsforschung /** Hgs. G. Heberer, F. Schwanitz. Jena, 1960.
- Huxley J.** (ed.). The New Systematics. London, 1940.
- Huxley J.** Evolution. The Modern Synthesis. London, 1942.
- Huxley J.** The emergence of Darwinism // J. Linn. Soc. London. Ser. Zoology. 1958. Vol. 45. P. 1—14.
- Huxley J.** Memories. Vol. 1. London, 1970.
- Huxley J.** Memories. Vol. 2. London, 1973.
- Huxley L.** Life and Letters of Thomas Henry Huxley. London, 1900. Vol. 1—2.
- Huxley T. H.** Vestiges of the Natural History of Creation, 10th edition (1853) // Brit. and For. Med. Chirurg. Rev. 1854. Vol. 13. P. 332—343.
- Huxley T. H.** Criticism on «*The Origin of Species*» // Natur Hist. Rev. 1864. P. 177—193.
- Huxley T. H.** The reception of «*The Origin of Species*» // Darwin F. (ed.). Life and letters of Charles Darwin. London, 1887. Vol. 2. P. 179—204.
- Huxley T. H.** Geological reform // Collected essays. Discourses: Biological and Geological. London, 1908. Vol. 8. P. 305—339.
- Hyatt A.** On the parallelism between the different stages of life in the individual and those in the entire group of the molluscos order Tetrabranchiata // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1866—1867. Vol. 1. Part 1. P. 193—209.
- Hyatt A.** Genesis of the Arietidae. Washington, 1889.
- Hyatt A.** Phylogeny of an acquired characteristic // Proc. Amer. Philos. Soc. 1894. Vol. 32, N 143. P. 349—647.
- Hyatt A.** Cycle in the life of the individual (ontogeny) and the evolution of its own group (phylogeny) // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. 1897. Vol. 32, N 10. P. 209—224.

Irmscher Ch. The Poetics of Natural History. From John Bartam to William James. New Brunswick; New York, **1999**.

Issekutz-Wolsky M. de, Wolsky A. The Mechanism of Evolution: A New Look at Old Ideas. Basel; New York, **1974**.

Jaeger J. Equilibres punctues et gradualisme phyletique: un faux debat? // Colloq. Inter. CNRS. **1983**. N 330. P. 145—153.

Jaekel O. Über verschieden Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena, **1902**.

Jaekel O. Wege und Zeile der Palaontologie // Paläontol. Zs. **1914**. Bd 1, H. 1. S. 1—57.

Jahn I., Löther R., Senglaub K. Geschichte der Biologen. Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien. Jena, **1985**.

Jean-Baptiste Lamarck. 1744—1829 / Ed. G. Laurent. Paris, **1997**.

Jeppsen L. A possible mechanism in convergent evolution // Paleobiology. **1986**. Vol. 12. P. 80—88.

Jha S. On the duties of intellectuals to truth: The life and works chemist-philosopher Michael Polanyi // Sci. Context. **1998**. Vol. 11. P. 89—141.

Johannsen W. Über Erbligkeit in Populationen und reinen Linien. Jena, **1903**.

Johnson J. Occurrence of phyletic gradualism and punctuated equilibria through geological time // J. Paleontology. **1982**. Vol. 56, N 6. P. 1329—1331.

Jordy W. H. Henry Adams. Scientific Historian. New Haven, **1952**.

Junker T. Darwinismus und Botanik. Rezeption, Kritik und theoretischen Alternativen in Deutschland des 19. Jahrhunderts. Stuttgart, **1989**.

Junker T. Albert Wigands Genealogie der Urzellen und die Darwinische Revolution // Biol. Zbl. **1993**. Bd 112. S. 202—204.

Junker T. Darwinismus, Materialismus und die Revolution von 1848 in Deutschland. Zur Interaktion von Politik und Wissenschaft // Hist. Phil. Life Sci. **1995**. Vol. 17. P. 271—302.

Junker T. Eugenetik, Synthetische Theorie und Ethik: Der Fall Timofeeff-Ressovsky in internationalen Kontext // Ethik der Biowissenschaften. Berlin, **1998**. S. 7—40.

Junker T. Was war die Evolutionäre Synthese? Zur Geschichte eines umstrittenen Begriffes // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930—1950. Berlin, **1999**. S. 31—78.

Junker T., Richmond M. Charles Darwins Briefwechsel mit deutschen Naturforschern. Marburg, **1996**.

Junker T. Walther Zimmermann (1892—1980) // Darwin and CO. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd 2. München, **2001**. S. 275—295.

Junker T. George Gaylord Simpson (1902—1984) // Darwin and CO. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd 2. München, **2001**. S. 471—489.

Kaplan A. Darwin's the Origin of Species and the Modern concept of evolution // Texas J. Sci. **1955**. Vol. 7, N 4. P. 389—395.

Kaup J. Skizzierte Entwicklungsgeschichte und natürliches System der europäischen Tierwelt. Darmstadt, **1829**.

Kellog D. E. The role of phyletic change in the evolution of Pseudocubus vema (Radiolaria) // Paleobiology. **1975**. Vol. 1, N 4. P. 359—370.

Kellog D. E., Hays J. D. Microevolutionary patterns in Late Cenozoic Radiolaria // Paleobiology. **1975**. Vol. 1, N 2. P. 150—160.

Kellog V. L. Darwinism today. New York; London, **1907**.

Kemp T. S. Mammals-like Reptiles and the Origin of Mammals. London, **1982**.

Kidwell M. Hybrid disgenesis in *D. melanogaster*: nature and inheritance of P-element regulation // Genetics. **1985**. Vol. 47. P. 337—350.

Kimura M. The neutral theory of molecular evolution // *Scient. Amer.* **1979**. Vol. 241, N 5. P. 98—126.

King C. Catastrophism and evolution // *Amer. Natur.* **1877**. Vol. 11. P. 449—470.

King C. The age of the Earth // *Amer. Journ. of Sci.* **1893**. Vol. 145. P. 1—20.

King J. L. Genetic implication in the origin of higher levels of organization // *Syst. Zool.* **1965**. Vol. 14. P. 249—258.

King J. L., Jukes T. H. Non-Darwinian evolution // *Science.* **1969**. Vol. 164. N 3881. P. 788—798.

King M. C., Wilson A. C. Evolution at the levels humans and chimpanzees // *Science.* **1975**. Vol. 188. P. 107—116.

Kitts D. Paleontology and evolutionary theory // *Evolution.* **1974**. Vol. 28. P. 458—472.

Klaver J. Geology and Religious Sentiment: The Effect of Geological Discoveries on English Society and Literature between 1829—1859. Leiden; New York, **1997**.

Kohn D. Theories to work by rejected theories reproduction and Darwin path to natural selection // *Stud. Hist. Biol.* **1980**. Vol. 4. P. 67—170.

Kohn D. Darwin's principle of divergence as internal dialogue // *Darwinian Heritage.* Princeton; New Jersey, **1985**. P. 245—258.

Kohn D. The aesthetic construction of Darwin's theory // *The Elusive Synthesis: Aesthetics and Science.* Dordrecht, **1996**. P. 5—29.

Koken E. Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte. Leipzig, **1893**.

Koken E. Paläontologie und Deszendenzlehre. Jena, **1902**.

Kolchinsky E. I. Kurzbiographien einiger Begründer der Evolutionssynthese in Russland (1920—1940) // *Evolution von Darwin bis heute.* Berlin, **1999a**. S. 211—229.

Kolchinsky E. I. Ausgewählte Aspekte der Modernen Synthese im russischen Sprachraum zwischen 1920—1940 // *Evolution von Darwin bis heute.* Berlin, **1999b**. S. 197—210.

Kolchinsky E. I. D. N. Sobolev — Begründer der Ersten Konzeption des Synthetischen Neokatastrophismus // *Darwinismus und/als Ideologie.* Berlin, **2001a**. S. 168—178.

Kolchinsky E. I. Darwinismus und Marxismus in der Epochen des frühen Stalinismus // *Darwinismus und/als Ideologie.* Berlin, **2001b**. S. 157—166.

Kölliker A. V. Über die Darwinsche Schöpfungstheorie // *Zs. für wissenschaftliche Zoologie.* **1864**. Bd 14. S. 174—186.

Kölliker A. V. Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Pennatulidestammes, nebst allgemeinen Betrachtungen zur Deszendenzlehre. Frankfurt, **1872**.

Kölreuter J. Vorläufige Nachricht von einigen des Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Bd 1—4. Leipzig, **1761—1766**.

Korochkin L. Hopeful monsters and jumping genes // *Evolution Biologica.* **1993**. Vol. 7. P. 153—172.

Korschinsky S. I. Heterogenesis und Evolution // *Naturwissenschaftl. Wochenschrift.* **1899**. Bd 14, N 24. S. 273—278.

Korschinsky S. I. Heterogenesis und Evolution, ein Beitrag zur Entstehung der Arten // *Flora.* **1901**. Bd 89. S. 240—363.

Kowalevsky A. O. Embriologische Studien an Wurmern und Artropoden // *Mem. Acad. Sci. de St. Petersburg.* **1871**. Ser. 7. T. 16, N 12. P. 1—70.

Kowalevsky W. O. Monographie des Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere // *Paläontographica.* **1873—1874**. T. 22. Lief. 3—5. S. 131—346.

K-TEC Symposium. Cretaceous-Tertiary extinctions and possible terrestrial and extraterrestrial causes // Canada Nat. Mus. Sci. Sylloquis. **1977.** N 12. P. 1—163.

Kuhn O. Die Deszendenztheorie. Bamberg, **1947.**

Kühn-Schnyder E. Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung // Die Evolution der Organismen. Stuttgart, **1967.** Bd 1. S. 238—410.

Kühn-Schnyder E. Louis Agassiz als Paläontolog // Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. **1973.** Bd 89. S. 21—113.

Kurten B. Life and death of the pleistocene cave bear // Acta Zool. Fenn. **1958.** Vol. 95. P. 4—59.

Kurten B., Anderson E. Pleistocene mammals of North America. New York, **1980.**

Lack D. Population Studies of Birds. Oxford, **1966.**

Lamarck J.-B. Hydrogéologie. Paris, **1802.**

Lamarck J.-B. On the influence of circumstances on the action and habits of animals, and that of the action and habits of living bodies, as causes which modify the organization // Amer. Nat. **1888.** Vol. 22. P. 960—972, 1054—1066.

Lamprecht H. Die Entstehung der Arten und höherer Kategorien. Wien, **1966.**

Landman O. The inheritance of acquired characteristics // Ann. Rev. Gen. **1991.** Vol. 25. P. 1—20.

Lantry R. J., Dacey M. F., Mackensie F. T. Catastrophe theory: application to the Permian mass extinction // Geology. **1977.** N 5. P. 724—728.

Laubenfels M. Dinosaur extinctions one more hypothesis // J. Paleontol. **1956.** Vol. 30, N 1. P. 207—212.

Laurent G. Paléontologie et Évolution en France, 1800—1860: De Cuvier-Lamarck a' Darwin. Paris, **1987.**

Laporte L. E. George Gaylord Simpson: Paleontologist and Evolutionist. New York, **2000.**

Le Conte J. Lectures on Coal // Annual Report of Smithsonian Institution 1857. Washington, **1858.** P. 163—174.

Le Conte J. Religion and Science. New York, **1871.**

Le Conte J. On the critical periods in the history of the Earth and their relation to evolution: and on the Quaternary as such a period // Amer. Journ. Sci. **1877.** Vol. 114. P. 99—114.

Le Conte J. Man's place in nature // Princeton Rev. **1879.** Ser. 4. Vol. 2. P. 776—803.

Le Conte J. Evolution. Its Nature, Its Evidence and Its Relation to Religious Thought. New York, **1891.**

Lefèvre W. Jean Baptiste Lamarck (1744—1829). Berlin, **1999.**

Lerner I. M. Genetic Homeostasis. New York, **1954.**

Leroy P. M. D. L'évolution des espèces organiques. Paris, **1887.**

Lespérance P. J., Bertrand R. Population systematics of the Middle and Upper Ordovician trilobite *Crypholithus* from the St. Lawrence lowlands and adjacent areas of Quebec // J. Paleontol. **1976.** Vol. 50. P. 598—613.

Lessertisseur J. Darwinisme et paléontologie // Per gén sci. pures et appl. **1959.** Vol. 66, N 5—6. P. 153—160.

Levinton J. S. Charles Darwin and Darwinism // Bioscience. **1982.** Vol. 32, N 2. P. 495—500.

Levinton J. S. Genetics, Paleontology and Macroevolution. Cambridge: New York, **1988.**

Levinton J. S., Simon C. M. A critique of the punctuated equilibria model and implications for the detection of speciation in the fossil record // Syst. Zool. **1980.** Vol. 29, N 2. P. 130—142.

Lewin B. R. The science as a way of knowing — molecular evolution // Amer Zool. **1984.** Vol. 24, N 2. P. 451—464.

Lewin R. Evolutionary theory under fire // Science. **1980.** Vol. 210. P. 883—887.

Lewin R. Evolutionary history written in globin genes // Science. **1981.** Vol. 214. P. 426—429.

Lewin R. Adaptation can be a problem for evolutionists // Science. **1982.** Vol. 216. P. 1212—1213.

Lewis H. Experimental sympatric population of *Clarkia* // Amer. Nat. **1961.** Vol. 96, N 882. P. 155—168.

Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation // Evolution. **1962.** Vol. 16, N 3. P. 257—271.

Lewis H. Speciation in flowering plants // Science. **1966.** Vol. 152. P. 169—172.

Lewis H., Raven P. H. Rapid evolution in *Clarkia* // Evolution. **1958.** Vol. 12. P. 319—336.

Lewis H., Roberts M. R. The origin of *Clarkia lingulata* // Evolution. **1956.** Vol. 10. P. 319—336.

Lewontin R. C. Adaptation // Sci. Amer. **1978.** Vol. 239, N 3. P. 212—228.

Lewontin R. C. Theoretical populational genetics in the evolutionary synthesis // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge, **1980.** P. 58—68.

Lewontin R. C., Moore J., Provine W., Wallace B. (eds). Dobrzhansky's Genetics of Natural Population. I—XVIII. New York, **1981.**

Life, Letters and Journals of Sir Charles Lyell / Ed. K. M. Lyell. Vol. 2. London, **1881.**

Lindsay D. W. Punctuated equilibria and punctuated environment // Nature. **1982.** Vol. 296, N 5858. P. 611.

Liniger H. Über das Dinosauriersterben in der Provence // Leben und Umwelt. **1961.** Bd 18, N 2. S. 27—33.

Livingstone D., Noll M. B. B. Warfield (1851—1921). A biblical Innerrantist as Evolutionist // ISIS. **2000.** Vol. 91, N 2. P. 283—304.

Loper D. E., McCartney K. Mantle plumes and periodicity of magnetic field reversals // Geophys. Res. Lett. **1986.** Vol. 13. P. 1525—1528.

Löther R. Die Evolution der Evolution // Biologie in der Schule. **1978.** N 9. S. 353—358.

Lotsy J. Evolution by Means of Hybridization. Hague, **1916.**

Lovejoy A. O. The Great Chain of Being. Cambridge, **1957.**

Lovejoy A. O. The argument for organic evolution before *the Origin of Species*, 1830—1858 // Forerunners of Darwin, 1745—1859. Baltimore, **1959.** P. 356—414.

Lovelock J. E. Gaia. A New Look at Life on Earth. Oxford; New York, **1979.**

Lóvtrup S. Macroevolution and punctuated equilibria // Syst. Zool. **1981.** Vol. 30. P. 498—500.

Lóvtrup S. The four theories of evolution // Revista di biologia. **1982.** Vol. 75. P. 231—398.

Lubosch W. Die Akademiestreit zwischen Geolffroy St. Hiliare und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken // Biol. Zbl. **1918.** Bd 38. S. 357—384, 397—456.

Ludwig W. Die heutige Gestalt der Selektionstheorie // Hundert Jahre Evolutionsforschung. Stuttgart, **1960.** S. 81—98.

Lull R. S. Dinosaurien climatic response // Organic adaptation to environment. New York, **1924.** P. 225—279.

- Lurie E.** Louis Agassiz. A Life in Science. Chicago, 1960.
- Lurie E.** Editor's introduction // L. Agassiz. Essay on classification. Cambridge, 1962. P. 9—33.
- Lyll Ch.** Principles of Geology: Being an Attempt to Explain the Former Changes of the Earth's Surface by Reference to Causes Now in operation. London. Vol. 1. 1830; Vol. 2. 1832; Vol. 3. 1833.
- Lyll Ch.** The geological Evidence of the Antiquity of Man. London, 1863.
- Lyll Ch.** Sir Charles Lyell Journals on the Species Question. New Haven; London, 1970.
- Lyell:** The Past is Key to the Present / Eds D. Blundell, A. Scott. London, 1998.
- Lyons Sh.** The Origins of T. H. Huxley's Saltationismus: History in Darwins Shadow // J. Hist. Biol. 1995. Vol. 28, N 3. P. 463—464.
- MacArthur R.** Geographical Ecology. New York, 1972.
- MacArthur R., Wilson E.** The Theory of Island Biogeography. Princeton, 1967.
- Macracis K.** Surviving the Swastika. Scientific Research in Nazi Germany. New York, 1993.
- Maderson P., Albrect P., Goodwin B. et al.** The role of development in macro-evolutionary change. Group report // Life Sci. Res. Rep. 1982. N 22. P. 279—312.
- Maier W.** Morphologie, Phylogenie und Synthetische Theorie // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930—1950. Berlin, 1999. S. 293—309.
- Makurath J. H.** Evolution of Appalachian gypidulid brachiopods: a reply to Eldredge // Evolution. 1974. Vol. 28. P. 481—483.
- Makurath J. H., Anderson E. J.** Intra- and interspecies variation in gypidulid brachiopod // Evolution. 1973. Vol. 27. P. 303—310.
- Marshall H. T.** Ultra-violet and extinction // Amer. Nat. 1928. Vol. 62, N 670. P. 165—187.
- Matthew W. D.** Time ratios in the evolution of mammalian phyla: a contribution to the problem of the age of the Earth // Science. 1914. Vol. 40. P. 232—235.
- Matthew W. D.** The evolution of the horse: a record and its interpretation // Quart. Rev. Biol. 1926. N 1. P. 139—185.
- Matthew W. D.** Climate and Evolution. New York, 1950.
- Matthew W. D., Chubb S. H.** Evolution of the Horse // Amer. Mus. Nat. Hist. Guide leaflet. 1921. N 36.
- Matthey R.** Quelques reflexions sur le probleme de l'évolution // Scientia. 1954. Vol. 89, N 6. P. 200—202.
- Matthey R.** Les chromosomes des Cricetides Palaearctiques // Caryologia. 1960. Vol. 13. P. 199—223.
- Mayer A. G.** Alpheus Hyatt // Popular Science Month. 1911. February, N 78.
- Maynard Smith J.** Macroevolution // Nature. 1981. Vol. 289, N 5793. P. 13—14.
- Mayo O.** Natural Selection and Its Constrains. London, 1983.
- Mayr E.** Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of Zoologist. Cambridge, 1942; 2nd ed. with a New Introduction by the Author. 1999.
- Mayr E.** Change of genetic environment and evolution // Evolution as a Process. London, 1954. P. 57—188.
- Mayr E.** Agassiz, Darwin and evolution // Harvard Library Bull. 1959. Vol. 13. P. 165—194.
- Mayr E.** Animal Species and Evolution. Cambridge, 1963.
- Mayr E.** Lamarck revisited // J. Hist. Biol. 1972. Vol. 5. P. 222—250.
- Mayr E.** Evolution and the Diversity of Life. Cambridge, 1976.
- Mayr E.** Prologue: Some Thoughts on the History of Evolutionary Synthesis // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge; London, 1980a. P. 1—48.
- Mayr E.** Simpson G. G. // The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge, Mass.; London, 1980b. P. 452—461.
- Mayr E.** The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance. Cambridge, Mass.; London, 1982a.
- Mayr E.** Speciation and macroevolution // Evolution. 1982b. Vol. 36, N 6. P. 1119—1132.
- Mayr E.** Questions concerning speciation // Nature. 1982c. Vol. 296, N 5858. P. 609.
- Mayr E.** Adaptation and selection // Biol. Zbl. 1982d. Bd 101, Hf. 2. S. 161—174.
- Mayr E.** Darwin, intellectual revolutionary // Evolution from Molecules to Man. Cambridge, 1983. P. 23—41.
- Mayr E.** Speciational evolution or punctuated equilibria // J. of Social and Biological Structures. 1989. Vol. 12. P. 137—158.
- Mayr E.** ...und Darwin hat doch recht. Charles Darwin, seine Lehre und die moderne Evolutionsbiologie. München; Zürich, 1995.
- Mayr E.** Goldschmidt and the evolutionary synthesis: A response // J. Hist. Biol. 1997. Vol. 30, N 1. P. 31—33.
- Mayr E.** This is Biology. The Science of the Living World. Cambridge, Mass.; London, 1998.
- McClintock B.** Chromosome organization and genetic expression // Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 1951. Vol. 16. P. 13—47.
- McClintock B.** Controlling elements and the gene // Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 1956. Vol. 21. P. 197—216.
- McClintock B.** Mechanism that rapidly reorganize genome // Stadler Symp. 1978. Vol. 10. P. 25—48.
- McClintock B.** The significance of responses of the genome to challenge // Science. 1984. Vol. 226. P. 792—801.
- McKinney H. L.** Alfred Russel Wallace and the Discovery of Natural Selection // J. Hist. Med. 1966. Vol. 21. P. 333—357.
- Measther M., Bunge M.** Foundations of Biophilosophie. Berlin, 1997.
- Medizin, Naturwissenschaft, Technik** und Nationalsozialismus. Kontinuitäten und Diskontinuitäten / Hgs. Ch. Meinel, P. Voswinkel. Stuttgart, 1994.
- Meehan T.** Getting right on the record // Popular Sci. Month. 1876. Vol. 10. P. 102—103.
- Mertens R.** «Die Typostrophen-Lehre» in Lichte der Darwinismus // Aufsätze und Reden Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. 1947. N 2. S. 1—31.
- Meyen S.** Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. 1973. Vol. 39, N 3. P. 205—260.
- Miller M. A.** Freud and the Bolsheviks or Psychoanalysis in Imperial Russia and the Soviet Union. New Hawen, 1998.
- Miller H.** The Old Red Sandstone, a New Walks in an Old Field. Edinburgh, 1841.
- Miller H.** Footprints of the Creator, or the Asterolepis of Stromness. Edinburgh, 1847.

Millhauser M. Just before Darwin. Robert Chambers and «Vestiges». Middletown, Conn., 1959.

Mivart St. G. L. On the Genesis of Species. London, 1871.

Mivart St. G. L. Contemporary evolution. London, 1876.

Moore J. R. The Post-Darwinian Controversies: A Study of the Protestant Struggle to Come to Terms with Darwin in Great Britain and America, 1870—1900. Cambridge, 1979.

Morgan T. H. A Critique of the Theory of Evolution. Princeton, 1916.

Mörner N. A. Low sea levels, droughts and mammalian extinction // *Nature*. 1978. Vol. 271. P. 738—739.

Morris H. The Scientific Case of Creation. San Diego, 1977.

Morris P. Louis Agassiz's arguments against Darwinism in his additions to the French translation of the Essay on Classification // *J. Hist. Biol.* 1997. Vol. 30. P. 121—134.

Müller A. Der Grossablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung. Jena, 1955.

Müntzing A. Über Chromosomenvermehrung in *Caleopsis* Kreuzungen // *Hereditas*. 1930. Vol. 14. P. 153—172.

Müntzing A. Cytogenetic investigations on synthesis *Galeopsis tetrahit* // *Hereditas*. 1932. Vol. 16. P. 105—154.

Murchison R. I. Siluria. The History the Oldest Known Rocks Containing Organic Remains, With a Brief Sketch of the Distribution of Gold over the Earth. London, 1854.

Naef A. Idealistische Morphologie und Phylogenie (Zur Methodik der systematischen Morphologie). Jena, 1919.

Naef A. Allgemeine Morphologie. 1. Die Gestalt als Begriff und Idee (Diagnostik und Typologie der Organischen Formen) // *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Jena, 1931. Bd 1. S. 77—118.

Nägeli C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München, 1884.

Nelson G. Evolutionary confusion // *Science*. 1981. Vol. 212, N 4490. P. 6.

Neumayr I. M. Die Stämme des Tierreiches. Wien, 1889. Bd 1.

Newell N. Catastrophism and the fossil record // *Evolution*. 1956. Vol. 10, N 1. P. 97—101.

Newell N. Crises in the history of life // *Sci. Amer.* 1963. Vol. 208, N 2. P. 76—92.

Newell N. Revolutions in the history of life // *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*. 1967. Vol. 89. P. 63—91.

Newell N. The evolution of reefs // *Sci. Amer.* 1972. Vol. 226, N 6. P. 54—65.

Nordenskiöld E. Die Geschichte der Biologie. Jena, 1926.

Novacek M. J., Norell M. A. Fossils, phylogeny and taxonomic rates of evolution // *Syst. Zool.* 1982. Vol. 31, N 4. P. 366—375.

Numbers R. The Creationists. New York, 1992.

Numbers R. Darwinism Comes to America. Cambridge; London, 1998.

O'Brien Ch. F. Sir William Dawson: A Life in Science and Religion. Philadelphia, 1971.

Officer C. B., Drake C. L. The Cretaceous-Tertiary transition // *Science*. 1983. Vol. 219. P. 1383—1390.

Officer C. B., Drake C. L. Terminal Cretaceous environmental events // *Science*. 1985. Vol. 227. P. 1161—1167.

O'Grady R. T. Nonequilibrium evolution and ontogeny // *Syst. Zool.* 1982. Vol. 31, N 4. P. 503—511.

Oldroyd D. How did Darwin arrive at his theory? The secondary literature // *Hist. Sci.* 1984. Vol. 22. Pt 4. P. 325—374.

Oldroyd D. Thinking about the Earth: A History of Ideas in Geology. Cambridge, 1996.

Olson E. C. Macroevolution conference // *Science*. 1981. Vol. 211, N 4484. P. 773—774.

Oosterzee P. Where Worlds Collide: The Wallace Line. New York; London, 1997.

Orel V. Gregor Mendel. The First Geneticist. Oxford; New York, 1996.

Orlov S. A., Kolchinsky E. I. K. E. Baer and the 19th century neocatastrophism // *Folia Baeriana*. Bd VI. Baer and Modern Biology. Tarty, 1993. P. 77—82.

Orzack S. H. The modern synthesis is partly right // *Paleobiology*. 1981. Vol. 7, N 1. P. 128—130.

Osborn H. F. From the Greeks to Darwin. New York, 1894; 2nd ed. 1929.

Osborn H. F. The present problems of paleontology // *Congr. of Arts and Science, Universal Exposition*. St. Lois, 1904. Vol. 4.

Osborn H. F. The Age of Mammals in Europe, Asia and North America. New York, 1910.

Osborn H. F. Darwin's theory of evolution by the selection of minor saltation // *Amer. Natur.* 1912. Vol. 26, N 542. P. 185—216, 249—278.

Osborn H. F. The Origin and Evolution of Life on the Theory of Action, Reaction and Interaction of Energy. London, 1918.

Osborn H. F. The Tithanotheres of Ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. *US Geol. Surv. Monogr.* 55. 1929. Vol. 1—2.

Osborn H. F. The nine principles of evolution revealed by paleontology // *Amer. Natur.* 1932. Vol. 46, N 702. P. 52—60.

Osborn H. F. Aristogenesis, the creative principle in the origin of species // *Amer. Natur.* 1934. Vol. 48, N 716. P. 193—235.

Osche G. Evolution. Wien, 1972.

Osopvat D. The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology and Natural Selection, 1838—1859. Cambridge, 1981.

Oster G., Alberch P. Evolution and bifurcation of developmental programs // *Evolution*. 1982. Vol. 36, N 3. P. 444—459.

Owen R. On the Nature of Limbs. London, 1849.

Owen R. Palaeontology: or a Systematic Study of Extinct Animals and Their Geological Relations. Edinburgh, 1860.

Owen R. The Anatomy of Vertebrates. London, 1866. Vol. 1.

Owen R. The Anatomy of Vertebrates. London, 1868. Vol. 3.

Owen Rev. R. The Life of Richard Owen. London, 1894. Vol. 1.

Oxnard C. E. Uniqueness and Diversity in Human Evolution. Chicago, 1975.

Packard A. S. A half-century of evolution with special reference to the effects of geological changes on animal life // *Amer. Natur.* 1898. Vol. 32. P. 673—674.

Packard A. S. Lamarck, the Founder of Evolution: His Life and Work. New York, 1901.

Paley W. Natural Theology: or Evidences of Existence and Attributes of the Deity Collected from Appearance of Nature. London, 1802. Vol. 1.

Pallas P. S. Observations sur la formation des montagnes et sur les changements arrivés au globe, particulièrement à l'égard de l'empire russe // *Acta Academiae Scientiarum Imp. Petropolitanae* (1777). 1778. T. 1, Pars 1. P. 21—64.

- Pallas P. S.** Memoires sur la variation des animaux; premiere partie, lue al' Assemblée publique du 19 Septembre // *Acta Academiae Scientiarum Imp. Petropolitanae*. 1784. Pars 2. P. 69—102.
- Palmer T.** Catastrophism and Evolution // *Chronology and Catastrophism Review*. 1985. Vol. 7-A.
- Palmer T.** Controversy. Catastrophism and Evolution: The Ongoing Debate. New York, 1988.
- Palmer T.** Catastrophism, Neocatastrophism and Evolution. Nottingham, 1998.
- Paradise J. G.** T. H. Huxley: Man's place in nature. Lincoln, 1978.
- Parsons P.** Adaptive strategies of colonizing animal species // *Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc.* 1982. Vol. 52, N 1. P. 117—148.
- Patterns of Change in Earth Evolution.** Berlin, 1982.
- Patterns and Processes in the History of Life /** Eds D. Raup, D. Jablonski. Berlin, 1986.
- Patterson C.** Agassiz, Darwin, Huxley, and the fossil record of Teleost fishes // *Bull. British. Mus. Nat. Hist. Geol.* 1981a. Vol. 35. P. 213—224.
- Patterson C.** Significance of fossil in determining evolutionary relationships // *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 1981b. Vol. 12. P. 195—223.
- Paul D.** The Politics of Heredity: Essays on Eugenics, Biomedicine and the Nature-Nurture Debate (Philosophy and Biology). Albane, 1998.
- Paul D., Falk R.** Scientific responsibility and political context: The case of genetics under the Swastika // *Biology and the Foundation of Ethics*. Cambridge, 1999. P. 257—275.
- Pavlov A. P.** Le Crétacé inférieur de la Russie et sa faune // *Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou*, 1901. T. 16 (21), Liv. 3. P. 1—87.
- Peckham M.** (ed.). The Origin of Species by Charles Darwin: A variorum text. Philadelphia, 1959.
- Pennock R.** Moral Darwinism: Ethical Evidence for Descent of Man // *Biology and Philosophy*. 1995. Vol. 10. P. 287—307.
- Penny D.** Charles Darwin. gradualism and punctuated equilibria // *Syst. Zool.* 1983. Vol. 2. P. 72—74.
- Penny D.** How «gradual»? // *Nature*. 1984. Vol. 307, N 5946. P. 8.
- Penny D.** Two hypothesis on Darwin's gradualism // *Syst. Zool.* 1985. Vol. 34, N 2. P. 201—205.
- Persons S.** American Minds, a History of Ideas. New York, 1958.
- Persons S.** Evolution and theology in America // *Evolutionary Thought in America*. New York, 1968. P. 422—453.
- Peters G.** Der Beitrag der sowjetischen Wissenschaft zum Ausbau der modernen Evolutionstheorie // *Urania-Heft. Section Biologie*. 1985. S. 2—13.
- Petry D.** The pattern of phyletic speciation // *Paleobiology*. 1982. Vol. 8, N 1 P. 56—66.
- Pfeifer E. J.** «The genesis of American neo-lamarckism» // *ISIS*. 1965. Vol. 56. P. 156—157.
- Phantome und Phantasmen in der neuzeitlichen Naturgeschichte /** Hg. H.-K. Schmutz, 1997.
- Philosophy and Biology /** Ed. D. Hull, M. Ruse. Oxford; New York, 1998.
- Pictet F.** On The Origin of Species by Charles Darwin // *Archives des sciences de la bibliothèque universelle*. 1860. Vol. 3. P. 231—247.
- Pilbeam D. R.** Middle Pleistocene hominids // *After the Australopithecines*. Hague, 1975. P. 809—856.
- Pilbeam D. R.** The Descent of Hominoids and Hominids // *Sci. Amer.* 1984. Vol. 250, N 3. P. 84—97.
- Popper K.** The Open Society an Its Enemies. London, 1950. Vol. 1.
- Potonie R.** Vom Wesen der Geschichte der Geologie // *Geol. Jahrb.* 1957. Bd 74. H. 1. S. 17—30.
- Proctor R.** The Nazi War on Cancer. Princeton; New York, 1999.
- Provine W. B.** The Origin of Theoretical Population Genetics. Chicago, 1971.
- Provine W. B.** Influence of Darwin's ideas on the study of evolution // *Bio-science*. 1982. Vol. 32, N 2. P. 501—506.
- Provine W.** Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago; London, 1986.
- Pyne K.** Art and the Higher Life: Painting and Evolutionary Thought in the Late Nineteenth-Centure America. Austun, 1996.
- Rada R.** Evolution and gradualness // *Biosystems*. 1981. Vol. 14, N 2. P. 211—218.
- Radick G.** Two Explanations of Evolutionary Progress // *Biology and Phylo-sophy*. 2000. Vol. 15, N 4. P. 475—491.
- Radl E.** Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit. Bd 1, 2. Leipzig. 1907—1908.
- Raup D. M.** Geometric analysis of shell coiling: general problems // *J. Paleontol.* 1966. Vol. 40. P. 1178—1190.
- Raup D.** The Nemesis Affair: A Story of the Death of Dinosaurs and the Ways of Biology. New York, 1986.
- Raup D. M., Gould S. J., Schopf T. J. M., Simberloff D. S.** Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity // *J. Geol.* 1973. Vol. 81. P. 525—542.
- Raup D. M., Sepkoski J. J.** Mass extinctions in the marine fossil record // *Science*. 1982. Vol. 215. P. 1501—1503.
- Raup D. M., Sepkoski J. J.** Periodicity of extinctions in the geological past // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1984. Vol. 81. P. 801—805.
- Raup D., Sepkoski J.** Periodic extinction of families and genera // *Science*, 1986. Vol. 231. P. 833—836.
- Raup D., Sepkoski J.** Testing for periodicity of extinction // *Science*, 1988. Vol. 241. P. 94—96.
- Reich O.** Karl Ernst Adolf v. Hoff, der Bahnbrecher moderner Geologie. Eine wissenschaftliche Biographie. Leipzig, 1905.
- Reid R.** Evolutionary Theory: The Unfinished Synthesis. New York, 1985.
- Reif W. E.** Evolutionary theory in German paleontology // *Dimensions of Darwinism*. Cambridge, 1983. P. 173—203.
- Reif W. E.** The search for a macroevolutionary theory in German paleontology // *J. Hist. Biol.* 1986. Vol. 19, N 1. P. 79—130.
- Reif W. E.** Adolf Naefs Idealistische Morphologie und das Paradigma typologischer Makroevolutionstheorien // *Ethik der Biowissenschaften*. Berlin, 1998. S. 411—424.
- Reif W. E.** Deutschsprachige Paläontologie im Spannungsfeld zwischen Macroevolutionstheorie und Neo-Darwinismus (1920—1950) // *Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930—1950*. Berlin, 1999. S. 151—188.
- Remane A.** Die Grundlagen der Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, 1952.
- Remane A.** Das Problem Monophylie-Polyphyilie mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Tetrapoden // *Zool. Anz*. 1964. Bd 173, H. 1. S. 22—49.

Rensch B. Klimatische Auslese von Grossenvarianten // Archiv für Naturgeschichte. 1939a. N 8. S. 89—129.

Rensch B. Typen der Artbildung // Biol. Rev. 1939b. Bd 14. S. 180—222.

Rensch B. Die paläontologischen Evolutionsregeln in Zoologischer Betrachtung // Biologia Generalis. 1943. Bd 17, H. 1. S. 1—55.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart, 1947; Zweite Aufl. 1954.

Rensch B. Lebensweg eines Biologen in einem turbulenten Jahrhundert. Stuttgart: New York, 1979.

Reyment R. A. Analysis of a generic level transition in Cretaceous ammonites // Evolution. 1975. Vol. 28. P. 665—676.

Rheinberger H. J. When did Carl Correns read Gregor Mendel's paper? Research note // ISIS. 1995. Vol. 86, N 4. P. 612—616.

Rhodes F. H. Gradualism, punctuated equilibria and the origin of species // Nature. 1983. Vol. 305. P. 269—272.

Richards R. A. Darwin and inefficacy of artificial selection // Stud. Hist. Phil. Sci. 1997. Vol. 28. P. 75—97.

Richards R. J. Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior. Chicago, 1987.

Richards R. J. The theological foundations of Darwin's theory of evolution // Experiencing nature. Dordrecht, 1997.

Riedl R. Die Ordnung des Lebendigen: Systemsbedingungen der Evolution. Hamburg, 1975.

Riedl R. A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena // Quart. Rev. Biol. 1977. Vol. 52, N 4. P. 351—370.

Riedl R. Order in living organisms. New York, 1978.

Ridley M. The Explanation of Organic Diversity. Oxford, 1983.

Ridley M. Evolution. Cambridge, 1996.

Rieppel O. Louis Agassiz (1807—1873) and the reality of natural groups // Biology and Philosophy. 1988. Vol. 3, N 1. P. 29—47.

Riess J. Charles Darwin und die Evolutionstheorie // Darwin und Darwinismus. Eine Ausstellung zur Kultur- und Naturgeschichte. Berlin, 1994. S. 66—73.

Robinson R. A., Sprinkle J. Ctenocystoidea: a new class of primitive echinoderms // Science. 1969. Vol. 166. P. 1512—1514.

Rogers J. Die Aufnahme von Darwins «Origin of Species» durch russische Gelehrte // ISIS. 1963. Vol. 54, N 2. P. 484—498.

Romer A. S. Vertebrate paleontology. Chicago; London, 1966.

Rosa D. La riduzione progressiva della variabilità e i suoi rapporti coll'estinzione e coll'origine delle specie. Torino, 1899.

Rose M. R., Doolittle W. F. Molecular biological mechanism of speciation // Science. 1983. Vol. 220. P. 157—162.

Rothe H. Morphologisch-entwicklungsgeschichte Analyse einer sich variabel manifestierenden Mutationen von *Antirrhinum majus* L. // Zs. f. Vererbgs. 1951. Bd 84. S. 74—89.

Rothpletz A. Über die Möglichkeit den Gegensatz zwischen Kontraktions — und Expansionsstheorie aufzuheben // Sitz.-Berich. Bayer Akad. Wiss. theor. Math.-Phys. Kl. 1903. Bd 32. S. 311—325.

Roughgarden J. Possibilities of paleontology // Science. 1973. Vol. 179. P. 1225.

Rudwick M. The inference of function from structure in fossils // Brit. J. Phil. Sci. 1964. Vol. 15. P. 27—40.

Rudwick M. Georges Cuvier, Fossil Bones and Geological Catastrophes: New Translation and Interpretations of the Primary Texts. Chicago; London, 1997a.

Rudwick M. Smith, Cuvier et Brongniart, et la reconstruction de la géohistoire // De la géologie à son histoire. Paris, 1997b. P. 119—128

Rupke N. Richard Owen. Victorian Naturalist. London; New Hawen, 1994.

Rupke N. Richard Owen (1804—1892). London, 1998.

Ruse M. The Darwinian Revolution. Chicago, 1981.

Ruse M. From Monad to Man: The Concept of Progress in Evolutionary Biology. Cambridge; London, 1996.

Ruse M. Mystery of Mysteries: Is Evolution a Social Construction? Cambridge; London, 1999.

Russel D. The biotic crisis at the end of the Crataceous period. Cretaceous-Tertiary Extinctions and Possible Terrestrial and Extraterrestrial Causes // Syllog. Nat. Mus. Natur. Sci. 1977. N 12. P. 11—24.

Russel E. Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology. London, 1916.

Ryder J. A. The gemmule vs. the plastidule as the ultimate physical unit of living matter // Amer. Nat. 1879. Vol. 13. P. 12—20.

Salomon W. Tode der Landschaften und der Gang der Erdgeschichte // Sitzber. Heidelberger Akad. Wiss. math.-naturwiss. 1918. Abt. 1. S. 1—150.

Salmi M. Additional information on the findings in the Mylodon cave at Ultima Esperanza // Acta geogr. (Suomi). 1955. Vol. 14. P. 314—333.

Sapp J. Evolution by Association. History of Simbiosis. New York; Oxford, 1994.

Sapp J. The Evolution of Complexity // Hist. Phil. Life Sci. 1999. Vol. 21. N 2. P. 215—226.

Savage P. J. C., Williamson P. G. The early history of the Turkana depression // Spec. Publ. Geol. Soc. London, 1978. N 6. P. 392—394.

Schaeffer B. The role of experimentation in the origin of higher levels organisation // Syst. Zool. 1965. Vol. 14, N 4. P. 318—336.

Schindewolf O. H. Über die Siphonalbildung der Ammonoidea // Sitzber. Gesellsch. zur Förderung der gesamten Naturwiss. Marburg, 1920. H. 2. S. 32—42.

Schindewolf O. H. Entwurf einer Systematik der Perisephincton // Neues Jb. Miner. 1925. Bd 52. S. 309—343.

Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoitenlinie. Abhandl. der preuss. geol. Landesanst., n. F. 115. Berlin, 1929.

Schindewolf O. H. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin, 1936.

Schindewolf O. H. Grundfragen und Methoden der paläontologischen Chronologie. Berlin, 1944.

Schindewolf O. H. Wesen und Geschichte der Paläontologie. Berlin, 1948.

Schindewolf O. H. Grundlagen der Paläontologie. Stuttgart, 1950.

Schindewolf O. H. Über die möglichen Ursachen als grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte // Neues Jb. f. Geol. und Paläontol. 1954. H. 10. S. 457—464.

Schindewolf O. H. Zur Aussprache über die grossen Erdgeschichtlichen Faunenschnitte und ihre Verursachung // Neues Jb. f. Geol. und Paläontol. 1958. H. 6. S. 270—279.

Schindewolf O. H. Neokatastrophismus // Zs. Deutsch. Geol. Gesell. **1963**. Bd 114, T. 2. S. 430—455.

Schindewolf O. H. Erdgeschichte und Weltgeschichte // Abhandl. Akad. Wiss. und Lit. math.-nat. Kl. **1964**. H. 3. S. 137—238.

Schindewolf O. H. Über den «Typus» im morphologischer und phylogenetischer Biologie. Mainz; Wiesbaden, **1969**.

Schmidt H. Geschichte der Entwicklungslehre. Leipzig, **1918**.

Schopenhauer A. Parerga und Paralipomena. Berlin, **1851**. Bd 2.

Schmitz S. Barbara McClintock (1902—1992) // Darwin and CO. Eine Geschichte der Biologie in Portraits. Bd 2. München, **2001**. S. 490—509.

Schopf T. J. M. Steady-state vs empirical views of biological history // Science. **1974a**. Vol. 183. P. 945—946.

Schopf T. J. M. Permo-Triassic extinction: relations to sea-floor spreading // J. Geol. **1974b**. Vol. 82. P. 129—143.

Schopf T. J. M. Punctuated equilibrium and evolutionary stasis // Paleobiology. **1981**. Vol. 7, N 2. P. 156—166.

Schopf T. J. M. A critical assessment of punctuated equilibria. I. Duration of taxa // Evolution. **1982**. Vol. 36, N 6. P. 1144—1157.

Schopf T. J. M. Summary of a critical assessment of punctuated equilibria // Colloq. Inter. CNRS. **1983**. N 330. P. 51—54.

Schwanitz F. Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen // Die Evolution der Organismen. **1943**. 1. Hsg. S. 430—478; Zweite Aufl. **1959**. Bd 2. S. 1—159; Dritte Aufl. **1974**. Bd 3. S. 9—189.

Schwartz J. Sudden Origins: Fossils, Genes and Emergence of Species. New York; Chishester, **1999**.

Science and Society / Eds J. Birk, E. I. Kolchinsky. SPb., **2000**.

Science as Practice and Culture / Ed. A. Pickerling. Chicago; London, **1992**.

Scoon R. The rise and impact of evolutionary ideas // Evolutionary Thought in America. New York, **1968**. P. 4—42.

Scott D. Studies in Fossil Botany. London, **1923**.

Scott G. H. Foraminiferal biostratigraphy and evolutionary models // Syst. Zool. **1976**. Vol. 25. P. 78—80.

Scott W. B. On variation and mutation // Amer. J. Sci. **1894**. Vol. 48, N 287. P. 355—374.

Scott W. B. The History of Land Mammals in the Western Hemisphere. New York, **1913**.

Scudo F. Darwin, Darwinian theories and Punctuated Equilibria // Syst. Zool. **1985**. Vol. 34, N 2. P. 239—242.

Sedgwick A. Address to the Geological Society, delivered on the evening of the anniversary // Proc. Geol. Soc. London. **1831**. Vol. 1. P. 281—316.

Sedgwick A. [Review] of Vestiges of Natural History of Creation // Edinburgh. Rev. **1845**. Vol. 82. P. 1—45.

Sedgwick A. A Discourse on the Studies of the University of Cambridge. London, **1851**.

Sedgwick A. Objections to Mr. Darwin's theory of the origin species // Spectator. **1860**. March 24. P. 285—286; April 7. P. 334—335.

Seidlitz G. Die Darwinische Theorie. Elf Vorlesungen über die Entstehung der Tiere und Pflanzen durch Naturzüchtung. Dorpat, **1875**.

Seilacher A. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie // Lethaia. **1970**. Vol. 3. P. 393—396.

Seilacher A. Divercate patterns in pelecopod shells // Lethaia. **1972**. Vol. 5. P. 325—343.

Sepkoski J. J. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity // Paleobiology. **1979**. N 5. P. 222—251.

Sepkoski J. Global Bioevents and the Question of periodicity // Lecture Notes Earth Sciences. **1986**. Vol. 8. P. 47—61.

Seward A. C. Fossil Plants. Cambridge. **1898**. Vol. 1; 1910. Vol. 2; 1917. Vol. 3; **1919**. Vol. 4.

Shaw H. Craters, Cosmos and Chronicles. A New Theory of Earth. Stanford, **1995**.

Simberloff D. S. Equilibrium theory of island biogeography and ecology // Ann. Rev. Ecol. Syst. **1974a**. Vol. 5. P. 161—182.

Simberloff D. S. Permo-Triassic extinctions: effects of area on biotic equilibrium // Journ. Geol. **1974b**. Vol. 82. P. 267—274.

Simpson G. G. Affinities of the Polydolopidae // Amer. Mus. Novitates. **1928**. N 323.

Simpson G. G. American Mesozoic Mammalia. New Haven, **1929a**.

Simpson G. G. The dentition of Ornithorhynchus as evidence of its affinities // Amer. Mus. Novitates. **1929b**. N 390.

Simpson G. G. Gensu of Paleocene Mammals // Amer. Mus. Novitates. **1936**. N 848.

Simpson G. G. Patterns of Phyletic evolution // Bull. Geol. Soc. Amer. **1937a**. Vol. 48. P. 303—314.

Simpson G. G. Supra-specific variation in nature from view-point of paleontologist // Amer. Natur. **1937b**. Vol. 71. P. 236—267.

Simpson G. G. Tempo and Mode of Evolution. New York, **1944**.

Simpson G. G. The Meaning of Evolution. New Haven, **1949**.

Simpson G. G. Horse. The History of the Horse Family in the Modern World and Thought Sixty Million Years of Evolution. New York, **1951**.

Simpson G. G. The Major Features of Evolution. New York, **1953**.

Simpson G. G. Mesozoic Mammals and the polyphyletic origin of Mammals // Evolution. **1959**. Vol. 13, N 3. P. 405—414.

Simpson G. G. Principles of Animal Taxonomy. New York, **1961**.

Simpson G. G. Historical science // The Fabric of Geology. London, **1963**. P. 24—48.

Simpson G. G. This View of Life. New York, **1964**.

Simpson G. G. Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory and method in geohistory and biohistory // Essays in Evolution and Genetics in Honor of Th. Dobzhansky. New York, **1970**. P. 44—90.

Simpson G. G. «The complete paleontologist»? // Ann. Rev. Earth. Sci. **1976**. Vol. 4. P. 1—13.

Simpson G. G. Concession to the Improbable. An Unconventional Autobiography. New Haven, **1978**.

Simpson G. G. Fossils and the History of Life. San Francisco, **1983**.

Simpson G. G. Introduction: Forty years later // Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. New York, **1984**. P. 13—26.

Smith A. An Inquiry into Nature and the Cause of the Wealth of Nations. London, **1776**.

Smith C. Owen and Huxley: Unfinished business // Endeavour. **1998**. Vol. 22. P. 110—113.

Smith C. Worlds in collision. Owen and Huxley on the brain // Sci. Cont. **1997**. Vol. 10. P. 343—365.

- Smith J., Szathmari E.** The Origin of Life. From the Birth of Life to the Origin of Language. Oxford, 1999.
- Smith W.** A Memoir to the Map and the Delineation of the Strata of England and Wales with a Part of Scotland. London, 1815.
- Smith W.** Strata identified by organised fossils. London, 1816.
- Smocovitis V.** Unifying Biology. The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology. Princeton; New Jersey, 1996.
- Smocovitis V. G.** Ledyard Stebbins and the evolutionary synthesis // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 1625—1637.
- Smout K.** The Creation/Evolution Controversy: A Battle for Cultural Power. Westport, Conn., 1998.
- Sonder R.** Die erdgeschichtlichen Diastrophismen in Lichte der Kontraktionstheorie // Geol. Rundsch. 1922. Bd 13. S. 217—272.
- Spemann H.** Embryonic Development and Induction. London, 1938.
- Sprinkle J.** Classification and phylogeny of «pelmatozoan» echinoderms // Syst. Zool. 1976. Vol. 25. P. 83—91.
- Stamhius I.** The «rediscovery» of Mendel's laws was not important to Hugo de Vries: Evidence from his letters to Jan Willem Moll // Folia Mendel. 1995. Vol. 30. P. 13—30.
- Stamhius I., Meijer O., Zevenhuizen E.** Hugo de Vries on Heredity, 1889—1903. Statistics, Mendelian Laws, Pangenesis, Mutations // ISIS. 1999. Vol. 90, N 2. P. 238—267.
- Stanley S. M.** Affects of competition on rates of evolution, with special reference to bivalve mollusks and mammals // Syst. Zool. 1973. Vol. 22. P. 486—506.
- Stanley S. M.** A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1975a. Vol. 72. P. 646—650.
- Stanley S. M.** Clades versus clones in evolution: Why we have sex // Science. 1975b. Vol. 190. P. 382—383.
- Stanley S. M.** Adaptive themes in the evolution of the Bivalvia (Mollusca) // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 1975c. Vol. 3. P. 361—385.
- Stanley S. M.** Stability of species in geology time: a reply // Science. 1976. Vol. 192. P. 267—269.
- Stanley S. M.** Chronospecies' longevities, the origin of genera, and the punctuational model of evolution // Paleobiology. 1978. Vol. 4, N 1. P. 26—40.
- Stanley S. M.** Macroevolution: Pattern and Process. San Francisco, 1979.
- Stanley S. M.** The new evolutionary timetable. New York, 1981.
- Stanley S. M.** Macroevolution and the fossil record // Evolution. 1982. Vol. 36, N 3. P. 460—473.
- Stauffer R.** (ed.). Charles Darwin's Natural Selection; being the second part of his big species book written from 1856 to 1858. Cambridge, 1975.
- Stebbins G. L.** Variation and Evolution in Plants. New York, 1950.
- Stebbins G. L.** Evolutionsprozesse. Leipzig, 1968.
- Stebbins G. L.** The Basis of Progressive Evolution. Chapel Hill, 1969.
- Stebbins G. L.** Chromosomal Evolution in Higher Plants. Cambridge, 1971.
- Stebbins G. L.** Flowering Plants: Evolution Above the Species Level. Cambridge, 1974.
- Stebbins G. L.** Perspectives in the Evolutionary Theory // Evolution. 1982. Vol. 36, N 6. P. 1109—1118.
- Stebbins G. L., Ayala F. J.** Is a new evolutionary synthesis necessary? // Science. 1981. Vol. 213, N 4511. P. 967—971.
- Steffoff R.** Charles Darwin and the Evolution Revolution. Oxford, 1996.
- Steller G.** De bestiis marinis // Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imp. Petropolitanae. 1751. T. 2. P. 239—398.
- Steinmann G.** Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig, 1908.
- Stern C.** Richard Benedict Goldschmidt, 1878—1958 // Biographical memoirs, National Academy of Sciences. New York, 1967. Vol. 39. P. 141—192.
- Stern C.** Richard Benedict Goldschmidt (1878—1958): a biographical memoir // Richard Goldschmidt, controversial genetist and creative biologist: a critical review of his contributions. Basel; Boston; Stuttgart, 1980. P. 68—89.
- Stevens C. H.** Was development of brackish ocean a factor in Permian extinction // Geol. Soc. Amer. Bull. 1977. Vol. 88. P. 133—138.
- Stille H.** Grundfragen der vergleichenden Tektonik. Berlin, 1924.
- Stocking G. W.** Lamarckianism in American social science // J. Hist. Ideas. 1962. Vol. 23. P. 239—256.
- Stommel H., Stommel E.** The year without a summer // Sci. Amer. 1979. Vol. 240, N 6. P. 170—186.
- Stresemann E.** Die Entwicklung der Ornithologie. Von Aristoteles bis zur Gegenwart. Berlin, 1951.
- Stringer C. B., Andrews P.** Genetic and fossil evidence for origin of modern Humans // Science, 1988. Vol. 239. P. 1263—1268.
- Strong D. R.** Notasymptotic species richness models and the insects of British trees // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71. P. 2766—2769.
- Stubbe H.** Mutationen and Art-Entstehung // Umschau. 1942. Bd 46. S. 116—118.
- Stubbe H., Wettstein F.** Über die Bedeutung von Klein- und Grossmutationen für die Evolution // Biol. Zbl. 1941. Bd 61. S. 264—297.
- Sturtevant A. H.** A History of Genetics. New York, 1965.
- Sturtevant A., Dobzhansky Th.** Inversions in the third chromosome of wild races of *D. pseudoobscura*, and their use in the study of the history of the species // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1936. Vol. 22, N 7. P. 448—450.
- Süess E.** Über die Verschiedenheit und die Aufeinanderfolge der tertiären Landfaunen in der Niederung von Wien // Sitzber. d. math.-naturwiss. Klasse d. Kais. Akademie der Wissensch. 1863. Bd 47, H. 1. S. 306—334.
- Süess E.** Entstehung der Alpen. Wien, 1875.
- Süess E.** Das Antlitz der Erde. Prag; Leipzig, 1884. Bd 1.
- Süess E.** Das Antlitz der Erde. Wien; Leipzig, 1909. Bd 1Y.
- Swartz L.** Michael Polanyi and sociology of a free society // Amer. Sociol. 1998. Vol. 29, N 1. P. 59—70.
- Takhtajan A.** Evolutionary Trends in Flowering Plants. New York, 1991.
- Taylor P.** Sex-ratio in ant populations // Evolution. 1981. Vol. 35, N 10. P. 1250—1254.
- Templeton A. R.** Modes of speciation and inferences based on genetic distances // Evolution. 1980a. Vol. 34. P. 719—729.
- Templeton A. R.** The theory of speciation via the founder principle // Genetics. 1980b. Vol. 94. P. 1011—1038.
- Templeton A. R.** Mechanism of speciation-population genetic approach // Ann. Rev. Biol. Syst. 1981. Vol. 12. P. 23—48.
- Templeton A. R.** Why Read Goldschmidt? // Paleobiology, 1982. N 8. P. 474—481.

Templeton A. R., Giddings L. V. Macroevolution conference // *Science*. **1981**. Vol. 211. N 4484. P. 770—771.

The Comparative Reception of Darwinism / Ed. T. Glick. Chicago; London, **1988**.

The Darwinian Heritage / Ed. D. Kohn. Princeton, **1985**.

The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology / Eds E. Mayr, W. Provine. Cambridge; London, **1980**; 2nd ed. **1998**.

The Evolution of Theodosius Dobzhansky / Ed. M. Adams. Princeton; New Jersey, **1994**.

The Garden, the Ark, the Tower, the Temple; Biblical metaphors of knowledge in early modern Europe / Eds. J. Bennett, S. Mandelbrote. Oxford, **1998**.

The Great Dinosaur Extinction Controversy / Ed. Ch. Officer. Addison; Wesley, **1996**.

The Mass Extinction Debates: How Science Work in Crisis / Ed. W. Clen. Stanford, Calif., **1994**.

The Origin of Species by Ch. Darwin: A Variorum Text / Ed. M. Peckham. Philadelphia, **1959**.

Thom R. Structural Stability and Morphogenesis. Reading, **1975**.

Thomas R. D. Constraints of ligament growth, form and function on evolution in the Arcoida (Mollusca: Bivalvia) // *Paleobiology*. **1976**. Vol. 2. P. 64—83.

Thomas R. D. Shell form and the ecological range of living extinct Arcoida // *Paleobiology*. **1978**. Vol. 4. P. 181—194.

Thomson P. Tempo and mode in evolution: Punctuated equilibrium and the modern synthetic theory // *Phil. of Sci.* **1983**. Vol. 50. P. 432—451.

Timofeef-Ressowsky N. W. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden; Leipzig, **1937**.

Tipton J. Darwin's Beautiful Notion: Sexual Selection and the Plurality of Moral Codes // *Hist. Phil. Life Sci.* **1999**. Vol. 21, N 2. P. 119—135.

Tolmacheff J. Extinction and extermination // *Bull. Geol. Soc. America*. **1928**. Vol. 39. P. 1131—1148.

Towards a History of Mineralogy, Petrology and Geochemistry / Eds B. Fritscher, F. Henderson. München, **1998**.

Trivers R. Parental investment and sexual selection // *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871—1971*. Chicago, **1972**. P. 136—179.

Tschulok S. Deszendenzlehre. Jena, **1922**.

Urbanek A. Rewolucja naukowa w biologii. Warszawa, **1973**.

Valentine J. W. Darwin's impact on paleontology // *Bioscience*. **1982**. Vol. 32, N 6. P. 513—518.

Valentine J. W., Campbell C. A. Genetic regulation and the fossil record // *Amer. Scient.* **1975**. Vol. 63. P. 673—680.

Van Andel T. H. Consider the incompleteness of the geological record // *Nature*. **1981**. Vol. 294. P. 397—398.

Vandel A. Evolution et autorégulation // *Ann. biol.* **1963**. Vol. 4, N 3/4. P. 179—197.

Vandel A. Biospéléologie. Paris, **1964**.

Van Valen L., Sloan R. E. Ecology and extinction of the dinosaurs // *Evol. Theor.* **1977**. Vol. 2. P. 37—64.

Victorian Science in Context / Ed. B. Lightman. Chicago; London, **1997**.

Villee C. The phenomenon of homoeosis // *Amer. Natur.* **1942**. Vol. 76. P. 494—506.

Vorzimmer P. J. Charles Darwin: the Years of Controversy. *The Origin of Species and its Critics*. Philadelphia, **1970**.

Vrba E. S. Evolution, species and fossils: how does life evolve? // *South Afr. Journ. of Sci.* **1980**. Vol. 76. P. 61—84.

Vries H. de. Über halbe Galtonkurven als Zeichen diskontinuierlicher Variation // *Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft*. **1894**. Bd 12. S. 197—207.

Vries H. de. Die Mutatiostheorie. Versuch und Beobachtungen über die Entstehung der Arten in Pflanzenreich. Leipzig, **1901**. Bd 1; **1903**. Bd 2.

Vries H. de. Species and Varieties: Their Origin by Mutation. Chicago, **1904**.

Vries H. de. Arten und Varietäten in ihre Entstehung durch Mutation. Berlin, **1906**.

Vries H. de. Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin, **1913**.

Waagen W. Die Formenreiche des *Ammonites Subradiatus* // *Ber. geol.-paläont. Beiträge*. **1869**. Bd 2. S. 179—256.

Waagen W. Das Schöpfungsproblem // *Natur und Offenbarung*. **1898**. Bd 48. S. 641—660, 719—734.

Waddington C. Evolution of Developmental Systems // *Nature*. **1941**. Vol. 47. P. 108—110.

Wahlert G. von. The role of ecological factors in the origin of higher levels of organization // *Syst. Zool.* **1965**. Vol. 14, N 4. P. 288—300.

Wahlsten D. Origin of genetic determinism in medieval creationism // *Race Gender Class*. **1998**. Vol 5, N 3. P. 90—107.

Wake D., Roth G., Wake M. On the problem of stasis in organismal evolution // *J. Theor. Biol.* **1983**. Vol. 101, N 2. P. 211—224.

Walker A. Splitting times among Hominoids deduced from the fossil record // *Molecular anthropology*. New York; London, **1975**. P. 63—71.

Walker E. P. Mammals of the world. Baltimore, **1975**.

Wallace A. My life: A record of Events and Opinions. London, **1905**.

Wallace D. The Bonehunters' Revenge. Dinosaurs, Greed and the Greatest Scientific Fraud of the Gilded Age. Boston, **1999**.

Walther J. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena, **1893—1894**.

Walther J. Über die Lebensweise fossiler Meeresthiere // *Zs. der Deutsch. geol. Gesellschaft*. **1897**. H. 2. S. 209—273.

Walther J. Das Gesetz der Wüstenbildung in Gegenwart und Vorzeit. Berlin, **1900**.

Walther J. Geschichte der Erde und des Lebens. Leipzig, **1908**.

Walther J. Allgemeine Paläontologie. Geologischen Fragen in biologischer Betrachtung. Berlin; Leipzig, **1919**.

Walther J. Mediterranen. Geologische Untersuchungen über Gestaltung und Besiedlung des mediterranen Lebensraumes. **1936**.

Wappler S. Philosophische Studien zum Problemkreis. Genetik und Evolution. Zur Kritik makroevolutionischer Theorien. Jena, **1973**.

Ward H. Charles Darwin and the theory of evolution. London, **1943**.

Webb D. S. Extinction-origination equilibria in Late Cenozoic land mammals of North America // *Evolution*. **1969**. Vol. 23. P. 688—702.

Webb D. S. Mammalian faunal dynamics of the great American interchange // *Paleobiology*. **1976a**. Vol. 2. P. 220—234.

- Webb D. S.** Phanerozoic diversity patterns: discussion // *Journ. Geol.* **1976b**. Vol. 84. P. 617—619.
- Wedekind R.** Über die Grundlagen und Methoden der Biostratigraphie. Berlin, **1916**.
- Wedekind R.** Über Virenperioden (Blütenperioden) // *Sitzber. Gesell. zur Förderung der gesamten Naturwiss.* Marburg, **1920**. H. 2. S. 17—31.
- Wegener A.** Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Braunschweig, **1915**.
- Weiner D.** A Little Corner of Freedom. Russian Nature Protection from Stalin to Gorbachev. Berkeley, **1999**.
- Weingarten M.** Organismenlehre und Evolutionstheorie. Hamburg, **1992**.
- Weingarten M.** Organismen — Objekte oder Subjekte der Evolution? Darmstadt, **1993**.
- Weingart P., Kroll J., Bayertz K.** Rasse, Blut und Gene. Geschichte der Eugenik und Rassenhygiene in Deutschland. Frankfurt am Main, **1992**.
- Weismann A.** Vorträge über Deszendenztheorie. Berlin, **1902**. Bd 1.
- Weldon W. F. R.** Professor de Vries on the Origin of Species // *Biometrika* **1902**. Vol. 1. P. 365—374.
- Welträtzel und Lebenswunder.** Ernst Haeckel — Werk, Wirkung und Folgen / Hrs. E. Aeschl, G. Aubrecht, E. Krausse, F. Speta. Linz, **1999**.
- Werner A. G.** Von äusserlichen Kennzeichen der Fossilien. Leipzig, **1774**.
- West R. R.** Paleocology und uniformitarianism // *The Compass of Sigma Gamma Epsilon*. **1968**. Vol. 45, N 4. P. 212—218.
- Whewell W.** Review of Principles of Geologie by Charles Lyell. Vol. II // *Quart. Rev.* **1832**. Vol. 47. P. 103—132.
- Whewell W.** Philosophy of the Inductive Sciences from the Earliest to the Present Time. 3 Vols. London, **1837**.
- White M.** Models of speciation // *Science*. **1968**. Vol. 159. P. 1065—1070.
- White M.** Modes of Speciation. San Francisco, **1978**.
- Wiedmann J.** The heteromorphs and ammonoid extinction // *Biol. Rev.* **1969**. Vol. 44. P. 563—602.
- Wiedmann J.** The Basque of Coastal Section of the K/T Boundary — a key to understanding «mass extinction» in fossil records // *Revista Espanola de Paleontologia*. **1988**. P. 127—198.
- Wigand A.** Die Genealogie der Urzellen als Lösung des Descendenz-Problems oder die Entstehung der Arten ohne natürliche Zuchtwall. Braunschweig, **1872**.
- Wigand A.** Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. Braunschweig, **1874**. Bd 1; **1876**. Bd 2; **1877**. Bd 3.
- Wiley E. O., Brooks D. R.** Victims of history — a nonequilibrium approach to evolution // *Syst. Zool.* **1982**. Vol. 31, N 1. P. 1—24.
- Wilkins T.** Clarence King. New York, **1958**.
- Williamson P. G.** Evidence for the major features and development of rift paleolakes in the Neogene of East Africa from certain aspects of lakustrine mollusc assemblages // *Spec. Publ. Geol. Soc. London*. **1978**. Vol. 6. P. 507—527.
- Williamson P. G.** Morphological stasis and developmental constraint: real problem for neo-Darwinism // *Nature*. **1981a**. Vol. 294. P. 214—215.
- Williamson P. G.** Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin // *Nature*. **1981b**. Vol. 293. P. 437—443.
- Wilser J.** Lichtreaktionen in der fossilen Tierwelt. Versuch einer Paläophotobiologie. Berlin, **1931**.
- Wilson A. C.** Evolutionary importance of gene regulation // *Stadler Genetics Symposia (Univ. Missouri)*. **1975**. N 7. P. 117—136.
- Wilson A. C., Bush G. L., Case S. M., King M. C.** Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. **1975**. Vol. 72. P. 5061—5065.
- Wilson E. O.** The species equilibrium // *Brockhaven Symp. Biol.* **1969**. Vol. 22. P. 38—47.
- Wilson E. O.** The Insect Societies. Cambridge, **1971**.
- Wilson E. O.** Sociobiology. The New Synthesis. Cambridge, **1975**.
- Wilson L. G.** (ed.). Sir Charles Lyell's scientific journals on the species question. New Haven, **1970**.
- Wilson L. G.** Sir Charles Lyell and the species question // *Amer. Sci.* **1971**. Vol. 59, N 1. P. 43—55.
- Wilson L. G.** Charles Lyell: the Years to 1841: the Revolution in Geology. New Haven, **1972**.
- Wilson L. G.** Uniformitarianism and catastrophism // *Dictionary of the history of ideas*. New York, **1973**. P. 417—423.
- Wilson L. G.** Lyell in America. Transatlantic Geology, 1841—1853. Baltimore, **1998**.
- Winsor M.** Starfish, Jellyfish, and the Order of Life. New Haven, **1976**.
- Winsor M.** Louis Agassiz and the species question // *Stud. Hist. Biol.* **1979**. Vol. 3. P. 89—117.
- Winsor M.** Reading the Shape of Nature. Comparative Zoology at the Agassiz Museum. Chicago; London, **1992**.
- Wittkau-Horghby A.** Materialismus. Entstehung und Wirkung in den Wissenschaften in 19. Jahrhunderts. Göttingen, **1997**.
- Woodruff R. C., Thompson H. M., Lyman R. F.** Intraspecific hybridisation and the release of mutation activity // *Nature*. **1979**. Vol. 278. P. 277—279.
- Wright S.** Evolution in Mendelian populations // *Genetics*. **1931**. Vol. 16. P. 97—159.
- Wright S.** The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution // *Proc. of the 6th Intern. Congress of Genetics*. **1932**. Vol. 1. P. 356—366.
- Wright S.** The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation // *The New Systematics*. Oxford, **1940**. P. 161—183.
- Wright S.** Review of *The Material Basis of Evolution*, by R. Goldschmidt // *Scient. Monthly*. **1941**. Vol. 53. P. 165—170.
- Wright S.** Comments on the preliminary working papers of Eden and Waddington // *Mathematical challenges to the neo-Darwinian interpretation of evolution*. Wistar Inst. Symp. **1967**. N 5. P. 117—120.
- Wright S.** Character change, speciation and the higher taxa // *Evolution*. **1982**. Vol. 36, N 3. P. 427—443.
- Wuketits Fr.** Moderne Evolutionstheorie — ein Überblick // *Biol. unserer Zeit*. **1988**. Bd 18, N 2. S. 47—52.
- Wuketits Fr.** Evolutionstheorien: Historischen Voraussetzungen, Positionen, Kritik. Darmstadt, **1991**.
- Wuketits Fr.** Eine kurze Kulturgeschichte der Biologie: Mythen, Darwinismus, Gentechnik. Darmstadt, **1998**.
- Zeiller R.** Eléments de paléobotanique. Paris, **1900**.
- Zimmermann W.** Vererbung «erworbener Eigenschaften» und Auslese. Jena, **1938**.
- Zimmermann W.** Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. Freiberg, **1954**.

Zimmermann W. Methoden der Evolutionswissenschaft // Die Evolution der Organismen. Stuttgart, 1967. Bd I. S. 61—160.

Zimmermann W. Evolution und Naturphilosophie. Berlin, 1968.

Zittel K. Handbuch der Paläontologie. München, 1876—1893.

Zittel K. Die Geschichte der Wissenschaften in Deutschland. Neuere Zeit. München, 1899a.

Zittel K. Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des 19. Jahrhunderts. München; Leipzig, 1899b.

Zuckermandl E. Hemoglobines, Haeckel's «biogenetic law» and molecular aspects of development // Structural chemistry and molecular biology. San Francisco, 1968. P. 256—274.

Zuckermandl E. Programs of gene action and progressive evolution // Molecular anthropology. New York, 1976. P. 387—447.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абель О. 13, 259—261, 268, 276, 283, 368, 369
Аблаев А. Г. 402, 473
Август 41
Августин Св. 252
Аврелий М. 40
Агассис А. 107
Агассис Ж. Л. 6, 42, 48, 54, 59, 60, 65, 74, 95—98, 100—123, 151, 159, 160, 184, 212—216, 219, 226, 227, 231, 309, 479
Агол И. И. 29
Адамс М. 322, 325, 326
Адансон М. 208, 209
Азаро Ф. 416, 473
Айяла Ф. 213, 460
Алексеев В. П. 482
Алексеева В. А. 31
Аллен Г. 301
Аллен Д. 218
Алтухов Ю. П. 9, 374, 473
Альбберти Ф. 79
Альберт Великий 43
Альварес У. 416, 417, 473
Амалицкий В. П. 236, 237, 259, 473
Амлинский И. Е. 70, 473
Анаксагор 471
Анаксимандр 42
Андрусов Н. И. 237, 473
Андрее К. 129
Анри В. 308
Арган Э. 263, 473
Аренс Т. 418
Аристотель 40, 42, 471
Архангельский А. Д. 264, 473
Арчибальд Дж. Д. 403, 473
Асеев М. В. 473
Астауров Б. Л. 349, 373, 428, 473
Аудова А. 275
Ашер Дж. 466
Базилевская Н. А. 246, 473
Балановская Е. В. 484
Балмасова С. А. 276, 473
Банбэр Ч. 163
Баранов В. С. 9, 473
Баранова Е. В. 473
Барболд Р. 486
Баррел Дж. 262
Бартло Н. 134
Баур Э. 372
Бауэр Г. Г. 323, 346
Безигер Э. 325
Бейли М. 466
Беклемишев В. Н. 29, 281
Беллини Р. 283
Белозерский А. Н. 334, 335
Белоусов В. В. 283, 264, 473
Беляев Д. К. 377, 473
Бенсон Р. Г. 415, 473
Берг Л. С. 12, 13, 29, 33, 34, 41, 63, 76, 118, 208, 225, 231, 249, 267, 268, 286—288, 303, 304, 309, 379
Берг Р. Л. 63, 473
Бердышев Г. Д. 246, 473
Берингер К. 34, 292
Беркнер Л. 312
Берман Э. И. 31, 63, 70, 474, 477
Бертран М. 242, 263
Беттештдэд Ф. 350
Бетхер Г. 264
Бируни 41
Битти Дж. 326
Бланк М. 458
Блюменбах И. 82
Бляхер Л. Я. 188, 474, 478

- Бойрлен К. 13, 14, 20, 34—36, 245, 260, 261, 265, 275, 281, 290—292, 346, 347, 369, 396
- Бок В. 30
- Больк Л. 76
- Больцман Л. 308
- Боннэ Ш. 45, 51, 77
- Борисьяк А. А. 8, 52, 60—62, 89, 96, 192, 260, 368—370, 474
- Боркин Л. Я. 9, 374, 474
- Боулер П. 165, 225
- Боуэн Ф. 215
- Бочков Н. П. 9, 474
- Бриджуотер 89
- Бринкманн Р. 293, 356
- Бриттен Р. 450
- Брода П. 333
- Брокки Д. 94, 97, 283, 306
- Бронн Г. Г. 106, 123, 160, 183, 184, 189—192, 484
- Броньяр А. Д. 6, 48, 53, 79, 97—100, 106, 159, 474
- Броу Дж. 81
- Брукс У. 301
- Брювир М. 416
- Брюхер К. 388
- Будыко М. И. 24, 279, 312, 412, 474
- Бузатти-Траверса А. 325
- Букланд В. 48, 81, 86, 97, 106, 107
- Буко А. 8, 404, 411, 474
- Булман О. 283, 368
- Бунге М. 39
- Бух Л. 48, 63, 80, 81, 83, 106
- Бухарин Н. И. 320, 474
- Буше де Перт Ж. 163
- Бэкон Ф. 42
- Бэр К. М. 26, 34, 77, 106, 114, 117, 118, 151, 156, 183—189, 192, 205, 474, 484
- Бэртлиг Р. 264
- Бэтсон У. 254, 300
- Бюффон Ж. 47, 49, 50—51, 111, 171
- Вааген В. 6, 184, 208—211, 242, 283, 296, 298
- Вавилов Н. И. 29, 254, 321
- Вагнер А. 219
- Вагнер В. А. 336, 473
- Вагнер Н. П. 56, 70
- Вайгельт И. 346
- Вайнерт Г. 346
- Валентайн Дж. 377
- Валерт Дж. 336
- Валлериус И. Г. 43
- Вальтер И. 233, 242—245, 250, 289, 293, 306, 378, 474
- Вандель А. 19, 292, 296, 372, 393, 396
- Ван-Монс 206, 207
- Васильев И. В. 402, 473
- Вахрамеев В. А. 279, 413, 474
- Вегенер А. 269
- Ведекинд Р. 20, 245, 285, 289, 290, 394, 396
- Вейсман А. 254, 335
- Вернадский В. И. 99, 121, 269, 271, 272, 308, 312, 394, 474, 498
- Вернер А. Р. 38, 44, 45
- Веселов Е. А. 31
- Ветштгейн Ф. 388
- Виганд А. 6, 13, 81, 184, 198, 200—204, 206, 283
- Вигман А. 91
- Виедман И. 350, 404
- Вилли К. 429
- Вильямсон П. Г. 456, 488, 462
- Вильзер Ю. 279
- Вильсон Э. 467
- Вильямс 398
- Вильямс В. Р. 31
- Винге Г. 340
- Вирхов Р. 183
- Вольтер М.
- Вольф К. Ф. 46, 72, 255, 474
- Воробьева Э. И. 342, 474
- Воронцов М. И. 266, 474
- Воронцов Н. Н. 9, 34, 38, 62, 95, 328, 335, 351, 386, 387, 428, 469, 474, 486
- Врба Э. С. 458, 467
- Вудворд Дж. 44
- Вудворт А. 261, 292
- Высоцкий Б. П. 19, 39, 43, 44, 60, 82, 243, 261, 262, 474
- Габуня Л. К. 276, 474
- Гайетт А. 76, 213, 217—219, 221, 222—225, 231, 233, 283, 306
- Гайсинович А. Е. 246, 475
- Галкин А. П. 478
- Галл Я. М. 126, 132, 135, 247, 320, 322, 332, 475, 477
- Гальтон Ф. 179, 301
- Гамильтон В. 337
- Гантер Дж. 91
- Гарвей У. 138—140, 144
- Гаррисон Р. 351
- Гарстанг У. 76, 348, 378
- Гартманн Э. 198, 204, 205, 247, 283, 475
- Гартманн М. 322
- Гаузе Г. Ф. 326, 327, 332
- Гвоздев В. А. 9, 475
- Гегель Г. В. Ф. 155, 183, 228, 447
- Гегенбауэр К. 183
- Геер О. 6, 13, 26, 139, 140, 144, 147, 233, 238, 240—243, 245, 250
- Геккель Э. 39, 43, 59, 70, 76, 96, 102, 199, 218, 219, 396, 475, 482
- Гексли Т. 111, 112, 114, 126, 137, 138—140, 144, 151—152, 162, 163, 165, 169, 198, 213, 260, 301, 365, 369, 468, 475
- Гельмгольц Г. 308
- Генсло Дж. 128
- Георгиев Г. П. 9, 475
- Георгиевский А. Б. 29, 98, 104, 322, 332, 358, 475, 477
- Гепперт Г. 240
- Гераклит 40
- Герберт У. 91, 141
- Гернес Р. 19, 273
- Герре В. 369, 377
- Гертвиг О. 183, 255, 283, 475
- Гершель Дж. 95
- Гершензон С. М. 327
- Гершкович И. 349
- Гете И. В. 183, 316, 475
- Геттон Дж. 44
- Гехт М. 341, 441
- Гизелин М. 30
- Гиляров М. С. 29, 359, 475
- Гинджерич П. 157, 442
- Гиш Д. 466, 475
- Гмелин И. Г. 45
- Гогель Э. Н. 265, 475
- Голри А. 235, 475
- Голенкин М. И. 267, 276, 278, 279, 413, 475, 487
- Гюлицин Г. С. 412, 474
- Голубовский М. Д. 9, 15, 33, 38, 252, 253, 294, 332, 337, 425, 428, 475
- Гольдсмит М. 11, 199, 233, 476
- Гольдшмидт Р. 7, 9, 12, 14, 18, 19, 25, 34, 35, 38, 150, 225, 255, 292, 296, 348, 349, 353, 355, 393, 424—430, 450, 454
- Горянинов П. Ф. 98
- Госсан Г. 292
- Готан В. 260
- Гоулд С. Дж. 25, 30, 91, 131, 133, 134, 155—157, 302, 320, 325, 367, 368, 381, 430, 432, 433—449, 451—459, 466, 467, 475
- Гофман А. 341
- Гофмейстер В. 198
- Гофф К. 79, 82, 83
- Грабау А. 283
- Грант В. 7, 9, 24, 276, 325, 328, 329, 342, 364, 378, 382—384, 460, 478, 485
- Грегори У. К. 352
- Грей А. 90, 112, 122, 137, 163, 213—217, 221, 225, 233
- Гремяцкий М. 63, 475
- Гризебах А. 242
- Грин Дж. 132
- Гринвуд П. 462
- Гродницкий Д. Л. 36, 475
- Гросс В. 292, 349, 372, 397
- Гук Р. 43—45
- Гукер Дж. 92, 94, 111, 112, 114, 138, 163, 167
- Гулд С. — см. Гоулд С. Дж. 475
- Гуллилу Дж. 264
- Гумбольдт А. 48, 63, 80, 81, 83, 94
- Гьонард 255
- Гюнтер К. 133
- Д'Орбинья А. 6, 48, 54, 59, 60, 65, 96—98, 100—102, 216, 269, 454
- Давиташвили Л. Ш. 12, 13, 61, 63, 174, 189, 219, 222, 224, 276, 297, 299, 303, 395, 402, 410, 414, 439, 476
- Дайс Л. 325
- Дакке Э. 12, 20, 34, 110, 245, 260, 281, 285, 293, 305, 369, 476

- Дальк А. 7, 14, 25, 35, 200, 296, 355, 393
 Дана Дж. 81, 114, 120, 213, 262, 353
 Данбар К. 351
 Данилевский Н. Я. 34, 148, 197, 198, 204—208, 261, 282, 475, 485
 Даннеман Ф. 39, 476
 Дарвин Ч. 5, 6, 10, 13, 17, 18, 23, 24, 31, 46, 47, 61, 63, 66, 69, 77, 78, 88, 91, 94—96, 107, 108, 110, 113, 114, 118, 121—158, 162, 163—166, 168, 169, 171, 172, 174, 179, 184, 185, 187, 189, 192—194, 196, 197, 200—202, 204, 207, 208, 214—216, 218, 219, 226, 231, 234, 238, 240, 241, 244, 250, 267, 284, 287, 297, 298, 318, 320, 372, 432, 433, 447, 450, 468, 472, 476, 479, 483, 484, 488
 Дарвин Э. 130
 Даревский И. С. 9, 373—374, 474, 476
 Дарест К. 26, 255
 Дарлингтон К. 325, 327
 Дворянкин В. А. 31
 Де Бир К. 260, 285, 348, 378
 Девенпорт Ч. 358
 Дей 341
 Декан 206
 Декандоль А. 94
 Декандоль О. 141
 Декарт Р. 49
 Декюжи А. 292
 Делаж И. 12, 199, 233, 476
 Деннет Д. 472
 Депере Ш. 60, 260, 261, 267, 268, 283, 307, 369, 476
 Дженкин Ф. 140, 218
 Дженнингс Г. 302
 Дженсен Дж. 319, 353
 Джидингс В. 555
 Джиллспай Ч. 4, 38, 81, 158
 Джоли Дж. 263, 272, 476
 Джусти 45
 Джэд Дж. 39, 59, 135, 152, 476
 Дзузини Дж. 292
 Дидро Д. 49, 51
 Динглер Г. 345
 Динер К. 245, 315
 Добржанский Ф. Г. 29, 35—37, 132, 322—327, 330, 338—340, 345, 347, 352, 353, 357, 365, 372, 428, 429, 469
 Додсон М. 442
 Дозайе П. 68
 Докинз Р. 467, 476
 Долл У. 218, 219, 226
 Долло Л. 260
 Д'Орбиньи А. 6, 48, 54, 59, 60, 65, 96—98, 100—102, 159, 216, 269
 Доувер Г. 438
 Доусон У. 216, 231—233
 Дриш Г. 255, 283
 Дубинин Н. П. 9, 325, 327, 375, 385—386, 387, 477
 Дысса Ф. М. 273, 408, 477
 Дэвидсон Е. 450
 Дюпре А. 213
 Дюрер А. 42
 Дюшен 206, 310
 Ежигов И. И. 19, 395, 477
 Ермоленко М. Т. 19, 477
 Ефремов И. А. 259, 287, 477
 Жаннель Р. 292
 Жердев Р. В. 76, 477
 Жерихин В. В. 422, 423, 477
 Жоффруа Сент-Илер Э. 57, 63, 65, 66, 69—79, 90, 111, 156, 187, 189, 195, 226, 255, 477
 Жукова О. В. 484
 Жуковский П. М. 29, 390, 477
 Жюссье А. Л. 43
 Завадский К. М. 7, 9, 12, 13, 20, 23—25, 28, 29, 60, 69, 76, 89, 125, 126, 133, 144, 158, 176, 188, 192, 204, 206, 208, 217, 219, 220, 222, 224, 233, 234, 246, 251, 253, 262, 308, 322, 324, 326, 329, 330, 332, 342, 343, 380, 385—387, 395, 433, 435, 439, 469, 474, 477, 479
 Заварзин А. А. 29
 Залесский М. Д. 260
 Зальфельд Г. 34, 293
 Зейдлиц Г. 202
 Зейлер Р. 210
 Зеликман А. Л. 149, 474, 477
 Зимон В. 414
 Зондер А. 262
 Зюндорф 346
 Зюсс Э. 6, 13, 26, 81, 124, 135, 233, 238, 239, 241, 242, 244, 245, 250, 369
 Ибн Сина (Авиценна) 41
 Иванов А. В. 468, 478
 Иванова Е. А. 81, 273, 408, 478
 Ивановский А. Б. 8, 77, 478
 Иванцов Н. А. 29, 478
 Иващенко Т. Э. 473
 Израэль Ю. А. 412, 474
 Иовлева О. В. 478
 Иоганнсен В. 255
 Исаев С. А. 278, 485
 Йекель О. 76, 281, 283, 284, 289, 310, 369
 Йоллос В. 38
 Каганов В. М. 31
 Казаринов В. П. 265, 273, 410, 478
 Кайданов Л. З. 9, 376, 478
 Кайданов Я. К. 98
 Канаев И. И. 60, 62, 73, 171, 189, 478
 Кант И. 80, 85, 151, 187
 Кантос 41
 Кар Лукреций 41
 Карпенгер С. 160, 163
 Карпеченко Г. Д. 373, 389, 478
 Карсон Г. 325, 342, 383, 384, 456
 Кастл В. 302
 Кауверинг Д. А. Ван 406
 Кауп Я. 76
 Кауффман Э. Дж. 398, 404, 405, 478
 Квасов Д. Д. 99, 121, 478
 Келлер Б. М. 482
 Келликер Р. А. 6, 12, 13, 26, 77, 135, 144, 183, 184, 188, 192—202, 204, 247, 248, 283, 478
 Келлог В. 301
 Келлог Д. 442
 Кельрейтер И. Г. 46, 91
 Кено Л. 292, 358, 368
 Кимура М. 334, 432, 478
 Кинг К. 218, 229, 230
 Кир Дж. 418
 Кирпичников В. С. 9, 326, 332, 334, 478
 Клаузен Дж. 389
 Клекнер Н. 333
 Клеманс У. 403, 473
 Ковалевский А. О. 115, 196
 Ковалевский В. О. 103, 267, 268, 292, 365
 Ковальский В. В. 278, 478
 Коген С. 333
 Козо-Полянский Б. М. 29, 76, 254, 279, 335, 478
 Кокен Э. 235, 236, 250, 285
 Колеман В. 58, 61
 Колодязный В. И. 31
 Колчинский Э. И. 7, 10, 13, 19, 20, 23—25, 27, 30, 31, 39, 60, 69, 89, 98, 125, 126, 144, 149, 151, 158, 227, 233, 251, 262, 265, 303, 304, 312, 320, 322, 323, 329, 343, 351, 387, 433, 435, 468, 469, 477—479, 482—484, 487
 Кольман Ю. 76
 Кольцов Н. К. 34
 Комаров В. Л. 254, 479
 Конашев М. Б. 31, 302, 320, 475, 479
 Конибир У. 79, 81
 Константинов А. В. 126, 479
 Коп Э. 76, 200, 213, 217, 218, 220, 221, 223—225, 231, 233, 242, 268, 297, 307, 369
 Коперник Н. 164
 Корбер Л. 269
 Кордюм В. А. 9, 15, 333, 377, 432, 479
 Коржинский С. И. 6, 12, 13, 26, 124, 199, 246, 249, 250, 283, 479
 Коробов А. И. 19, 395, 480
 Коровин Ф. Я. 486
 Корочкин Л. И. 9, 76, 77, 478, 480
 Корренс К. 252, 317
 Котт Б. 152, 240, 480
 Коуль Б. 126
 Кофмен Т. 9, 76, 485
 Кракрафт Дж. 457, 459
 Крамаренко Н. Н. 402, 480
 Красиллов В. А. 8, 15, 19, 411, 412, 423, 432, 480

Красовский В. И. 279, 413, 480
Крашенинников С. П. 46, 480
Кременцов Н. Л. 32, 480
Криштофович А. Н. 43, 44, 260, 267, 269, 407, 480
Крювелье 258
Ксенофан 41
Кузнецов С. С. 272, 480
Куйан В. 28
Кун Т. 8, 27, 480
Кун О. 345
Кунин Н. Я. 412, 480
Купер Ф. 259, 348, 398
Куртен Б. 341
Кэйрнс Дж. 33
Кювье Ж. 5—7, 17, 26, 48, 50—65, 69, 71, 79, 86, 90, 95, 97, 100, 105, 108, 110, 112—115, 118, 119, 122—124, 151, 159, 160, 186, 187, 192, 200, 202, 238, 262, 271, 275, 306, 307, 315, 407, 451, 478, 480
Кюн А. 347
Кюн-Шнидер Э. 116, 343

Лавелюк Дж. 312
Лавренко Е. М. 304
Лайель Ч. 5, 17, 44, 65, 69, 79, 82, 83, 88—97, 106, 110, 113—115, 125, 128, 130, 132—136, 138, 140, 141, 143, 145, 146, 151—152, 154, 163, 173, 234, 244, 265, 266, 356, 480
Лайонс М. 151
Лалл Р. 275, 351
Ламамнон 44
Ламарк Ж. Б. 17, 52, 55, 57, 62, 63, 65—69, 79, 82, 90, 91, 93, 94, 96, 111, 154, 166, 167, 169, 170, 171, 182, 189, 215, 218, 219, 297, 306, 307, 480, 485
Ланг У. 283
Ландманн О. 32
Лапкин И. Ю. 304, 481
Лаплас П. С. 80, 151
Лапо А. В. 99, 480
Лаубенфелс М. 416
Лебедев Д. В. 32, 479, 480
Лебедев Н. В. 31
Левинтон Дж. 461

Левис Е. 349
Левонтин Р. 325, 480
Лейбниц Г. В. 38, 45, 49, 51, 144, 154
Ле Конт Дж. 81, 95, 111, 216, 218, 219, 227—230, 232
Лелешук В. Л. 403, 480
Леонардо да Винчи 41, 43
Леонтьев К. Н. 282, 480
Лепешинская О. Б. 31
Лернер И. 325, 439
Леруа П. 182
Летер Р. 322
Линдберг Г. У. 410, 480
Линней К. 45—47, 52, 68, 90, 113, 307, 447
Листер М. 43
Литтров 62, 480
Личков Б. Л. 63, 121, 203, 267, 269—272, 406, 407, 480
Ловджой А. 42
Ломоносов М. В. 45, 481
Лоранс 71
Лоренц К. 346
Лотка А. 308
Лотси Я. 254
Лукашевич И. Д. 282, 481
Лукин Е. И. 326, 327, 332, 481
Лукина Т. А. 19, 187, 188, 344, 395, 481
Лунгерстаузен Г. Ф. 121, 481
Лурье Э. 60, 120
Лысенко Т. Д. 31, 33, 42, 69, 78, 126, 481
Львов А. 292
Льюис Г. 375, 376, 383
Любищенко В. Н. 279, 481
Любищев А. А. 12, 29, 32, 33, 34, 110, 281, 287, 288, 303—305, 470, 471, 481
Любомиров Д. Е. 351, 479
Людвиг В. 330, 346
Ляпунов А. А. 63, 473
Ляхин Ю. И. 478

Мадерсон П. 458
Майварт С. 26, 135, 144, 145, 175—182, 212, 218, 301
Майр Э. 18, 19, 24, 61, 69, 79, 89, 95, 102, 108, 132, 154, 208, 319,

323—326, 330, 334, 336, 342, 345, 348, 353, 364, 372, 373, 378—384, 394, 428, 438, 461, 464, 481
Мак-Артур Р. 420
МакКлинтон Б. 376
Макменагин М. Э. С. 415, 418
Максимович М. А. 98
Малахова И. Г. 19, 262, 481
Малиновский Ю. М. 273, 410, 481
Мальтус Т. 131, 163
Маргелис Л. 335, 336, 481
Марков А. В. 420, 481
Маркс К. 59, 89, 131, 155, 447, 481
Мартынов Н. Е. 265, 273, 481
Марш О. 213, 242
Маршалл Г. 279
Маршалл Л. 312, 481
Матвеев Б. С. 70, 301, 481
Маттей Р. 81
Медников Б. М. 334
Мейен С. В. 29, 30, 402, 438, 470, 481, 482
Мейнан 71
Мейнард-Смит Дж. 456
Меллер Г. 325, 429
Мельничук В. И. 478
Менделеев Д. И. 200
Мендель Г. 26, 252, 254, 317
Мензбир М. А. 126, 145, 254
Меннер В. В. 264, 412, 482
Мережковский К. С. 335
Мернер Н. А. 410, 415, 482
Мертенс Р. 292
Мечников И. И. 196
Миклин А. М. 132, 482
Микулинский С. Р. 98, 188, 478, 482, 484
Милановский Е. В. 262, 264, 482
Милановский Е. Е. 262, 264, 265, 273, 482
Миллер Х. 170
Миль С. 163
Мильн-Эдварс А. 68, 137, 160
Митрохин Л. Н. 213, 482
Михэн Т. 218, 226
Мичурин И. В. 31
Миясино А. 265, 482
Моисеев Н. Н. 482
Мопертюн П. 49, 51, 310

Морган Т. Г. 35, 78, 302, 482
Моррис Г. 466, 482
Мурчисон Р. 79, 86, 106, 169, 170
Мьльников С. В. 478
Мэттью У. Д. 18, 259, 299, 352, 411
Мэтью П. 18
Мюллер А. 273, 348, 398, 408
Мюллер Ф. И. 76, 183, 482
Мюнцинг А. 340

Назаров В. И. 9, 10, 13—15, 19, 23, 25, 78, 182, 217, 220, 292, 339, 393, 425, 432, 468, 482
Найдин Д. П. 410, 482
Наливкин Д. В. 264
Нахтхейм Г. 347
Неймайр М. 210, 237, 238, 242, 268, 483
Неймарк Е. Б. 420, 481
Некрасов А. Д. 60, 133, 483
Нельсон Г. 456
Неручев С. Г. 273, 483
Нестеренко П. Г. 408, 477
Никольский А. М. 29, 303, 483
Ницше Ф. 261, 282, 289
Новинский И. И. 31
Нодэн Ш. 26
Нурбаев С. Д. 484
Ньютон И. 49, 164, 200, 202, 348
Ньюэлл Н. Д. 7, 357, 409, 410, 414, 483
Нэгели К. 199, 308
Нэпир Б. 466
Нэф А. 34, 110, 281

Оберте-Бринка К. 264
Обручев В. А. 264, 266, 483
Ог Э. 262
Озима М. 418, 483
Окен Л. 62, 108
Оленов Ю. М. 364, 483
Олсон Э. 325, 450
Омалиус д'Аллауа Ж. 79
Оно С. 483
Орлов С. А. 9, 14, 15, 19, 22, 31, 104, 149, 432, 433, 469, 475, 483
Оруэлл Дж. 34

Осборн Г. Ф. 13, 213, 217, 218, 233, 255, 259, 260, 268, 297—300, 352, 369, 479
Оуэн Р. 26, 77, 106, 107, 114, 115, 126, 151, 169, 171—175, 181, 231, 468
Оцава Т. 442
Оше Г. 330, 334, 359

Паавер К. Л. 8, 15, 370, 432, 483
Павлов А. П. 19, 39, 40, 44, 60, 62, 63, 80, 118, 242, 260, 262, 267, 273, 276—278, 309, 311, 312, 483
Павлова М. В. 19, 60, 61, 268, 276, 402, 483
Паккард А. 218, 219, 225, 226
Палисси Б. 45
Паллас П. С. 45—47, 112, 160
Палмер Т. 16—18
Панфилов Д. В. 422, 483
Парамонов А. А. 126, 133, 327, 328, 360, 364, 474, 483
Паррот И. Ф. 99
Парсонс Т. 139, 140, 215
Паули А. 219
Пейли В. 38, 89, 90, 108, 143
Пенни Д. 156, 157
Перль Р. 302
Петерс Г. 322
Петри Д. 462
Пивто Ж. 292
Пиктэ Ф. 160
Пинг Т. 431
Плате Л. 254, 275, 276, 483, 484
Платон 41, 42, 109, 471
Платонов Г. В. 31
Подолинский С. А. 308
Полани М. 28, 484
Поляков И. М. 63, 70
Полянский В. И. 478
Полянский Ю. И. 29, 43, 326, 343, 474, 478, 479, 484
Поппер К. 89
Потонье Р. 260
Поярков Б. В. 19, 484
Презент И. И. 29, 31, 126
Принн Р. 418
Провайн В. 325, 326, 461
Пфейфер Э. 220
Пэджд Д. 39, 152, 484

Равикович А. И. 19, 38, 39, 86, 95, 125, 129, 484
Райдер Д. 219
Райков Б. Е. 98, 188, 189, 206, 484
Райт С. 325, 349, 353, 357, 360—362, 380, 382, 383, 429, 431, 445, 464
Райф В. 34
Расницын А. П. 59, 422, 423, 484
Рассел Д. Э. 413, 484
Рауп Д. 20, 404, 414, 467, 484
Раутиан А. С. 30, 494
Резанов И. А. 45, 262, 484
Рейлджмент Р. 442
Рейли Д. 44
Ремане А. 281, 369
Ремизов И. Н. 304, 480
Ремизовский М. И. 401, 484
Ренш Б. 36, 323, 325, 327—329, 345, 346, 354, 360, 371, 372, 394
Решетов В. Ю. 422, 484
Родс Ф. 156, 157
Роза Д. 260, 261, 267, 283, 306, 369
Розанов В. В. 208
Ролле Ф. 103, 123, 484
Ротке Г. 389
Роэ А. 352
Ру В. 255, 283
Рубайлова Н. Г. 176, 484
Рубцова З. М. 373, 484
Рулье К. 98
Рычков Ю. Г. 9, 484
Рьюз М. 131, 133, 153
Рэфф Р. 9, 76, 485
Рюгер Л. 346

Сакаи К. 326
Саломон В. 269
Салоп Л. И. 273, 412, 485
Самойлов В. С. 486
Сардоников Н. М. 412, 480
Сарычева Т. Г. 8, 485
Светлов П. Г. 29, 281
Светоний Транквил 41
Северцов А. Н. 76, 131, 196, 200, 285, 293, 336, 359, 365, 377, 378, 387, 485, 488
Северцов С. А. 327, 332, 485
Седжвик А. 17, 48, 79, 81, 86, 97, 98, 106, 107, 123, 128, 160, 169, 170
Сейлер Дж. 372

Семлл В. 466
Сенянинова-Корчагина М. В. 279, 413, 485, 487
Сепкоский Дж. 414, 421, 422, 467
Серавин Л. Н. 66, 485
Серебровский А. С. 327
Серр Э. 76, 93
Симпсон Дж. Г. 21, 95, 153, 154, 157, 158, 273, 297, 298, 300, 319, 325, 327, 330, 336, 345, 348, 349, 351—360, 363—369, 370, 380, 382, 383, 394, 414, 429, 435, 436, 443, 479, 483, 485
Сипливинский В. Н. 246, 473
Скворцов А. К. 482
Скотт Г. 442
Скотт Д. 260
Скотт У. Б. 296, 297, 300, 352
Скудо Ф. 158
Смирнова И. В. 486
Смит А. 131, 163
Смит В. 283
Смит У. 47, 79
Смит Я. 417
Смокович В. 327
Соболев Д. Н. 13, 19, 20, 23, 26, 33, 41, 44, 60, 62, 118, 237, 242, 245, 267, 272, 276, 278, 281, 284, 285, 287, 288, 302—315, 479, 480, 485
Соболь С. Л. 41, 43, 44, 134, 165, 485
Соколов Б. С. 116, 402, 412, 482, 488
Спенсер Г. 212, 218, 226, 227, 308, 485
Спринкл Дж. 442
Стеббинс Дж. Л. 324, 325, 331, 342, 345, 353, 378, 390, 391, 460, 464
Стегний В. Н. 9, 485
Стеллер Г. В. 45—46
Стено Н. 43
Степанов Д. Л. 7, 19, 189, 218, 219, 233, 299, 402, 410, 414, 485
Стилл Д. 466
Стовас М. В. 408, 477
Страпон 40, 41
Страхов Н. М. 264, 406, 485
Страхов Н. Н. 206, 208, 485
Строгонов Б. П. 206, 485
Стэнли С. 21, 332, 434, 443, 445, 446, 450, 451, 457, 467, 484
Суиннертон Г. 292
Суинтон У. 292

Сукачев В. Н. 33
Суков Н. Н. 44
Сулави Ж. 44
Султанов К. М. 278, 485
Сутт Т. Я. 188, 438, 486
Сушкин П. П. 260, 267, 274, 276, 309, 486
Сцалаи Т. 269
Сэмера Дж. 154

Талиев В. И. 29, 249, 486
Татаринов Л. П. 7—9, 15, 19, 104, 116, 233, 258, 276, 278, 342, 369, 370, 402, 403, 418, 432, 469, 486
Таусон В. О. 278, 486
Тахтаджян А. Л. 9, 76, 279, 335, 378, 391, 428
Твардовский А. Т. 471
Тейе А. 351
Тейяр де Шарден П. 122, 228, 303
Темплтон А. 455
Тенцель Э. 43
Теофраст 41
Тесье Ж. 325
Тетушкин Е. Я. 9, 295
Тетьяев М. М. 263, 266, 486
Тимирязев К. А. 31, 59, 126, 206, 208, 246, 249, 254, 486
Тимофеев-Ресовский Н. В. 36, 308, 325, 327, 338, 343, 346, 347, 486
Тиньяков Г. Г. 9, 386, 477
Тихомиров В. В. 63, 262, 486
Тихоненко Т. И. 9, 486
Тодес Д. 325
Тойнби А. 205
Токин Б. П. 29
Толмачев Дж. 276
Том Р. 8
Томпсон Р. 21
Томсон У. 231
Торт П. 322
Трайверс Р. 337
Трофимов Б. А. 422, 484
Трошин Д. М. 31
Турресон Г. 326
Уайт М. 325, 342, 375, 376
Уголев А. М. 308, 375, 486
Уилберфорс 151, 162

Уилсон Э. 420
Уиннертон К. 368
Умов Н. А. 282, 486
Уолдингтон К. 35, 66, 429
Уолкер М. 265, 487
Уоллес А. 107, 110, 148, 152, 164,
169, 171, 177, 253, 254, 307, 487
Уоткинс Дж. 418
Урбанек А. 133
Урманцев Ю. А. 30, 482, 487
Усов М. А. 263, 264, 266, 487
Уэбб С. 420, 487
Уэвелл В. 39, 48, 56, 70, 71, 81, 87,
113, 120, 169, 170, 487
Уэлдон У. 254

Фаминцын А. С. 200, 208, 335, 485,
487
Федонкин М. А. 412, 485
Федоров А. А. 385, 487
Федосеев П. Н. 487
Фейерабенд П. 28, 487
Филатов Д. П. 74, 487
Филипс Дж. 120
Филипченко Ю. А. 12, 28, 60, 176,
189, 197, 204, 206, 208, 222,
225, 233, 246, 249, 304, 337,
428, 487
Филлипс Дж. 79
Филлипс У. 79
Фихте И. Г. 183
Фишер А. 415
Фишер Р. А. 325, 353, 357, 360
Флуранс П. 160
Форд Е. 325, 357
Франсэ Р. 219
Фрех Ф. 273
Фриз Г. де 12, 13, 22, 26, 97, 145,
199, 211, 241, 249, 250, 252, 253,
254, 275, 287, 298, 301, 317, 339,
484, 487
Фуко М. 8, 28, 64, 487

Хаин В. Е. 63, 262, 486
Хайнеманн М. 483
Хаксли Дж. 37, 145, 319, 320, 325,
327, 328, 345, 354, 358, 371, 487
Халл Дж. 262
Хартманн Х. 418

Хахина Л. Н. 279, 335, 475, 487
Хаями И. 442
Хеберер Г. 35—37, 292, 323, 327,
345, 346—351, 394, 399, 414
Хейл М. 44
Хеннинг Э. 292
Херре В. 346
Хесин Р. В. 9, 331—333, 377, 487
Хитчок Э. 81
Ходж М. 126
Холдейн Дж. Б. С. 325, 352, 353,
357, 360
Холл Б. 33
Холл Дж. 81
Холодковский Н. А. 65, 197, 199, 206,
487
Холтон Дж. 27, 487
Хомизури Г. П. 81, 487
Хоссфельд У. 35, 388, 487, 488
Хэббс К. 429
Хэйс Дж. 442
Хэллем Э. 265, 273, 410, 487
Хюне Ф. 34, 293

Циглер 255
Циммерманн В. 12, 36, 133, 323,
327, 345—347, 378
Циттель К. 59, 234, 235, 250, 260,
369, 487

Чайковский Ю. В. 29, 30, 482, 487
Чарлзворф В. 460
Чемберлин Т. 409
Чемберс Р. 77, 111, 165—173
Чепалыга А. Л. 402, 480
Чермак Э. фон 317
Чернышевский Н. Г. 88—89, 487
Четвериков С. С. 322, 325—327, 330,
487
Чижевский А. Л. 466
Чуди Р. 404, 487
Чулок С. 281
Чумакова Н. М. 121, 482, 488

Шапиро Дж. 33
Шарпантье 120
Шятский Н. С. 7, 125, 128, 129, 262,
264, 407, 488

Шаффер Б. 341
Швалбе 255
Шваниц Ф. 342, 346, 378, 389
Шварц Дж. 18
Шейхцер И. Я. 43
Шеллинг Ф. В. 62, 183, 187
Шенгер А. Дж. 482
Шиманский В. Н. 402, 488
Шимквич В. М. 29, 51, 71, 72, 254,
256—258, 488
Шиндевольф О. 7, 13, 14, 19, 23,
25, 36, 59, 76, 156, 200, 245,
250, 285, 290, 293, 296, 303, 315,
346—348, 350, 352, 357, 369,
377, 393—401, 411, 413, 424,
450
Широков А. З. 408, 477
Шишкин М. А. 30, 488
Шкловский И. С. 279, 413, 480
Шлотгейм Э. Ф. 44, 99
Шмальгаузен И. И. 36, 37, 66, 76,
285, 308, 323, 325, 327, 328, 330,
332, 344, 345, 354, 360, 365, 374,
428, 488
Шмерлинг Ф.-Ш. 163
Шнейдер Ю. В. 484
Шопенгауэр А. 77, 188, 189
Шопер Т. 467
Шор Г. 38
Шпенглер О. 34, 205, 261, 282, 488
Шпренгер 310
Шрамм А. 293
Шрейдер Ю. А. 482
Штандфусс М. 253
Штейнманн Г. 261, 268, 273
Штернберг К. М. 99
Штилле Г. 7, 263, 269, 406, 407, 488
Штресеманн Э. 322
Штуббе Г. 388
Шухерт Ч. 262, 351

Эдвардс 75
Эймер Т. 283, 307
Эйнштейн А. 92, 93
Эйхвальд Э. 98
Элдридж Н. 25, 30, 91, 155—157,
302, 320, 367, 381, 432—448,
457, 467
Эли де Бомон Ж. Б. 48, 80, 81, 96,
261

Эльвид Э. 43
Эмери К. 488
Эмерсон А. 336
Эмилиани Ц. 417
Эмпедокл 41
Энгельс Ф. 59, 88, 89, 447, 481,
488
Эпикур 41
Эрвин Д. 377
Эренберг К. 34
Эфроимсон В. П. 146

Юнгерман А. Е. 488
Юнкер Т. 35, 487, 488

Яблоков А. В. 8, 127, 485, 486,
488
Яблоков-Ханзорян С. М. 411, 488
Яковлев Н. Н. 260, 267, 274—276,
287, 488
Янош 341
Яншин А. Л. 262, 265, 407, 480

Abel O. 260, 268, 488
Adams M. B. 326, 489
Adanson M. 208, 489
Aescht E. 516
Agassiz E. 105, 489
Agassiz L. 74, 97, 102, 105, 107—
109, 111, 113—115, 117, 118, 120,
309, 489, 494, 508, 516
Ager D. V. 442, 489
Alberch P. 463, 505, 507
Allen G. 301, 489
Alvarez L. W. 416, 489
Alvarez W. 233, 279, 416, 417, 489
Anderson E. 360, 389, 503
Anderson E. J. 441, 489, 505
Andree K. 129, 489
Andrens P. 462, 514
Arthur W. F. L. S. 463, 489
Asaro F. 489
Aubrecht J. 516
Audova A. 275, 489
Avisé S. 462
Ayala Fr. 9, 132, 213, 460, 490, 494,
495, 514

- Baer K. F. 187, 188, 490, 507
 Barrent P. 492
 Bartholomer M. 152, 165, 498
 Barton R. 126, 490
 Bateson W. 252, 254, 301, 490
 Bauer H. 323, 490
 Bayertz K. 516
 Beatty J. 326, 334, 378, 490
 Bennett G. 515
 Beringer C. 292, 490
 Bertrand M. 242, 490
 Bertrand R. 441, 503
 Beurten K. 265, 275, 290—292, 490
 Beurton P. 127, 490
 Birx J. 511
 Blanc M. 454, 458, 490, 494
 Blundell D. J. 505
 Bock W. 30, 378, 490
 Boesiger E. 325, 494
 Bonik K. 30, 468, 499
 Bonnet Ch. 45, 51, 490
 Bourdier F. 490
 Boureau Ed. 414, 490
 Bowen R. 491
 Bowen F. 215, 491
 Bowlby J. 126, 491
 Bowler P. 126, 131, 160, 165, 168, 189, 190, 296, 317
 Bretsky P. W. 440, 491
 Bretsky S. S. 440, 491
 Britten R. 9, 491
 Brocchi J. 283, 491
 Brocher B. V. 494
 Brömer R. 493, 495, 496
 Brongniart A. 510
 Bronn H. G. 123, 189, 190, 192, 491, 499
 Brooks D. R. 459
 Brooks W. K. 301, 491
 Brough J. 81, 148, 491
 Browne J. 131, 162, 491
 Brush S. 104, 491
 Brücher H. 388, 491
 Bubnov S. N. 263, 491
 Buch L. 80, 491
 Bucharin N. J. 321, 492
 Bücher W. H. 263, 491
 Buckland W. 81, 491
 Bülow K. 39, 125, 238, 262, 492
 Bunge M. 39, 492
- Burgeff H. 388, 492
 Burkhard R. W. 66, 378, 492
 Bush G. L. 428, 450, 492, 517
- Cain J. 378, 492
 Calvin C. 492
 Camp M. J. 499
 Campbell C. A. 515
 Campbell S. 9, 126, 492
 Cannon S. 126, 492
 Cannon H. G. 125, 492
 Cannon W. 39, 86, 87, 492
 Carson H. L. 382, 384, 450, 492
 Case S. M. 492, 517
 Chaline J. 492
 Chambers R. 77, 167, 168, 492
 Charlesworth B. 460, 492
 Chubb S. 436, 505
 Clausen J. 389, 493
 Clen M. 515
 Cole B. 126, 493
 Cole J. 104, 493
 Coleman W. 58, 60—62, 70, 152, 493
 Conybeare J. 79, 81, 493
 Cope E. D. 200, 218—220, 224, 267, 287, 297, 493
 Correns C. 510
 Cotta B. 240
 Cracraft J. 457, 459, 493
 Cravens H. 217, 493
 Cuvier G. 52, 53, 57, 58, 69, 490, 493, 510
- Dacey M. F. 503
 Dacqué E. 110, 260, 286, 293, 295, 493
 Dalcq A. 35, 200, 296, 493
 Dall W. H. 493
 Dana J. 120, 493
 Darlington C. 327, 493
 Darwin Ch. 107, 108, 127, 135, 153, 490, 491, 493—496, 499, 502, 506, 507, 510
 Darwin Fr. 493
 Davidson E. 9, 491
 Dawkins R. 461, 494
 Dawson J. W. 231, 494
 Dean D. 83, 494
 Deichmann U. 27, 494
- Dennet D. C. 472, 494
 Depew D. 30, 468, 494
 Desmond A. 126, 162, 165, 468, 494
 Devillers Ch. 454, 494
 Dexter R. 98, 494
 Diamond J. 472, 494
 Diener K. 245, 260, 494
 Dietrich M. 38, 425, 428, 494
 Dingu L. 494
 Dobzhansky Th. 9, 12, 322, 325, 327, 330, 334, 338—340, 428, 429, 490, 494, 514
 Dodson M. M. 442, 495
 Doolittle W. F. 463, 510
 D'Orbigny A. D. 97, 100—102, 495, 500
 Douglas M. F. 462, 495
 Dover G. 458, 491, 494
 Drake C. L. 418, 507
 Dumrill C. 493
 Dupree A. H. 213, 495
 Durest C. 255, 495
- Eaton T. H. 495
 Edlinger K. 30, 495
 Ehrenberg K. 495
 Eile de Beamant J. B. 80, 495
 Eimer Th. 283, 188
 Eldredge N. 8, 91, 127, 156, 244, 254, 339, 351, 360, 432, 434—436, 438, 441—443, 445, 446, 451, 457, 495, 498
 Ellegard A. 169, 170, 231
 Emerson A. 336, 495
 Emillani C. 495
 Engelhard D. V. 183, 495
 Engles E.-M. 183, 494, 495
 Engles W. R. 9, 495
 Enrenberg K. 495
 Erwin D. H. 9, 377
- Fahlbush V. 496
 Falk R. 27, 508
 Fisher A. 415, 496
 Fisher W. 494
 Fitch W. M. 334, 463, 496
 Flessa K. W. 440, 496
 Forthergill Ph. 12, 496
 Fox T. W. 8, 496
- Franz V. 308, 496
 Frech F. 273, 496
 Freger J. 496
 Freud S. 506
 Fritch K. 267, 496
 Fritscher B. 515
 Fuhlbusch V. 496
 Futuyama D. L. 496
- Gainon J. 164, 496
 Galton F. 301, 496
 Gardiner B. 91, 496
 Gardner E. 12, 496
 Gautrey P. 492
 Geoffroy St.-Hilaire E. 77, 490
 Geoffroy St.-Hilaire I. 255, 496
 Gershenowitz G. 351
 Gershenwitz H. 496
 Gertsen D. 47, 93, 496
 Ghiselen M. 30, 126, 135, 165, 496
 Giddings L. V. 455, 514
 Gillispie C. C. 38, 81, 158, 161, 237, 497
 Gilluly J. 273, 498
 Gingerich P. D. 157, 442, 497
 Glich T. 514
 Godfrey L. 104, 496, 497
 Goldschmidt R. 35, 225, 255, 424—426, 428, 494, 497, 506, 514
 Golubovsky M. D. 497
 Goodwin B. C. 9, 497, 505
 Göppert T. 240, 497
 Gothan W. 260, 497
 Gottschalk W. 9, 388, 497
 Gould S. J. 8, 34, 91, 127, 155, 156, 227, 254, 302, 351, 425, 430, 432, 434—436, 438, 441—443, 445, 446, 448, 449, 451—453, 457, 458, 462, 467, 495, 497, 509
 Grabau A. W. 264, 498
 Grant W. 382—383, 460, 498
 Gray A. 90, 122, 163, 215, 229, 498
 Green J. 126, 132, 499
 Greenwood P. 462, 496, 498
 Gregorio M. D. 165, 499
 Gross W. 397, 499
 Gruber J. W. 175, 499
 Guntau M. 39, 499
 Günther K. 126, 132, 133, 494
 Gutmann W. 30, 468, 495, 499

- Haber F. C. 161, 499
 Haeckel E. 126, 499
 Haffer L. 292, 499
 Hallam A. 418, 499
 Hamilton W. 337, 499
 Hansen B. 191, 499
 Harper G. W. 441, 499
 Harris E. 126, 161, 499
 Hatfeld C. B. 499
 Haug E. 262, 499
 Haymi J. 442, 499
 Hays J. D. 442, 502
 Hayward J. 11, 28, 499
 Heberer G. 19, 292, 323, 345—347, 399, 499
 Hecht M. 341, 441, 500
 Hedgecoe A. M. 38, 500
 Heer O. 197, 240, 241, 500
 Henbest I. 273, 398, 408, 500
 Henderson F. 515
 Henning E. 260, 500
 Henri T. 101, 500
 Herbert S. 492
 Herre W. 369, 377, 500
 Hitchcock E. 81, 82, 500
 Hochfeld R. 494, 500
 Hodge M. J. S. 126, 132, 165, 500
 Hoernes R. 267, 270, 500
 Hoff K. 82, 83, 500
 Hoffman A. 341, 500
 Hofmeister W. 198, 500
 Hölder H. 44, 500
 Holton U. 27, 500
 Hooykaas R. 125, 237, 500
 Hopwood N. 27
 Hossfeld U. 35, 36, 250, 346, 493—496, 500
 Hsu K. 500
 Hubbs C. 429, 500
 Hull D. 98, 107, 126, 189, 500, 501
 Huxley T. H. 137, 138, 151, 152, 169, 198, 490, 494, 501, 508, 513
 Huxley J. 37, 145, 327, 371, 501
 Huxley L. 501
 Hyatt A. 218, 222, 223, 283, 501
- Jablonski K. D. 508
 Jaeger J. 501
 Jackel O. 281, 283, 289, 501
 Jahn I. 12, 28, 496, 501
- Jeppsen G. 9, 496, 501
 Jha S. 28, 501
 Jhonson J. 501
 Jmbrie J. 440, 496
 Johannsen W. 501
 Jordy W. H. 230, 501
 Jsse Kutz-Wolsky M. de 450, 451
 Jukes T. H. 334, 432, 502
 Junker T. 27, 127, 204, 317, 351, 388, 494, 501
- Kaplan A. 371, 502
 Kaufmann D. 496
 Kaup J. 76, 502
 Kellog D. E. 442, 502
 Kellog V. L. 301, 502
 Kemp T. S. 462, 502
 Kidwell M. 9, 502
 Kimura M. 334, 432, 502
 King J. L. 334, 432, 502
 King M. C. 375, 502, 517
 King C. 229, 502
 Kitts D. 441, 502
 Klawer J. 87, 502
 Kohn D. 126, 132, 136, 492, 502, 514
 Koken E. 235, 236, 260, 502
 Kolchinsky E. J. 20, 35, 182, 184, 304, 502, 507, 511
 Kölliker A. 77, 124, 192—196, 502
 Korochkin L. 9, 503
 Korschinsky S. J. 246, 503
 Kowalevsky A. O. 503
 Kowalevsky V. O. 267, 503
 Krausse E. 496, 516
 Kroll J. 516
 Kuhn O. 292, 345, 503
 Kühn-Schnyder E. 60, 98, 116, 121, 123, 343, 503
 Kurten B. 8, 370, 503
- L'vtrup S. 127, 156, 504
 Laitko H. 494
 Lamarck J. B. B. A. 66, 82, 492, 496, 501, 503
 Lamprecht H. 388, 503
 Lande R. 492
 Landman O. 33, 503
 Lantzy R. J. 415, 503
 Laporte L. E. 503
- Laubenfels M. 279, 416, 503
 Laurent G. 501, 503
 Le Conte J. 95, 111, 227, 229, 503
 Lefèvre W. 66, 503
 Lerner J. 439, 503
 Leroy P. M. D. 182, 503
 Lesperance P. J. 441, 503
 Lessertisseur J. 370, 503
 Levinton J. 461, 463, 503
 Lewin R. 384, 454, 458, 504
 Lewin B. R. 9, 333, 503
 Lewis H. 376, 382, 504
 Lewontin R. C. 449, 498, 504
 Lindsay D. W. 462, 504
 Liniger H. 414, 504
 Livingston D. 212, 504
 Loper D. E. 409
 Löther R. 126, 496, 501, 504
 Lotsy Ja. 254, 504
 Lourent G. 65, 501, 503
 Lovejoy A. O. 39, 42, 165, 217, 504
 Lovelock J. E. 99, 121, 504
 Lubosch W. 70, 504
 Ludwig W. 330, 504
 Lull R. S. 275
 Lurie E. 42, 59, 98, 105, 107, 120, 123
 Lye'll Ch. 39, 69, 83—97, 163, 490, 494, 496, 504, 505
 Lyell K. 504
 Lyman R. F. 517
 Lyons M. 151, 165
- Mackensie F. T. 503
 Macracis K. 27, 505
 Maderson P. 488, 505
 Maier W. 281
 Makurath J. H. 441, 505
 Malthus Th. R. 491
 Mandelbrote S. 515
 Margolis E. 334, 496
 Marshall H. T. 267, 279, 505
 Matthey R. 9, 81
 Matthew W. D. 300, 436, 505
 Matthey R. 148, 505
 Mayer A. G. 219
 Mayer J. 496
 Mayhard-Smith J. 456, 508
 Mayo O. 458, 505
 Mayr E. 12, 18, 28, 35, 38, 42, 56, 61, 69, 70, 77, 79, 98, 103, 108, 115, 123, 125, 126, 132, 136, 192, 251, 324, 353, 327, 351, 380—382, 428, 445, 461, 464, 490, 492, 496, 505, 506, 514
- McArthur R. 420, 440, 505
 McCartney K. 409, 504
 McClintock B. 9, 376, 506
 McKinney H. 163, 468, 506
 Measther M. 506
 Meehan T. 226, 506
 Meijer O. 513
 Meinteid Ch. 506
 Mendel G. 510, 513
 Mertens R. 292, 506
 Meyen S. V. 30, 110, 506
 Miller H. 170, 506
 Miller M. A. 27, 506
 Millhauser M. 165, 506
 Mitchel H. 489
 Mivart St. G. L. 124, 175, 176, 506
 Moore J. R. 126, 162, 232, 494, 504, 506
 Morgan T. H. 302, 489, 506
 Mörner N. A. 415, 506
 Morris P. 111, 506
 Morris H. 104, 506
 Müller A. 273, 398, 408, 506
 Müntzing A. 340, 506
 Murchison R. I. 170
- Naef A. 110, 281, 506
 Nageli C. 199, 308, 506
 Nelson G. 456, 506
 Neumayr M. 210, 287, 506
 Newell N. 273, 395, 410, 414, 507
 Noll M. 212, 504
 Nordenskiöld E. 12, 507
 Norell M. A. 463, 507
 Nötzold P. 494
 Novasec M. J. 463, 507
 Numbers R. 107, 211, 212, 493, 507
- O'Brien Ch. F. 507
 Officer Ch. B. 418, 507, 515
 O'Grady R. T. 463, 507
 Oldroyd D. 79, 116, 132, 507
 Olson E. C. 456, 507
 Oosterzee P. 148, 507
 Orel V. 252, 507

- Orlov S. A. 182, 184, 507
 Orzack S. H. 461, 468, 507
 Osborn H. F. 39, 255, 268, 297—299, 507
 Osche G. 359, 507
 Ospovat D. 126, 132, 507
 Oster J. 463, 507
 Owen R. 169, 172, 174, 507, 510—513
 Owen Rev. R. 507
 Oxnard C. E. 442, 507
 Ozawa T. 442, 449
- Packard A. S. 218, 219, 226, 507
 Paley W. 38, 90, 508
 Pallas P. S. 45, 47, 508
 Palmer T. 16, 17, 468, 507
 Paradis J. 169, 508
 Parsons P. 330, 508
 Patterson C. 98, 116, 123, 508
 Patton J. L. 492
 Paul D. 27, 508
 Pavlov A. P. 118, 309, 508
 Peake J. 496
 Peckham M. 150, 508, 513
 Pennock R. 146, 508
 Penny D. 127, 156, 508
 Persons S. 228, 232, 508
 Peters G. 322, 324, 508
 Petry D. 462, 508
 Pfeifer E. J. 217, 220, 296
 Pickerling A. 511
 Pictet F. 123, 503
 Pilbeam D. R. 442, 508
 Popper K. 89, 508, 509
 Potonie R. 60, 508, 509
 Proctor R. 27, 508
 Provine W. 251, 253, 301, 360, 362, 429, 461, 504, 509, 514
 Pune K. 212
- Querner H. 496
- Rada R. 462, 509
 Radick G. 31, 132, 509
 Radl E. 12, 509
 Raup D. M. 8, 414, 452, 462, 498, 508, 509
- Raven P. H. 504
 Reich O. 82, 509
 Reid R. 30, 165, 176, 509
 Reif W.-E. 34, 292, 509
 Remane A. 281, 369, 509
 Rensch B. 36, 273
 Reymont R. A. 442, 509
 Rhenberger H. J. 252, 510
 Rhodes F. H. 127, 156, 510
 Richards R. A. 142, 510
 Richards R. J. 126, 143, 161
 Richmond M. 127, 502
 Ridley M. 510
 Riedl A. 30, 98, 116, 510
 Riedl R. 452, 510
 Rieppel O. 98, 116, 123, 510
 Riess J. 166, 510
 Roberts M. R. 504
 Robinson R. A. 437, 510
 Rogers J. 188
 Röhrs M. 377, 500
 Romer A. S. 408, 510
 Rosa D. 267, 283, 510
 Rose M. R. 463, 510
 Rothe H. 389, 510
 Rothpletz A. 263, 283, 510
 Roughgarden J. 441, 510
 Rudwick M. 51, 97, 452, 510
 Rupke N. 126, 171, 468, 495, 496, 510
 Ruse M. 12, 31, 35, 126, 132, 135, 153, 175, 324, 466, 508, 510
 Russel D. 510
 Russel E. 56, 60, 510
 Ryder J. A. 219, 511
- Sadler P. M. 463, 494
 Salmi M. 278, 511
 Salomon W. 269, 511
 Sapp J. 30, 468, 511
 Savage P. J. C. 456, 511
 Schaffer B. 341, 511
 Schindewolf O. H. 7, 59, 200, 245, 273, 279, 290, 292, 296, 394—397, 399—401, 408, 411, 511
 Schmidt H. 39, 82, 511
 Schopenhauer A. 188
 Schopf T. J. M. 462, 498, 509, 511
 Schwanitz F. 9, 342, 378, 389, 511
 Schwartz J. 18, 468, 511
 Scoon R. 217, 511
- Scott A. C. 505
 Scott G. H. 52, 442
 Scott W. B. 296, 297, 512
 Scott D. 260, 511
 Scudo F. 156, 158, 512
 Sedgwick A. 81, 97, 123, 170, 512
 Seger J. W. 496
 Seidlitz G. 202
 Seilacher A. 452, 512
 Senglaub K. 496, 501
 Sepkoski J. J. 8, 414, 498, 509, 512
 Seward A. C. 260, 512
 Shaw H. 233, 417, 512
 Simberloff D. S. 440, 448, 509, 512
 Simon C. M. 463, 503
 Simpson G. G. 8, 9, 21, 95, 110, 125, 153, 154, 156, 157, 273, 297, 300, 330, 355—357, 359, 363—368, 395, 408, 410, 435, 436, 443, 496, 499, 502, 512, 513
- Sladkin M. 492
 Sloan R. E. 418, 515
 Smidt L. 496
 Smith A. 131, 513
 Smith C. 513
 Smith J. 30, 47, 468, 510, 513
 Smocovitis V. 35, 324, 327, 513
 Smout K. 11, 28, 513
 Sonder R. 262, 513
 Spemann H. 74, 513
 Speta F. 516
 Sprinkee J. 437, 442, 510, 513
 Stambius J. 253, 513
 Stanley S. 8, 254, 332, 442, 443, 445, 446, 450
 Stauffer R. 127, 513
 Stebbins G. L. 9, 341, 342, 389, 390, 460, 464, 489, 494, 513, 514
 Steffof K. 514
 Steinmann G. 260, 267, 268, 273, 514
 Steller G. W. 46, 514
 Stern C. 425, 514
 Stevens C. H. 514
 Stille H. 269, 406, 514
 Stocking G. W. 217, 514
 Stommel H. 418, 514
 Stresemann E. 303, 323, 514
 Stringer C. B. 462, 514
 Strong D. R. 514
 Stubbe H. 388, 514
- Sturtevant A. H. 9, 514
 Süess E. 39, 40, 81, 124, 238, 241, 242, 262, 514
 Swartz L. 28, 514
 Szathmary E. 468, 513
 Szathmary E. 30, 468, 513
- Takhtajan A. L. 392, 428, 514
 Tattersall J. 442, 495
 Taylor P. 337, 514
 Templeton A. R. 455, 462, 514
 Thom R. 8, 515
 Thomas R. D. 452, 515
 Thompson H. M. 517
 Thomson P. 21, 463, 515
 Timofeef-Ressowsky N. W. 338, 515
 Tipton J. 146, 515
 Tolmacheff J. 276, 515
 Tort P. 493, 494
 Trivers R. 337, 428
 Tschulok S. 281, 515
- Urbanek A. 126, 133, 515
- Valentine J. W. 9, 156, 377, 464, 494, 515
 Van Andel T. H. 463, 515
 Van Valen L. 418, 515
 Vandell A. 296, 515
 Villee C. 429, 515
 Vorzimmer P. J. 176, 515
 Voss T. 30, 499
 Voswinkel P. 506
 Vrba E. S. 458, 515
 Vries H. de 97, 249, 252, 253, 301, 489, 513, 515
- Waagen W. 124, 209, 210, 287, 515
 Waddington C. 429, 515
 Wahlert G. von 359, 515
 Wahlsten D. 253, 516
 Wake D. 518
 Wake M. 516
 Wallace B. 504
 Walker A. 442, 516
 Walker E. P. 442, 516
 Wallace A. 169, 507, 516

Wallace B. 504
 Wallace D. 216, 504, 516
 Walliser O. 497
 Walther J. 82, 242—244, 260, 287,
 289, 516
 Wappler S. 19, 395, 516
 Ward H. 89, 516
 Warfield B. B. 504
 Webb D. S. 440, 516
 Weber B. 30, 468, 494
 Wedekind R. 260, 289, 516
 Wegener A. 263, 516
 Weiner D. 516
 Weingart P. 27, 516
 Weingarten M. 30, 468, 495, 516
 Weismann A. 254, 516
 Weldon W. F. R. 254, 516
 Werner A. G. 38, 516
 West R. R. 516
 Wettstein F. 388, 514
 Whewell W. 39, 48, 81, 170, 516
 White M. 9, 376, 450, 516
 Wiedmann J. 350, 404, 516, 517
 Wigand A. 81, 148, 200—202, 204,
 517

Wiley E. O. 459, 517
 Wilkins T. 230, 517
 Williamson P. G. 22, 211, 456, 458,
 511, 517
 Wilser J. 267, 279, 517
 Wilson A. C. 375, 450, 492, 502,
 517
 Wilson E. O. 420, 440, 467, 505,
 517
 Wilson L. G. 91, 125, 213, 517
 Winsor M. 89, 116, 517
 Wittkau-Horgby G. A. 127, 162, 517
 Wolsky A. 450, 508
 Woodruff R. C. 9, 377, 517
 Wright S. 9, 360, 362, 429, 445, 464,
 517
 Wuketits Fr. 28, 30, 518

Zeiler R. 210, 260, 287, 518
 Zevenhuzen E. 513
 Zimmermann W. 12, 36, 126, 133,
 323, 327, 343, 388, 502, 518
 Zittel K. 82, 234, 235, 260, 518
 Zuckerkandl E. 9, 295, 444, 518

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Часть I. Классический катастрофизм и антиэволюционизм	12
Глава 1. Исходные положения	12
1. 1. Историография катастрофизма и неокатастрофизма	12
1. 2. Типология катастрофизма и неокатастрофизма	20
1. 3. О периодизации истории неокатастрофизма	25
1. 4. Тематический анализ и другие методологические основания исследования	27
1. 5. Социальная и когнитивная история эволюционной биоло- гии	29
Глава 2. Катастрофизм в додарвиновской биологии	38
2. 1. Вводные замечания	38
2. 2. О некоторых истоках катастрофистских концепций	39
2. 2. 1. Элементы катастрофизма в мифологии и натурфилосо- фии Древнего мира	39
2. 2. 2. Катастрофистские представления в науке Нового вре- мени	42
2. 3. Классический катастрофизм (Ж. Кювье)	48
2. 3. 1. Социокультурный контекст возникновения класси- ческого катастрофизма	49
2. 3. 2. Основные принципы катастрофизма Ж. Кювье	52
2. 3. 3. Об отношении Ж. Кювье к концепции многократных творений и эволюционизму	58
2. 4. Критика катастрофизма с позиций ламаркизма и мак- росальтационизм Этьена Жоффруа Сент-Илера	65
2. 4. 1. Униформизм Ж.-Б. Ламарка и катастрофизм	66
2. 4. 2. Макросальтационизм Э. Жоффруа Сент-Илера	69
2. 5. Катастрофизм, униформизм и микросальтационизм	79
2. 5. 1. Катастрофизм в геологии	80
2. 5. 2. Критика катастрофизма с позиций унифор- мизма	82
2. 5. 3. Микросальтационизм Ч. Лайеля	88
2. 6. Креационистский (теологический) катастрофизм	97
2. 6. 1. Катастрофические смены растительности	98
2. 6. 2. Концепция повторных творений А. Д'Орбиньи	100
2. 6. 3. Теологический катастрофизм Ж. Л. Агассиса	102

Часть II. Становление и диверсификация неокатастрофизма	125	5. 2. Эктогенетический неокатастрофизм в первой трети XX в.	266
Глава 3. Ч. Дарвин. Сальтационизм и градуализм	125	5. 2. 1. Тектонические гипотезы	269
3. 1. Вводные замечания	125	5. 2. 2. Климатические гипотезы	273
3. 2. Униформизм в ранних геологических работах Ч. Дарвина	128	5. 2. 3. Газовые гипотезы	277
3. 3. От микросальтационизма к градуализму и неоуниформизму	132	5. 2. 4. Космические гипотезы	278
3. 4. Особенности дарвиновского униформизма и градуализма	141	5. 3. Автогенетический неокатастрофизм в Старом Свете	280
3. 5. Современные дискуссии о градуализме Ч. Дарвина	151	5. 3. 1. Телеологический сальтационизм	283
Глава 4. Возникновение эволюционного катастрофизма. Неокатастрофизм	159	5. 3. 2. Автогенетический циклический неокатастрофизм	289
4. 1. Вводные замечания	159	5. 4. Кризис неокатастрофизма в Новом Свете	296
4. 2. Телеологический неокатастрофизм	161	5. 5. Д. Н. Соболев — автор первой концепции синтетического неокатастрофизма	302
4. 2. 1. Р. Чемберс и прогрессионизм XIX в.	165	5. 5. 1. От филогении гониатитов к исторической биогенетике	304
4. 2. 2. Гипотеза «деривации» Р. Оуэна	171	5. 5. 2. Основные законы биогенетики	307
4. 2. 3. С. Д. Майварт и его критика теории естественного отбора	175	5. 5. 3. Диастрофы и анастрофы	311
4. 3. Телеологический сальтационизм в континентальной Европе	182	5. 5. 4. Биогенетические и космические циклы	313
4. 3. 1. Естественнонаучные и философские истоки телеологического сальтационизма	182	Часть III. Синтетическая теория эволюции и неокатастрофизм	317
4. 3. 2. Додарвиновский телеологический сальтационизм	184	Глава 6. СТЭ и мнимая дилемма сальтационизма и селекционизма	317
4. 3. 3. Телеологический сальтационизм в последарвиновский период	192	6. 1. Еще раз к вопросу о формировании СТЭ	317
4. 3. 4. Попытки синтеза телеологического сальтационизма с концепцией постоянства видов и градуализмом	200	6. 2. Существуют ли постулаты СТЭ?	327
4. 3. 5. Сальтационизм, теология и мутации В. Ваагена	208	6. 3. СТЭ и проблема факторов эволюции	329
4. 4. Неокатастрофизм в американском эволюционизме второй половины XIX в.	211	6. 4. О единстве механизмов микро- и макроэволюции	337
4. 4. 1. А. Грей: понимание постепенности эволюционного процесса	213	6. 5. Концепция аддитивного типогенеза Г. Хеберера	344
4. 4. 2. Особенности американского неоламаркизма	217	6. 6. Дж. Г. Симпсон и познание механизмов макроэволюции	351
4. 4. 3. А. Гайетт и Э. Коп о неравномерности эволюционного процесса	221	6. 6. 1. Вехи становления и развития ключевых идей	351
4. 4. 4. Неоламаркизм и сальтационизм	225	6. 6. 2. Единство микро- и макроэволюции	354
4. 5. Эктогенетический неокатастрофизм	233	6. 6. 3. Формы эволюции и концепция «квантовой эволюции»	359
4. 5. 1. Градуализм и идеи эктогенетического неокатастрофизма	234	6. 6. 4. Направленность эволюции	368
4. 5. 2. Возникновение эктогенетического неокатастрофизма	238	6. 6. 5. Палеонтология и познание механизмов макроэволюции	369
4. 6. Теория гетерогенезиса С. И. Коржинского (ранний мутационизм)	246	6. 7. СТЭ и проблема внезапного видообразования	371
Глава 5. Неокатастрофизм и дилемма сальтационизм—градуализм в первой трети XX в.	251	6. 7. 1. Постепенное накопление данных в пользу внезапного видообразования	373
5. 1. Причины усиления неокатастрофизма	251	6. 7. 2. Э. Майр и проблема внезапного видообразования	378
5. 1. 1. Мутационная теория и кризис селекционизма	252	6. 7. 3. Квантовое видообразование	382
5. 1. 2. Тератология и внезапное видообразование	255	6. 7. 4. Неоформогенное видообразование	385
5. 1. 3. Палеонтология и дилемма сальтационизма и градуализма	259	6. 8. Эволюция растений и сальтационизм	387
5. 1. 4. Неокатастрофизм и неоуниформизм в геологии	261	6. 8. 1. Проблемы скачкообразной эволюции в трудах В. Циммерманна	388
		6. 8. 2. Особенности исходного материала в формообразовании растений	388
		6. 8. 3. Морфологические сальтации у растений	391
		Глава 7. Неокатастрофизм в период доминирования СТЭ	392
		7. 1. Синтетическая концепция макроэволюции О. Шиндевольфа	393
		7. 1. 1. Эволюция взглядов О. Шиндевольфа	394
		7. 1. 2. Учение о типострофах	395
		7. 1. 3. Гипотеза о космических факторах эволюции	399

7. 2. Эктогенетический неокатастрофизм	401
7. 2. 1. А были ли кризисы?	401
7. 2. 2. Тектонические факторы	406
7. 2. 3. Нептунические гипотезы	409
7. 2. 4. Климатические гипотезы	411
7. 2. 5. Космические гипотезы	413
7. 2. 6. Химические гипотезы	415
7. 2. 7. Астероидная гипотеза	416
7. 2. 8. Экологические объяснения кризисов в истории Земли	420
7. 3. Теория макромутаций Р. Гольдшмидта	424
7. 3. 1. Основные положения	424
7. 3. 2. «Оппонент» или «еретик»?	428
Глава 8. СТЭ и концепция прерывистого равновесия	430
8. 1. «Case studies» и концепция прерывистого равновесия	430
8. 2. Прерывистое равновесие: рождение гипотезы	432
8. 3. Первые отклики	440
8. 4. Прерывистое равновесие: кристаллизация гипотезы	443
8. 5. Прерывистое равновесие: вызов СТЭ брошен	448
8. 6. Синтетическая теория эволюции: вызов принят	455
Перспективы нового синтеза (вместо заключения)	465
Литература	473
Именной указатель	529

CONTENTS

Preface	5
Part I. Classical Catastrophism and antievolutionism	12
Chapter 1. The stenting positions	12
1. 1. Historiography of catastrophism and neocatastrophism	12
1. 2. Typology of catastrophism and neocatastrophism	20
1. 3. On periodization of the neocatastrophism history	25
1. 4. The thematic analysis and the other methodological foundations of the research	27
1. 5. Social and cognitive history of evolutionary biology	29
Chapter 2. Catastrophism in pre-Darwinian biology	38
2. 1. Preliminary remarks	38
2. 2. On the some sources the catastrophical conceptions	39
2. 2. 1. Elements of catastrophism in mythology and naturphilosophy of the Ancient time	39
2. 2. 2. Catastrophical ideas in the science of the New Age	42
2. 3. Classical catastrophism (G. Cuvier)	48
2. 3. 1. Social and cultural context of the classical catastrophism rise	49
2. 3. 2. The main principles of G. Cuvier's catastrophism	52
2. 3. 3. G. Cuvier attitude to the conceptions of multycreation and evolution	58
2. 4. The criticism of catastrophism from the point of view of E. Geoffroy Saint-Hilaire's macrosaltationism	65
2. 4. 1. The J. B. Lamarck's uniformitarianism and catastrophism	66
2. 4. 2. The E. Geoffroy Saint-Hilaire's macrosaltationism	69
2. 5. Catastrophism, uniformitarianism and microsaltationism	79
2. 5. 1. Catastrophism in geology	80
2. 5. 2. The criticism of catastrophism from the point of view of uniformitarianism	82
2. 5. 3. Ch. Lyell's microsaltationism	88
2. 6. The creational (theological) catastrophism	97
2. 6. 1. The catastrophical changes of floras	98
2. 6. 2. The multycreational conceptions of A. D. D'Orbigny	100
2. 6. 3. Theological catastrophism of J. L. Agassiz	102

Part II. The rise and diversification of neocatastrophism	125
Chapter 3. Ch. Darwin. Saltationism and gradualism	125
3. 1. Preliminary remarks	125
3. 2. Uniformitarianism in the early geological works of Ch. Darwin	128
3. 3. From microsaltationism to gradualism and neouniformitarianism	132
3. 4. The peculiarities of Darwin's uniformitarianism and gradualism	141
3. 5. The modern discussions concerning Darwin's gradualism	151
Chapter 4. The rise of evolutionary catastrophism. Neocatastrophism	159
4. 1. Preliminary remarks	159
4. 2. Theological neocatastrophism	161
4. 2. 1. R. Chambers and the XIX century progressionism	165
4. 2. 2. The «derivation» hypothesis of R. Owen	171
4. 2. 3. St. G. Mivart and his criticism of natural selection	175
4. 3. Theleological catastrophism in the continental Europe	182
4. 3. 1. Scientific and philosophic backgrounds of the theleological saltationism	182
4. 3. 2. Pre-Darwinian theleological saltationism	184
4. 3. 3. Theleological saltationism in the post-Darwinian period	192
4. 3. 4. The attempts of syntheses of theleological saltationism with the conceptions of species stability and gradualism	200
4. 3. 5. Saltationism, theology and W. Waagen's mutations	208
4. 4. Neocatastrophism in American paleontology of the second half of the XIX century	211
4. 4. 1. A. Gray: The understanding of the evolutionary processes graduality	213
4. 4. 2. The specific traits of American neolamarckism	217
4. 4. 3. A. Hayatt and E. D. Cope on the irregularity of the rates of evolutionary processes	221
4. 4. 4. Neolamarckism and saltationism	225
4. 5. Ectogenetical neocatastrophism	233
4. 5. 1. Gradualism and ideas of ectogenetical neocatastrophism	234
4. 5. 2. The rise of ectogenetical neocatastrophism	238
4. 6. The theory of heterogenesis of S. I. Korschinsky (the early mutationism)	246
Chapter 5. Neocatastrophism and saltationism — gradualism dilemma in the first third of the XX century	251
5. 1. The causes of the neocatastrophism strengthening	251
5. 1. 1. The mutationism and the crisis of selectionism	252
5. 1. 2. Teratology and the sudden origin of species	255
5. 1. 3. Paleontology and saltationism — gradualism dilemma	259
5. 1. 4. Neocatastrophism and neouniformitarianism in geology	261

5. 2. The ectogenetical neocatastrophism in the first third of the XX century	266
5. 2. 1. Tectonic hypotheses	269
5. 2. 2. Climatic hypotheses	273
5. 2. 3. Gas hypotheses	277
5. 2. 4. Cosmic hypotheses	278
5. 3. Autogenetical neocatastrophism in the Old World	280
5. 3. 1. Teleological saltationism	283
5. 3. 2. Autogenetical cyclic neocatastrophism	289
5. 4. The crisis of neocatastrophism in the New World	296
5. 5. D. N. Sobolev — the author of the first conception of synthetic neocatastrophism	302
5. 5. 1. From phylogeny of goniatites to historical biogenetics	304
5. 5. 2. The main laws of biogenetics	307
5. 5. 3. Diastrophes and anastrophes	311
5. 5. 4. Biogenetical and cosmic cycles	313

Part III. Synthetic theory of evolution and neocatastrophism 317

Chapter 6. STE and imaginary saltationism — selectionism dilemma 317

6. 1. Once again on the question of STE origin	317
6. 2. Are the STE postulates existing?	327
6. 3. STE and the factors of evolution problem	329
6. 4. On the unity of micro- and macroevolutionary mechanisms	337
6. 5. The conception of the additiven typogenese of G. Heberer	344
6. 6. G. G. Simpson and the understanding of the macroevolutionary mechanisms	351
6. 6. 1. The origin and development of main ideas	351
6. 6. 2. The unity of micro- and macroevolution	354
6. 6. 3. The modes of evolution and conception of «quantum evolution»	359
6. 6. 4. The trends of evolution	368
6. 6. 5. Paleontology and the understanding of mechanisms of evolution	369
6. 7. STE and the problem of sudden speciation	371
6. 7. 1. The accumulation of the data on sudden speciation	373
6. 7. 2. E. Mayr and the problem of sudden speciation	378
6. 7. 3. Quantum speciation	382
6. 7. 4. Neoformogenic speciation	385
6. 8. The evolution of plants and saltationism	387
6. 8. 1. W. Zimmermann on the problems of jumping evolution	388
6. 8. 2. The specific of raw material in the evolution of plants	388
6. 8. 3. Morphologic saltation in the evolution of plants	391

Chapter 7. Neocatastrophism in the time of the STE predominance 392

7. 1. The O. H. Schindewolf synthetic theory of macroevolution	393
7. 1. 1. The development of the Schindewolf's hypothesis	394
7. 1. 2. The theory of tyostrophes	395
7. 1. 3. The hypothesis of cosmic factors of evolution	399
7. 2. The ectogenetical neocatastrophism	401
7. 2. 1. Are the evolutionary crises real?	401

7. 2. 2. Tectonic factors	406
7. 2. 3. Neptunic hypotheses	409
7. 2. 4. Climatic hypotheses	411
7. 2. 5. Cosmic hypotheses	413
7. 2. 6. Chemical hypotheses	415
7. 2. 7. Asteroid hypotheses	416
7. 2. 8. The ecological explanations of the crises in Earth history	420
7. 3. The R. Goldschmidt's theory of macromutation	424
7. 3. 1. The main principles	424
7. 3. 2. The «opponent» or the «heretic»?	428
Chapter 8. STE and the conception of punctuated equilibrium	430
8. 1. «Case studies» and the conception of punctuated equilibrium	430
8. 2. Punctuated equilibrium: The birth of hypothesis	432
8. 3. The first responses	440
8. 4. Punctuated equilibrium: The crystallization of hypothesis	443
8. 5. Punctuated equilibrium: The challenge to STE	448
8. 6. Synthetic theory of evolution: The challenge is accepted	455
The perspectives of the new synthesis (Instead of the conclusion)	465
References	473
Authors index	529

Научное издание

Эдуард Израилевич Колчинский

**НЕОКАТАСТРОФИЗМ И СЕЛЕКЦИОНИЗМ.
ВЕЧНАЯ ДИЛЕММА ИЛИ ВОЗМОЖНОСТЬ СИНТЕЗА?
(Историко-критические очерки)**

Утверждено к печати

*Санкт-Петербургским филиалом Института
истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова*

Редактор издательства *И. Л. Песенко*

Художник *Л. А. Яценко*

Технический редактор *Н. К. Румянцева*

Корректоры *Л. М. Бова, О. И. Буркова, Ю. Б. Григорьева и Ф. Я. Петрова*

Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г.

Слано в набор 01.03.2002 г. Подписано к печати 29.07.2002.

Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная.

Гарнитура Times New Roman Cug. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 35. Уч.-изд. л. 39.9.

Тираж 1000 экз. Тип. зак. № 3377. С 155

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1
main@nauka.nw.ru

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12

ISBN 5-02-026174-2



9 785020 261747