

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
Научный совет по проблеме
«Пути и закономерности исторического развития животных
и растительных организмов»

ЭВОЛЮЦИЯ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ КРИЗИСЫ

Ответственные редакторы
академик Л. П. ТАТАРИНОВ,
доктор биологических наук А. П. РАСНИЦЫН



МОСКВА
«НАУКА»
1987

Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987.

Сборник статей по материалам Школы по эволюционной палеонтологии, посвященный обзору современного состояния эволюционной теории. Статьи посвящены обзору данных по этапности, факторам и закономерностям эволюции биосферы, эволюционно-теоретическому значению данных по темпам эволюции и формулировке концепции адаптивного компромисса, анализу критериев и условий возникновения ароморфной организации, изложению концепции онтогенетических механизмов эволюции, анализу феноменов параллельной и направленной эволюции, рассмотрению своеобразия эволюционного процесса у прокариот.

Для биологов-эволюционистов, экологов, эмбриологов, генетиков, палеонтологов.

Рецензенты

Н. Н. Воронцов, С. В. Мейен, А. Г. Пономаренко

ЭВОЛЮЦИЯ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ КРИЗИСЫ

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор *Д.В. Петрова*. Технический редактор *О.В. Аредова*
Корректор *Е.А. Мишина*

Фотонабор выполнен во 2-й типографии издательства "Наука"

ИБ № 35586

Подписано к печати 27.11.86. Т-21446. Формат 70 × 100 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Литературная. Печать офсетная. Усл.печ.л. 13,0. Усл.кр.-отг. 13,3. Уч.-изд.л. 17,7
Тираж 1150 экз. Тип.зак. 1096. Цена 2 р. 70 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

ПРЕДИСЛОВИЕ

В наше время стало общепризнанным, что ускорение научно-технического прогресса требует опережающего развития фундаментальных наук. В области биологии это прежде всего исследования по физико-химическим механизмам жизнедеятельности, генетике, экологии, биологии развития и по эволюции. Исследования тесно взаимосвязаны.

Наибольшие успехи за последнее десятилетие достигнуты в области изучения физико-химических основ жизнедеятельности, сильно продвинувшие нас к ответу на вопрос, что представляет собой жизнь с точки зрения физики и химии. Создание общей теории индивидуального развития во многом тормозится недостатком точных знаний о механизмах генного контроля над морфогенетическими процессами. В теории эволюции мы сейчас переживаем период, когда определенную популярность приобрели высказывания авторов, требующих если не полного отказа от дарвинизма, то, во всяком случае, его широкой модернизации. Особое распространение за последнее десятилетие приобрели различные сальтационистские и неокатастрофические концепции.

Сам по себе сальтационизм не нов; с подобными взглядами выступали и предшественники Дарвина, и его современники. Новым является то, что теперь сальтационизм получил некоторую поддержку в достижениях современной биологии — кариосистематике, молекулярной биологии, биологии развития, палеонтологии. Хотя факты, положенные в основу сальтационистских концепций, на наш взгляд, совершенно недостаточны, на них основывается все усиливающаяся тенденция к ревизии основных положений дарвинизма. На наших глазах рождается нечто вроде новой философии биологии, отрицающей творческую роль естественного отбора и придающей решающее значение в эволюции случайным событиям. Все это требует не только защиты дарвинизма, но и серьезного анализа фактов, лежащих в основе современного сальтационизма.

Когда Дарвин создавал основы своей теории, биологи не располагали точными знаниями о механизмах наследственности — генетика до основополагающих работ Д. Уотсона и Ф. Крика имела дело скорее с внешними проявлениями наследственности, чем с ее механизмами. Не лучше обстояло дело и с макроэволюционными процессами, поскольку биологи в то время сколько-нибудь серьезно знали лишь об их результатах, на примере современных организмов. Можно без преувеличения сказать, что вся биология за последнее столетие совершенно преобразилась, понимание жизненных процессов поднялось на совершенно новый уровень. И вместе с тем, как и 100 лет назад, дарвинистическая теория эволюции, основывающаяся на учении о направленном характере наследственной изменчивости в природных популяциях и о естественном отборе как о главном факторе, определяющем ход эволюции, в основных своих чертах осталась принципиально прежней. Ничего равноценного дарвинизму не могут предложить ни экспериментаторы, совершающие крупные открытия и задумывающиеся над их возможным влиянием на теорию эволюции, ни теоретики, неудовлетворенные известным консерватизмом системы объяснений эволюционных процессов, предлагаемых дарвинистами.

Сказанным мы не хотим создать впечатление, что теория эволюции не развивается и не преобразуется со времени Дарвина. Достаточно сравнить представления о видообразовании в той форме, как они излагались самим Дарвином, с соответствующими разделами в книгах Э. Майра и М. Уайта. Не менее существенны успехи эволюционной биологии в анализах общих закономерностей филогенеза — сравним опять соответствующие разделы «Происхождения видов» с трудами А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена и Дж. Симпсона. На наших глазах очередная ломка взглядов совершается и в молекулярной генетике. Совсем недавно преобладали представления о необычайной точности и стабильности механизмов репликации и процессинга ДНК; в результате чего мутации (ошибки репликации) возникают крайне редко, с частотой

порядка 10^{-5} — 10^{-7} за одно поколение. Немало приводилось внешне убедительных доводов, что только такая надежность репликации ДНК и обеспечивает саму возможность прогрессивной эволюции — значительное учащение мутаций могло бы привести к дезинтеграции генома. И за какие-то 10—15 лет картина резко преобразилась. Мы еще с грудом понимаем, насколько существенным может быть значение «взрывов» изменчивости, вызываемых транспозонами, однако ясно, что некоторые концепции популяционной генетики нуждаются в пересмотре.

Подлинная картина филогенетического развития, вскрываемая палеонтологией, также оказывается значительно более сложной, чем это представлялось ранее. Корни многих современных групп уходят глубже в прошлое, чем это предполагалось совсем недавно, организационные особенности многих таксонов проявляют удивительную стабильность, диагностические особенности крупных групп организмов зачастую приобретаются или по крайней мере отшлифовываются в пучках параллельных ветвей. Становится все более очевидным, что в явлениях направленности эволюции существенную роль играет не только отбор, но и некоторые организменные факторы, такие, как механизмы морфогенеза, например, канализирующие не только онтогенез, но и до некоторой степени также и филогенез. Только в первом приближении мы можем говорить о механизмах синхронизации многих эволюционных процессов, проявляющейся, в частности, в более или менее одновременном приобретении неродственными организмами сходных адаптаций. Лишь в самых общих чертах намечена картина экосистемной эволюции. В создании теории биоценотических кризисов в геологической истории вообще сделаны первые шаги; нет хорошей системы объяснений закономерностей более или менее синхронной смены господствующих форм жизни в истории Земли, характер взаимодействия соответствующих биологических и геологических, а возможно, и космических процессов остается малоисследованным, хотя факты, относящиеся к этой стороне биологической эволюции, буквально нарастают по экспоненте.

Вместе с тем нельзя не видеть, что в теории эволюции разрабатывается преимущественно аналитическая, а не прогностическая ее часть. Дарвинизм помогает нам глубже понять историческую основу биологических процессов, но в то же время он остается малоэффективным при попытках прогнозирования эволюции не только для отдаленного, но даже и для ближайшего будущего, когда мы пытаемся осмыслить эволюционное значение формирующихся адаптаций и популяционных процессов, наблюдаемых у того или иного исследуемого вида. Однако это обстоятельство, хотя и порождает известную неудовлетворенность у исследователей, не свидетельствует автоматически о слабости или ошибочности теории эволюции. Дело в том, что сама эволюция представляет собой в существенных чертах сложный вероятностный процесс с весьма варьирующим соотношением детерминированных и стохастических процессов (Седов, 1976), и уже потому общий ход остается в чем-то непредсказуемым. Перефразируя известное высказывание английского просветителя Томаса Пейна (1737—1809), можно сказать, что случай и эволюция «создают настолько непредсказуемые ситуации, что человеческая мудрость бессильна определить, чем они разрешатся».

Непредсказуемость эволюции, конечно, не абсолютна. Одни детали эволюционного процесса предвидеть действительно невозможно, тогда как другие могут прогнозироваться с известной достоверностью, хотя эта достоверность, по-видимому, никогда не бывает абсолютной; слишком многое зависит от обстоятельств, объективно случайных по отношению к ходу процесса. Недостаточное осознание этого факта и порождает, как нам кажется, неудовлетворенность состоянием теории эволюции и подчас ориентирует исследователей на поиски радикальных решений с попытками всеобъемлющей ревизи дарвинизма.

Предлагаемая вниманию читателя книга составлена на основе лекций, прочитанных на школе по эволюционной палеонтологии, состоявшейся в Звенигороде в декабре 1981 г. Часть прочитанных на школе лекций уже опубликована в виде отдельных статей в периодической печати, лекции, вошедшие в эту книгу, переработаны и дополнены новыми данными. В представленных статьях речь идет о проблемах макроэволюции, вклад палеонтологов в их разработку остается весьма значительным.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ БИОСФЕРЫ

В. Н. Шиманский

Палеонтологический институт АН СССР

Термин «биосфера» исключительно широко вошел как в научную, так и в популярную литературу. Обсуждаются проблемы изменения биосферы, пути ее дальнейшего развития, важность сохранения биосферы в пригодном для существования состоянии, место человека и его деятельности в развитии биосферы. Сравнительно мало говорится о прошлом биосферы, о путях ее развития, о причинах необратимых изменений и факторах становления современной биосферы. Между тем эти процессы взаимосвязаны. Понять причины изменений биосферы в прошлом важно для понимания путей ее развития в будущем. Настоящий краткий очерк и посвящен обзору исторического развития биосферы и некоторых особенностей этого развития на тех или иных этапах.

ПОНЯТИЕ БИОСФЕРЫ

Понятие биосферы как области жизни было введено в биологию Лемарком в начале XIX в., а в геологию — Зюссом в конце прошлого века (Вернадский, 1967, с. 351).

Однако до настоящего времени нет единой точки зрения на то, что входило в понятие биосферы по Зюссу. Так, А. Н. Иванов (1978) полагает что Зюсс понимал под биосферой не только жизнь, но и среду ее существования. Другой точки зрения придерживается М. М. Камшилов (1979, с. 71), писавший, что именно с работы Зюсса идет понимание биосферы как совокупности организмов, существующих на Земле, «как о живой оболочке планеты». Вероятно, так понимали Зюсса и ранее, так как, как пишут Н. Б. Вассоевич и А. Н. Иванов (1979), на рубеже XIX—XX вв. геологи и географы принимали термин «биосфера» именно для совокупности живых организмов.

Дальнейшее развитие понятия термина «биосфера», создание учения о биосфере принадлежит В. И. Вернадскому. Завершенный вид учение о биосфере получило в работе 1926 г., которая так и называется «Биосфера» (Вернадский, 1967). Под этим термином он понимал «область существования живого вещества, самое большое биокосное тело на Земле, особую оболочку, состоящую из трех, может быть, четырех геосфер — коры выветривания (твердой), жидкой гидросферы (Всемирный океан), тропосферы и, вероятно, стратосферы (газообразной)» (Вассоевич, Иванов, 1979, с. 7).

В. И. Вернадский различал в биосфере «поле устойчивости жизни», в котором «организм хотя и страдает, но выживает», и «поле существования жизни», в котором «организм может давать потомство, т. е. увеличивать массу, увеличивать действенную энергию планеты» (1967, с. 309). О точных границах биосферы по В. И. Вернадскому судить трудно. Существуют некоторые разногласия в понимании мощности биосферы и в настоящее время. Так, И. П. Герасимов (1976) пишет, что, по В. И. Вернадскому, верхняя граница биосферы связана с положением озонового экрана и проходит на высоте около 20 км, а нижняя — на глубине 3—3,5 км. По М. М. Камшилову (1979), верхняя граница находится на высоте 15—20 км, а нижняя — более 10 км.

Биосфера не всегда понимается в соответствии с определением В. И. Вернадского. Так, Н. В. Тимофеев-Ресовский считает целесообразным говорить о понятии биосферы в узком и широком смысле, понимая под первой только совокупность организмов (Камшилов, 1979). Совокупность живых организмов понимает под биосферой

А. А. Григорьев (Иванов, 1978), используя термин «географическая оболочка» для расширенного понимания биосферы. Существуют сторонники и расширенного понимания биосферы, когда в нее включаются «вся атмосфера, стратисфера и бывшие биосферы» (Иванов, 1978). Даже в тех случаях, когда границы биосферы, по сути дела, понимаются в соответствии с представлениями В. И. Вернадского, трактовка самого понятия может быть несколько иной.

Видимо, именно в связи с несколько различным пониманием термина «биосфера» и стремлением уточнить это понятие в литературе появилось довольно значительное число других терминов, которые, по мысли их авторов, должны способствовать этому уточнению.

Ряд авторов принимают понятие «парабиосфера» для зоны, куда организмы могут попадать, но где они не могут активно существовать. Предложены термины «апобиосфера» для части атмосферы, включающей озоновый экран, «метабиосфера» для метаморфических пород, получившихся из осадочных, бывших частью биосферы в прошлом. Все пространство, в котором сказывается влияние живых существ и продуктов их жизнедеятельности, предлагают называть «мегабиосферой». Последняя фигурирует и под названием «эврибиосферы» (см.: Иванов; 1978; Вассоевич, Иванов, 1979, с. 8).

Подводя итог сказанному, видимо, можно сделать вывод, что под биосферой следует понимать сложную оболочку Земли, включающую не только всю совокупность живых существ, но и все элементы атмосферы, гидросферы и литосферы, необходимые для нормального существования этих организмов и являющиеся средой их существования. Эта система находится в подвижном равновесии, изменения в любой части системы отражаются на всей системе, что ведет к ее непрерывному развитию. При таком понимании биосферы в нее входят и остатки умерших организмов, если они еще служат субстратом для живущих организмов. С какого-то момента они выходят из состава биосферы и становятся частью собственно литосферы. Безусловно, проблема границы биосферы в таком случае решается нелегко. Все же совершенно очевидно, что другого выхода нет, нельзя биосферу ограничивать только одной совокупностью живых существ, так как они не могут создать единую систему вне условий своего существования, и нельзя относить к биосфере все мощнейшие органогенные образования, пусть даже некогда являвшиеся частью биосферы прошлого (известняки, каменные угли, горючие сланцы, диатомиты и т. д.). Можно вполне согласиться с С. А. Морозом (1979, с. 37), считающим, что биосферу можно рассматривать в качестве вполне определенной материальной системы, существующей и развивающейся по объективным природным законам взаимодействия, взаимоотношения и взаимообусловленности живого и неживого, находящихся в постоянном противоречии. Несомненно, что биосфера является очень сложной системой со своей собственной структурой, системой, усложняющейся в процессе эволюции, многогранной и многофункциональной. Ведущая роль в этой системе принадлежит живому существу. Еще В. И. Вернадский (1967, с. 231) писал по этому поводу: «По существу биосфера может быть рассматриваема как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действенную земную энергию — электрическую, химическую, механическую, тепловую и т. д.» Несколько ниже он еще раз подчеркивает огромную роль органического мира в жизни Земли: «На земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом» (1967, с. 241). Живое вещество выполняет ряд сложных функций: энергетическую, концентрационную, деструктивную, средообразующую, транспортную (Лапо, 1979). Однако существование живого существа самого по себе, вне связи с окружающим миром невозможно. «Из предыдущего ясно, что все живое представляет неразрывное целое, закономерно связанное не только между собой, но и с окружающей косной средой биосферы» (Вернадский, 1967, с. 347).

Для палеонтологов исключительно важна проблема этапности развития биосферы, поскольку, как сказано выше, одной из важнейших составляющих понятия «биосфера» является органический мир. Исключительно важна эта проблема и для решения практических задач геологии, поскольку этапы развития биосферы в целом и органического мира в частности лежат в основе геохронологической шкалы

ПРОБЛЕМЫ ЭТАПНОСТИ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Совершенно очевидно, что в первую очередь необходимо остановиться на проблеме этапности развития живого вещества и только потом перейти к вопросу об этапности развития биосферы в целом. Большинство исследователей считают, что в истории развития органического мира существовали совершенно отчетливые этапы, легшие в основу выделения эр, периодов и более мелких подразделений в истории Земли. Многие даже считают, что эти изменения носили почти катастрофический, кризисный характер. Говорят о великих вымираниях в конце палеозоя, в конце мезозоя и т. д.

Имеется и другая точка зрения — совершенно отчетливых рубежей между этапами нет, старое уходит не сразу, а постепенно, и в пограничных отложениях имеются остатки представителей как старого, так и нового этапов развития органического мира (Халфин, 1971, 1973, 1974). Вопрос усложняется различным пониманием самого термина «этап» и «этапность». Одни исследователи понимают под этим смену комплексов органического мира в разрезах конкретных регионов, другие — смену таксонов в пределах одной большой группы на всем протяжении ее существования, третьи — значительные изменения в развитии органического мира в целом. Строго говоря, только значительные изменения в развитии должны считаться «этапами развития органического мира», для двух же других понятий должны быть предложены особые термины или они должны употребляться с соответствующими оговорками. Однако даже говоря об этапах органического мира в целом, разные исследователи по-разному подходят к рассмотрению этого вопроса. Чаще всего вопрос решается чисто статистически — путем подсчета появляющихся, вымирающих и транзитных групп на том или ином отрезке времени. Иногда этапы устанавливают по более или менее одновременному исчезновению нескольких достаточно крупных и широко распространенных групп животных. В качестве примера укажем один из наиболее популярных случаев — вымирание в конце мела динозавров, птерозавров, аммоноидей, иноцерамов и некоторых других.

Некоторые авторы понимают под этапами «смену облика» фауны и флоры, что в основном связано со сменой таксонов, но также и с их перераспределением, сменой доминантов и т. д. Наконец, существует точка зрения, что этапы развития органического мира следует устанавливать по ароморфным изменениям в наиболее характерных для данного этапа группах (Друщиц, Шиманский, 1978; Шиманский, Соловьев, 1978).

Автор настоящей статьи считает, что наиболее правильными являются третья и четвертая точки зрения. Статистический подсчет слишком неточен, так как он зависит, во-первых, от полноты изученности группы, во-вторых, от постоянно меняющихся взглядов на систематику групп, особенно на видовом и родовом уровнях. Обосновывать этапы исчезновением ряда даже очень заметных групп тоже вряд ли целесообразно, так как в некоторых случаях для этого используются группы совершенно разного ранга (как и было приведено выше для конца мела), в одних группах вымирание происходит действительно достаточно внезапно, в других оно растянуто на очень длительный срок и не учитывается коэволюция групп и их взаимосвязи в процессе вымирания. Возникает также вопрос, почему исчезновение некоторых групп должно рассматриваться в качестве границ этапов развития всего органического мира. Действительно, в конце мела вымирают последние динозавры и птерозавры, но этот процесс почти не сказывается на ящерицах и черепахах — двух больших группах рептилий того же ранга, что и вымершие. Вымирают аммоноидеи, но продолжают существовать наутилоидеи — опять-таки группа того же ранга.

В развитии каждой отдельной большой группы есть свои закономерности, часто не вполне понятные без углубленного биологического анализа, есть моменты расцвета и упадка, иногда однократные, иногда неоднократные. Для значительного числа групп такие данные имеются в виде диаграмм (Müller, 1955, 1974). Сопоставление нескольких таких диаграмм друг с другом, конечно, дает представление о некоторых событиях в развитии органического мира, особенно если эти группы коэволюционно связаны, но не дает представления об этапах развития биосы в целом.

Как сказано выше, значительно перспективнее третий и четвертый пути в пробле-

ме определения этапности развития органического мира, так как они основаны, как правило, на анализе взаимосвязи разных групп. В качестве наиболее ярких примеров можно привести смену доминирующих групп на рубеже мела и палеогена. Как известно, в конце мезозоя уже известны представители примерно десяти отрядов млекопитающих и птиц, но только в палеогене они выходят на первое место, и весь кайнозой является эрой господства млекопитающих и птиц на суше, а также освоения ими воды и воздуха. Мы смело можем говорить, что кайнозой является эрой теплокровных. Вне всякого сомнения, смена групп позвоночных связана со сменой растительности. И наоборот, изменения в растительности теснейшим образом связаны с изменениями мира насекомых (Жерихин, 1979) и т. д. Таким образом, здесь в очень яркой форме выступает на первый план единство органического мира, его сложная организованность. Интересно, что эти изменения не вели к полному исчезновению пресмыкающихся, бывших господствовавшей группой на суше, в море и в воздухе в мезозое. Пресмыкающимся был утерян воздух в качестве среды обитания, а на суше и в воде они сохранились; на суше они сохраняют даже достаточно заметное место. Подобные узловые моменты «смены облика» органического мира могут быть указаны и для более ранних моментов истории Земли.

Для установления этапности развития органического мира имеет большое значение и учет ароморфных изменений в ряде ведущих групп. В качестве наиболее ярких примеров можно привести возникновение способности в ряде групп к образованию твердого скелета, появление позвоночных, сначала бесчелюстных, а потом и челюстноротых в раннем палеозое, возникновение амниот в позднем палеозое, появление теплокровности у животных. Каждое из этих событий давало толчок не только ускоренному развитию той группы, в которой оно появилось, но влияло и на судьбу других групп, так или иначе связанных с первой.

Однако, как сказано выше, органический мир теснейшим образом связан со средой и условиями своего существования. Только учитывая эти данные вместе, мы сможем понять причины изменения органического мира и наметить правильно этапы развития биосферы. В связи с этим представляется целесообразным сначала кратко остановиться на фактическом изложении истории развития органического мира, правда, придерживаясь подразделений принятой геохронологической шкалы, и только потом можно говорить о соответствии или несоответствии изменений в органическом мире другим событиям в истории Земли и тем самым об этапности развития биосферы и о четкости рубежей этих этапов.

ДОКЕМБРИЙ

В настоящее время докембрий принято делить на архей (границы по абсолютному летоисчислению 4600 ± 200 , 2600 ± 100 млн. лет) и протерозой (2600 ± 100 , 570 ± 20 млн. лет). Верхнюю часть протерозоя, как правило, именуют рифеем, а самый конец рифея обособляют под названием венда (650 ± 20 , 570 ± 20 млн. лет) или иногда эдиакария¹.

Наиболее древние остатки организмов установлены в породах серии Свазиленд и Булавайо, а также в кремнистых сланцах свиты Фиг-Три в Южной Африке, возраст которых, видимо, более 3 млрд. лет. Остатки представлены микроскопическими палочками, нитевидными образованиями, микроскопическими шаровидными телами. Палочковидные тельца получили название Eobacterium, а сферические — Archaeosphaeroides.

Из несколько более молодых отложений (абс. возраст около 2500 млн. лет) извест-

¹ Следует сказать, что совершенно единых данных о возрастных границах этих подразделений нет. Б. С. Соколов (1984) указывает для венда 650 ± 10 —570 млн. лет, М. Ф. Глесснер (1984) для нижней границы венда приводит возраст 680—700 млн лет, а для нижней границы эдиакария, рассматриваемого в качестве части венда, — 650—660 млн. лет.

Около 680 млн. лет указана граница венда и в «Геохронологической таблице», опубликованной коллективом авторов (Друщиц и др., 1984). Наконец, китайские специалисты верхнюю часть докембрия называют «синийской системой». Ее возраст 800 — 610 ± 10 (Син Юйшен, 1984).

ны уже продукты жизнедеятельности синезеленых — строматолиты и так называемые микрофоссилии (онколиты, катаграфии). В кремнистых породах свиты Ганфлит (абс. возраст около 1900 млн. лет) в Канаде обнаружены остатки не только нитевидных (*Gunflintia*, *Animinea*, *Entospheroides*, *Archaeorestis*), округлых (*Huroniospora*), но и звездчатых форм (*Eoasterion*).

Из среднего рифея (абс. возраст около 1200 млн. лет) установлены первые следы жизнедеятельности организмов в виде следов ползания, зарывания, копролитов. В еще более молодых отложениях серии Бурра в Австралии (900—1050 млн. лет) найдены остатки не только синезеленых, но и, что крайне интересно, какие-то тельца, несколько напоминающие репродуктивные органы некоторых современных грибов. Примерно того же возраста находки в верхнерифейской свите Баттер-Спрингс в Центральной Австралии (абс. возраст около 900 млн. лет), где установлено уже около 30 видов, принадлежащих к 24 родам, в основном синезеленых. Однако некоторые формы сходны с зелеными и пиррофитовыми водорослями, с грибами и бактериями. В районе Алис-Спринг из той же свиты установлено уже 42 вида (Крылов, Васина, 1975). По-видимому, одной из наиболее характерных особенностей этих этапов развития органического мира является полное отсутствие каких бы то ни было организмов, имеющих минерализованный скелет и даже достаточно упругий органический скелет: «В верхнем рифее достаточно достоверно известны лишь следы жизнедеятельности организмов, но не сохранились отпечатки самих животных — по-видимому, покровные оболочки были слишком слабые. Зато в рифее фантастического развития и разнообразия достигли карбонатные строматолиты — образования, обязанные своим происхождением жизнедеятельности синезеленых водорослей и, вероятно, бактерий» (Соколов, 1979, с. 49).

Следует, правда, оговориться, что, по-видимому, многие данные нуждаются в проверке. К Геологическому конгрессу 1984 г. была опубликована коллективная работа под редакцией И. В. Шопфа (*Earth's earliest...*, 1983) об эволюции ранней биосферы. Абсолютно достоверными считаются строматолиты из Австралии, возраст которых около 3,5 млрд. лет. Установлено, что в настоящее время известно пять разных категорий микрофоссилий, принадлежащих к прокариотам. Данные о микрофоссилиях архея очень отрывочные, достаточно обильными они становятся только примерно с рубежа в 2,8 млрд. лет, т. е. даже не с самого начала протерозоя. Считается, что эукариоты появились около 1,5 млрд. лет назад.

С какими же событиями в истории Земли были более или менее связаны во времени ранние этапы развития органического мира? Кажется, большинство исследователей считают, что одним из основных было изменение состава атмосферы, а именно обогащение ее кислородом. Возможно, были также и иные события, влиявшие на ускорение или замедление развития разных групп прокариот. Так, Л. И. Салоп (1977, с. 9, 10) считает, что значительный скачок в развитии органического мира, происшедший около 2500 млн. лет назад (т. е. на рубеже архея и протерозоя), коррелирует по времени с мезопротерозойским оледенением. Достаточно очевидно, что биота рассматриваемого времени была самостоятельным, очень важным и достаточно своеобразным этапом развития органического мира. Именно тогда были заложены возможности дальнейшего развития биосферы — благодаря фотосинтезу прокариот возникла атмосфера, пригодная для существования более высокоорганизованных существ, возникли эукариоты.

Исключительный интерес для познания истории развития органического мира имеет самый конец докембрия, выделяемый под названием эдиакария, или венда, иногда называемый также «терминальным рифеем». Первоначально богатые остатки представителей разных групп беспозвоночных были найдены в местности Эдиакара в Австралии.

Позже остатки мягкотелых беспозвоночных были найдены и в СССР в отложениях вендского яруса. Особенно прославились остатки организмов из местонахождений севера Русской платформы, в частности, так называемая «Беломорская биота», детально исследованная М. А. Федонкиным (1981). В настоящее время известны и другие местонахождения остатков организмов венда на нашей территории, правда, не столь

богатые, как Беломорские. Приведем только основные данные об органическом мире того времени, так как он достаточно подробно охарактеризован в специальной работе М. А. Федонкина (1983) и статье Б. С. Соколова и М. А. Федонкина (1984), подготовленной в связи с 27-м геологическим конгрессом.

Из вендских отложений известны остатки продуктов жизнедеятельности прокариот, фитопланктон, грибы, в том числе актиномицеты, разнообразные многоклеточные водоросли как с минерализованным, так и с неминерализованным слоевищем, разнообразные отпечатки многоклеточных животных. Последние исключительно своеобразны и многочисленны. Они относятся как к *Radialia*, так и к *Bilateria*. Среди радиалий М. А. Федонкин выделяет группы форм с осью симметрии бесконечно большого порядка, осью симметрии неопределенного и определенного порядка (трехлучевые, четырехлучевые, шестилучевые). Среди билатерий различаются несегментированные и сегментированные формы — полимерные и олигомерные (Федонкин, 1983). К радиалиям принадлежат различные медузоидные формы, а к билатериям — червеобразные и группы, напоминающие членистоногих. Кроме одиночных, из венда известны остатки и колониальных форм.

Всего разными авторами из отложений этого возраста описано не менее 50 родов, большинство родов монотипические, но имеются и включающие по нескольку видов.

Характернейшей особенностью докембрийских беспозвоночных является отсутствие минерализованного скелета, известны только отпечатки. Вполне вероятно, однако, что в ряде групп был процесс уплотнения тканей, что и позволило хорошо сохраниться отпечаткам. Впрочем, как указывают Б. С. Соколов и М. А. Федонкин (1984), в самом конце венда появились «очень мелкие организмы с минеральными скелетными образованиями».

Интересной особенностью радиалий, являющихся преобладающим элементом в вендской фауне, было наличие у некоторых форм трехлучевой симметрии (Федонкин, 1983). Такой тип симметрии почти неизвестен на более поздних этапах развития животного мира. Вызывает законное удивление наличие среди этих относительно просто организованных животных очень крупных форм. Некоторые медузоиды достигали в диаметре до полуметра и даже метра, а австралийские сегментированные беспозвоночные из рода *Dickinsonia* могли достигать до метра в длину (Федонкин, 1983).

На сегодняшний день являются загадкой билатеральные сегментированные организмы со скользящей метамерией (Федонкин, 1983).

Имеются указания в литературе даже на находку в вендских отложениях р. Онеги каких-то странных остатков, напоминающих обрывки туники оболочников (Чистяков и др., 1984). Безусловно, такого рода остатки требуют самого тщательного изучения. Существование оболочников в венде должно говорить о длительном пути эволюции низших хордовых, являющихся, как известно, вторично упростившимися организмами.

Систематическая принадлежность подавляющего числа форм вендских беспозвоночных неизвестна. Несколько условно часть из них относят к кишечнополостным и к некоторым группам так называемых «червей», но гарантировать действительную принадлежность их к этим стволам животного мира по отпечаткам невозможно. Очевидно, что ряд групп принадлежит к совершенно особым классам и типам, характерным только для докембрия. Таковы, в частности, формы, относимые к особому типу *Petalonape*.

Вызывает удивление факт, что в венде мы уже обнаруживаем фауну, состоящую из ряда групп безусловно очень высокого таксономического ранга, происхождение которой неизвестно. Интересна мысль, высказанная М. А. Федонкиным (1983), допускающим, что на ранних стадиях эволюции каждая новая особенность в строении организма могла иметь огромное значение для дальнейшего развития групп. Это сделало возможным формирование групп высокого ранга, отличающихся типом симметрии и архитектурой, в относительно короткий срок.

Причины, послужившие толчком к столь быстрому развитию биоты в конце докембрия, не вполне ясны. Существуют разные предположения. Л. И. Салоп указывает, что эдиакарская фауна приурочена ко времени между двумя эппротерозойскими оледенениями (Салоп, 1977, с. 11). Возможное влияние оледенений допускает и М. А. Федон-

кин (1983, с. 4). В его работе, неоднократно нами упоминаемой, приводится и ряд других гипотез, объясняющих возможность столь крупной вспышки формообразования в органическом мире в венде. Указывается на значение увеличившегося количества кислорода, на увеличение площади шельфа и возрастание роли апвеллинга и некоторые другие.

В то же время нельзя забывать, что условия, существовавшие на дне докембрийских морей, видимо, очень резко отличались от условий почти всех бассейнов палеозоя—кайнозоя. Л. Ш. Давиташвили (1971, с. 113) справедливо считает, что в докембрии существовали исключительно благоприятные условия для сохранения отпечатков и слепков мягкотелых животных. Он объясняет это малым количеством хищников, незначительным количеством или полным отсутствием трупоядов на дне и, сколь это ни странно, слабой деятельностью бактерий гниения.

Не вполне ясна и судьба всех этих групп в конце венда. Установлено, что в верхнем венде резко сокращается численность и разнообразие микрофитопланктона, хотя причина этого явления не ясна. Видимо, бесследно исчезает из летописи и большая часть вендских беспозвоночных. Не ясно, сколько велико было это вымирание на самом деле — охвачена ли им была вся масса таксонов беспозвоночных или элиминировались только крупные формы.

В связи с этим в настоящее время трудно говорить определенно и о связи вендской биоты с кембрийской, вернее, о степени преемственности последней. Безусловно, какие-то связи сохранились. Высказывается мнение, что трехлучевые кишечнополостные венда могли дать своеобразную группу ангустиокреид в кембрии, а четырехлучевые — конуляриид (Соколов, Федонкин, 1984, с. 4).

Высказывается интересное предположение о том, что одной из причин вымирания некоторых типично вендских групп, которые пассивно улавливали органический детрит, было появление предков организмов, получивших дальнейшее развитие в раннем кембрии. Освоив пелагиаль, эти мелкие организмы могли резко обеднять планктонный дождь, опускающийся на дно (Соколов, Федонкин 1984). В то же время очевидных предков различных мелких скелетных организмов, характерных для раннего кембрия, в вендских отложениях не обнаружено (Федонкин, 1983, с. 105). Вполне возможно, что в настоящее время мы еще не знаем звеньев этой великой цепи.

И. В. Валентайн (Valentine, 1973) приводит три теоретически возможных схемы филогенетических связей метазоа. Можно предположить, что от какого-то общего корня только в эдиакарии началась усиленная радиация различных ветвей метазоа и эти ветви продолжали существовать в фанерозое. Не исключен вариант, что от небольшого числа эдиакарских групп только в начале фанерозоя возникло значительное число новых групп. Теоретически возможно предположить, что метазоа возникли давно и уже в докембрии существовали их разные стволы, о которых мы просто ничего не знаем.

Что касается прокариот, то их основные группы, возникнув в раннем докембрии, очевидно, не претерпевали в дальнейшем принципиальных изменений. Нельзя, конечно, полагать, что прокариоты совершенно не изменились, что у них полностью отсутствовала эволюция. Л. Ш. Давиташвили (1971) считал, что бактерии, существовавшие на первых этапах развития группы, должны были уступать современным по высоте организации, разнообразию, интенсивности воздействия на среду и т. д.

Так или иначе, даже с учетом всех сделанных оговорок биота венда безусловно была очень своеобразным этапом в развитии органического мира.

ПАЛЕОЗОЙСКАЯ ЭРА

Для палеозоя характерно появление и становление всех типов и подавляющего большинства основных групп организмов. Особенно бурно этот процесс идет в кембрии и ордовике, когда возникает за сравнительно короткий промежуток времени несколько десятков классов беспозвоночных и появляются первые позвоночные. Однако жизнь в это время, видимо, сосредоточена только в морях и в значительной степени в реках. В силуре начинаются попытки выхода живых существ на сушу. В девоне этот процесс уже шел весьма активно, а в карбоне животный и растительный мир овладел

большей частью поверхности планеты. На девон и карбон приходятся и очень сильные изменения в таксономическом составе органического мира — появляются наземные позвоночные (амфибии и пресмыкающиеся) и высшие растения. В перми начинается крупная перестройка органического мира — значительное вымирание одних групп, смена доминирующих форм в других группах и т. д. Однако коренных изменений не происходит — все идет на внутриклассном уровне.

Все эти события проходили на фоне сильного изменения облика земной поверхности. Как считают, в южном полушарии с начала палеозоя существовал единый суперконтинент — Гондвана. Он включал значительные части современных Южной Америки, Африки, Австралии, полуострова Индостана и Антарктиды. В северном полушарии картина была значительно сложнее. В кембрии уже существовали Северо-Американская, Восточно-Европейская и Азиатская платформы. Несколько позже, а именно в начале девона, в результате одной из фаз горообразования (как будет сказано ниже, их в палеозое было много) происходит слияние Североамериканской и Восточно-Европейской платформ. В карбоне и перми, во-первых, эта единая масса слилась с Азиатской платформой, образовав так называемую Лавразию, а во-вторых, западная часть этого колоссального материка соединилась с Гондваной. Возникла так называемая Пангея.

Указанные процессы были связаны с рядом фаз горообразования, приводивших, как правило, к возникновению мощных горных систем по краям названных платформ, что и приводило к их слиянию. О количестве этих фаз единого мнения нет. По мнению одного исследователя, их в палеозое было 14 (Монин, 1977), по мнению других — 10 (Балуховский, 1974). Назовем основные: салаирская в позднем кембрии, таконская в конце ордовика—начале силура, арденская на рубеже силура и девона, акадская в среднем—верхнем девоне, бретонская в начале карбона, судетская в середине карбона, астурийская в среднем—позднем карбоне, уральская на рубеже карбона и перми, заальская в перми, пфальцская на рубеже перми и триаса (Друщиц и др., 1984).

Фазы горообразования вели не только к общему изменению конфигурации материков, но и влияли на ход трансгрессий и регрессий. Как правило, каждая фаза складчатости сопровождалась более или менее длительной регрессией моря. Иногда трансгрессии и регрессии сменялись довольно часто и охватывали очень большие территории, иногда они были более длительными. Из пяти периодов палеозоя наибольшие трансгрессии (на площади современных материков) наблюдались в ордовике. Считается, что это был наиболее талассократический период вообще за весь фанерозой. Наиболее геократическим периодом палеозоя был пермский, когда почти вся территория, известная нам ныне, была сушей. Эти изменения облика земного шара не могли не сказаться на климате.

Таким образом, развитие органического мира палеозоя происходило на фоне очень сильных изменений лика Земли — изменения размеров и контуров континентов, возникновения новых горных систем, непрерывной смены трансгрессий и регрессий, т. е. появления и исчезновения значительной площади шельфовых морей, почти всегда благоприятных для жизни, изменения климатической зональности.

Интересно проследить более внимательно, как это сказывалось на развитии органического мира по отдельным периодам.

Кембрийский период

Кембрийский период (абс. возраст 570 ± 20 ; 490 ± 15 млн. лет)¹ является, пожалуй, наиболее интересным из периодов палеозоя, так как в это время формируются почти все известные нам типы животных.

Вопрос о прямой преемственности докембрийских и кембрийских биот не вполне ясен. Необходимо иметь в виду, что в некоторых случаях вопрос о преемственности очень тесно связан с точкой зрения автора на положение нижнего рубежа кембрия.

¹ Существуют и другие цифры. Указывают возраст нижней границы кембрия 570 ± 20 млн. лет, а верхней 480 ± 15 (Друщиц и др., 1984) и 550 ± 30 , 500 ± 20 (Бондаренко, Михайлова, 1984).

Как правило, в настоящее время его проводят по появлению первой скелетной фауны. Однако существует точка зрения, что его следует проводить по слоям с первыми трилобитами, так как по мере развития наших знаний слои с первыми мелкими скелетными организмами, часто неизвестной систематической принадлежности, «опускаются» все ниже и граница «скользит» вниз (Zhang Qinwen et al., 1984). Вряд ли такое решение вопроса правильно.

И. В. Валентайн справедливо указывает, что появление скелета следует рассматривать в качестве очень важного шага в эволюции организмов, так как в ряде случаев скелет входит в план строения животного и без него такой организм невозможен (Valentine, 1973). Мы согласны с указанным автором, хотя следует оговориться, что в некоторых случаях минерализованному скелету мог предшествовать достаточно прочный органический, при котором план строения мог быть тот же самый. Кроме того, необходимо иметь в виду необычайную пластичность организмов. Так, у брюхоногих моллюсков скелет может вторично исчезать, но план строения не меняется. У бокаловидных брахиопод одна из створок может столь сильно видоизменяться, что была даже сделана попытка выделения этой группы в особый класс. Это предложение большинством исследователей принято не было, так как план строения брахиопод не изменился.

Однако даже с этими оговорками приходится говорить о том, что возникновение минерализованного скелета было величайшим шагом вперед в эволюции животного мира, так как открыло новые возможности для существования самых разнообразных форм в различных условиях. Групп этих известно действительно много, только таксонов, могущих претендовать на положение класса, не менее 45. Появились археоциаты и крибрициаты, систематическое положение которых не вполне ясно, несколько групп неопределенного положения — ангустиокреиды, камениды и т. д. Следует особо отметить, что у ряда групп неясной систематической принадлежности, т. е. скорее всего являющихся совершенно особыми ветвями органического мира, скелет был фосфатный, а не карбонатный. Не исключено, что в некоторых случаях могло быть и замещение карбоната фосфатом, или он откладывался посмертно по органической раковине, но доказать это реально для всех остатков пока невозможно.

С конца кембрия существовали рецептакулиты — группа, положение которой дискуссионно. Достаточно разнообразные формы, иногда объединяемые в понятие «черви» (аннелиды, хиолитгельминты, колеолиты). Весьма своеобразны кембрийские членистоногие, представленные не только очень характерными для кембрия трилобитами, а также хелицеровыми и ракообразными, но и рядом небольших групп, относительно систематической принадлежности которых идут дискуссии. Совершенно очевидно, что они принадлежат не к названным выше классам, а к каким-то другим. О числе этих классов, их названиях и объеме единого мнения нет (Старобогатов, 1985).

Из моллюсков достаточно хорошо известны моноплакофоры, ростококхи, двустворки, полиплакофоры, гастроподы, цефалоподы. Интересно, что, как и для членистоногих, для этого типа также установлено довольно значительное число форм, систематическое положение которых совершенно неясно (Yochelson, 1978).

Очень характерны для кембрия, причем уже раннего, две группы, рассматриваемые в качестве классов, — стенотекоиды (пробивальвии) и хиолиты. Первую, как показывает ее второе название, первоначально относили к моллюскам, но потом в этом стали сомневаться. Вторая всегда вызывала дискуссии, хотя большинство авторов относили ее к моллюскам. В последнее время, видимо достаточно обоснованно, хиолитов рассматривают в качестве особого типа *Hyalolithozoes* (Сысоев, 1984).

Брахиоподы представлены как инартикулятами, так и артикулятами, правда, первые появились рано, а вторые — только в конце кембрия. Исключительно разнообразен мир иглокожих. Из кембрия известны представители по крайней мере восьми классов этого типа (ктеноцистоидеи, стилофоры, гомостелеи, эокриноидеи, кампостроматоидеи, гомойостелеи, эхматокринеи, эдриоастероидеи)¹. Примерно с середины кембрия появляются граптолиты, двустворки, а также цефалоподы.

¹ В настоящее время идет процесс очень активного изменения классификации типа иглокожих. В данной работе мы придерживаемся системы, предложенной Ю. А. Арендтом (1983).

Обнаружены конодонты — своеобразные остатки, принадлежащие животным особого типа, более или менее близкого к щетинкочелюстным. Наконец, в отложениях верхнего кембрия США найдены остатки бесчелюстных — гетерострак.

Следует сказать, что все названные группы появились (точнее, стали известны в ископаемом состоянии) благодаря возникновению твердого скелета) не одновременно. Из отложений самого начала кембрия (томмотского века) известны 10—12 видов гастропод (в том числе спиральных), около 10 видов хиолитов, 12—15 видов археоциат, незначительное число видов проблематичных организмов — томматид и хиолитгельминтов. У подавляющего большинства скелет был карбонатный и лишь у некоторых — фосфатный (Розанов, 1979).

Вполне вероятно, что дальнейшие исследования позволят несколько определеннее судить о моменте возникновения первых форм с минерализованным скелетом. Пока это сделать довольно трудно, так как не всегда ясен возраст отложений. Так, в Канаде, в отложениях, расположенных на 934 м ниже уровня слоев с самыми древними в Северной Америке трилобитами, найдено довольно значительное число остатков раковинных организмов не всегда ясной систематической принадлежности (Morris, Fritz, 1980); точный возраст отложений неизвестен.

Очень интересно сообщение о кембрийской фауне моллюсков яруса мейшунь на р. Янцзы в Китае. По мнению автора, эти отложения древнее томмотских. Тем не менее из них описано 62 рода и 121 вид моллюсков, принадлежащих к нескольким классам. Преобладают моноплакофоры — 47 родов и 101 вид (Wen, 1984).

Несколько позже становятся известны брахиоподы, трилобиты, филлоподы, остракоды, некоторые группы других членистоногих, стенотекоиды, двустворки. Позже других появляются цефалоподы, о происхождении которых пока единого мнения нет. Некоторое удивление может вызвать тот факт, что одна из достаточно примитивных групп органического мира — коралловые полипы — достоверно известна также только со второй половины кембрия. Это странно, потому что, как сказано выше, некоторые группы этого типа известны уже в позднем докембрии. Не исключено, что коралловые полипы первоначально были только бесскелетными и поэтому не сохранились в ориктоценах.

Особой известностью пользуются сланцы Берджис среднекембрийского возраста в Британской Колумбии, откуда более чем за полу столетие изучения этих местонахождений описано более сотни родов различных животных. Среди них резко преобладают членистоногие, иногда очень хорошей сохранности, известны также черви, губки, кишечнополостные и ряд других групп. Видимо, эти местонахождения могут дать еще очень много интересного материала, как это видно из статьи коллектива авторов, опубликованной в последнее время (Collins et al., 1983). По данным этих исследователей, имеется 15 местонахождений с фауной, расположенных на протяжении 20 километров. Фауна происходит с четырех стратиграфических уровней и принадлежит к нескольким разным ископаемым сообществам. К одному из уровней приурочена знаменитая «фауна Уолкотта», содержащая ряд очень своеобразных остатков неясной систематической принадлежности, служащих объектом оживленных научных дискуссий.

Интересно, что несколько классов характерны только для раннего кембрия, так как, возникнув в начале этого периода, они вымерли или почти вымерли довольно скоро после своего возникновения. Это археоциаты, крибрициаты и один класс иглокожих: кампгостроматоидеи. Необходимо отметить, что археоциаты широко представлены в раннем кембрии почти по всему земному шару и вместе с водорослями были основными строителями различных рифоподобных образований. На смену ушедшим появились новые классы членистоногих, моллюсков, иглокожих, возникавшие как в среднем кембрии, так и в позднем. Надо сказать, что и из них некоторые быстро вымерли (ктеноцистоидеи, гомостелеи, эхматокринеи). Правда, это касается уже только форм, появившихся в середине кембрия; все группы, возникшие в конце кембрия, благополучно перешли в ордовик.

Подавляющее большинство классов, которые существовали очень недолгое время, были весьма невелики по объему и включали незначительное число подчиненных таксонов. Исключением являются археоциаты, успевшие быстро расселиться по всему

земному шару и включавшие несколько отрядов, много семейств, родов и видов.

Таким образом, несмотря на достаточно бурный процесс смены групп высокого таксономического ранга, мы не можем говорить о катастрофическом вымирании кембрийской биоты ни в конце периода, ни на каком-либо другом уровне кембрия. Во-первых, оно не было одновременным, во-вторых, не повело к радикальной смене органического мира. Значительное число классов из разных типов, возникших в кембрийском периоде, не только перешли в ордовик, но и продолжали существовать в течение нескольких периодов. Это трилобиты, хиолиты, эдриастероидеи, эокриноидеи, ростококони, граптолиты, некоторые бесчелюстные. Можно указать и классы, существующие с кембрия до настоящего времени: некоторые классы губок и кишечнополостных, моноплакофоры, гастроподы, бивальвии, цефалоподы, инартикуляты, артикуляты, причем если брахиоподы в настоящее время являются небольшой, возможно, угасающей группой, то гастроподы и бивальвии находятся в состоянии расцвета.

Из растений в кембрийское время доминировали синезеленые и красные водоросли, являвшиеся, наряду с археоциатами, основными строителями биогеоценозов. В значительном числе известны и различные представители фитопланктона, систематическое положение которых, как кажется, не вполне ясно до настоящего времени.

Вызывает удивление резкое уменьшение количества строматолитов в кембрии по сравнению с докембрием (Schopf, 1983, с. 214). Точного объяснения этому процессу нет. Думается, что не исключен вариант исчезновения ряда групп строматолитообразователей на рубеже в конце протерозоя. Вполне возможно, однако, что на строителях этих остатков сказалось изменение условий и массовое появление различных форм с минерализованным скелетом.

Каковы же были условия, в которых развивалась кембрийская биота, что могло служить толчком ее столь пышному и быстрому расцвету и смене многих групп?

В основном жизнь процветала на шельфе в условиях достаточно теплых морских бассейнов с температурой воды не менее 25°. Условия были, во всяком случае в раннем кембрии, достаточно однообразными, что способствовало миграции фаун и образованию сходных фаунистических комплексов в разных местах земного шара.

Следует иметь в виду, что в течение всего периода условия существования неоднократно менялись. Трансгрессии сменялись регрессиями, шла климатическая дифференциация и образование биогеографических провинций. Все это сказывалось на развитии групп.

Вполне вероятно, что были и некоторые другие причины, способствовавшие возникновению и быстрому развитию в кембрии, особенно в его первой половине, групп высокого таксономического ранга, т. е. очень сильно отличавшихся друг от друга. В какой-то степени это было похоже на то, что происходило в венде. Вполне возможно, что и некоторые причины были весьма сходными.

Нет необходимости детально излагать различные теории, опубликованные по этому поводу разными исследователями. Достаточно подробно об этом сказано в работах А. С. Мониной (1977), М. А. Федонкина (1983). Скажем только, что в качестве причин, способствовавших быстрому развитию органического мира в кембрии, указывается возрастание количества кислорода, раскол докембрийского суперконтинента на отдельные плиты и сопровождавшие его трансгрессии, различные экологические моменты, связанные с коэволюцией различных групп и т. д. Указывается также на влияние оледенений (Салоп, 1977). Высказывается предположение, что возникновение минерализованного скелета могло быть связано с увеличением количества кальция в морях, явившимся результатом размытия карбонатных построек докембрия (Жолосов, 1979, с. 25).

Вряд ли можно найти какое-то одно объяснение для изменений, происходивших в биоте кембрия. Существует еще ряд нерешенных проблем палеогеографии кембрия, океанографии того времени и т. д., с которыми теснейшим образом было связано и развитие органического мира (Пальмер, 1984; Розанов, 1984).

Ордовикский период

Ордовикский период (абс. возраст 490 ± 15 , 435 ± 10 млн. лет)¹ также довольно богат событиями в развитии органического мира, хотя и не в такой степени, как кембрий. Из последнего в ордовик перешло 30—35 классов беспозвоночных животных. Уже в раннем ордовике появляются тип мшанок и новые классы из других типов.

Особенно удивительна в этом отношении судьба иглокожих. Из отложений этого периода известны представители 15 новых классов (ромбифер, диплопорит, парабластоидей, бластоидей, коронат, гемистрептокриноидей, криноидей, эхиноидей, голотуроидей, офеоцистоидей, сомастероидей, астероидей, офиуроидей, эдриобластоидей, циклоцистоидей). Такого «взрыва» формообразования в ранге классов не знал ни один тип за всю историю развития животного мира. Часть этих классов появилась уже в раннем ордовике, часть в среднем. Три класса (эдриобластоидей, парабластоидей, гемистрептокриноидей), появившиеся в начале ордовика, в середине его уже вымерли. Однако все классы, дожившие до настоящего времени (криноидей, сомастероидей, астероидей, офиуроидей, эхиноидей, голотуроидей), возникли также в ордовике. Именно тогда тип как бы сформировался окончательно, кембрийский же этап был своего рода «предварительным поиском наиболее удачных форм».

Исключительно интересна также судьба головоногих моллюсков. В какой-то степени она подобна судьбе иглокожих. В кембрии головоногие были представлены небольшим числом сравнительно мелких форм. До последнего времени считалось, что все они принадлежат к одному или двум отрядам. В самом конце семидесятых годов появилась работа по Китаю, в которой описаны представители еще двух новых, видимо, характерных только для рубежа кембрия—ордовика (Chen Yun-yuan et al., 1979).

В ордовике происходит своеобразный «взрыв» в формообразовании головоногих. Появляются представители всех основных подклассов этой группы: наутилоидей, актиноцератоидей, эндоцератоидей, ортоцератоидей; исключительно велико и разнообразие размеров — от совсем небольших форм, измеряемых первым десятком сантиметров, до наиболее крупных из беспозвоночных за все время их существования — эндоцератоидей, раковины которых достигали в длину нескольких метров. Исключительно загадочна судьба эндоцератоидей. Появившись в ордовике, эта группа быстро достигла расцвета и занимала весьма заметное место в биоте данного времени, но к концу периода столь же быстро вымерла.

Можно указать и другие группы, для которых ордовик был основным периодом «формирования типа». Из восьми известных отрядов замковых брахиопод (принимая отряды по «Основам палеонтологии») четыре возникли в ордовике (строфомениды, ринхонеллиды, атрипиды, спириферида), один (пентамериды) возник в конце кембрия, но его расцвет был в ордовике и силуре, один (ортиды) в кембрии был представлен очень небольшим числом форм, а с начала ордовика стал очень быстро развиваться. Всего из ордовика известно около 70 семейств брахиопод, из которых около 30 появились с начала периода, а около 20 — с середины. Правда, происходило и значительное вымирание — в середине ордовика вымерло также около 20 семейств брахиопод.

Достаточно сходно и историческое развитие мшанок. С самого начала периода становятся известными отряды трепостомат, цистопорат, циклостомат, ктеностомат, и криптостомат. Вне всякого сомнения, некоторые из них появились еще в кембрии, так как уже на ранних этапах своего существования в ордовике они представлены значительным числом форм. Особенно интересны в этом отношении трепостоматы, для которых расцвет как бы совпадает с моментом, с которого их остатки известны в ископаемом состоянии.

Появляется ряд групп высшего ранга среди коралловых полипов — как табулят, так и четырехлучевых и среди двустворчатых моллюсков. Из членистоногих для ордовика характерны эвриптерида, обитавшие, возможно, в пресных и солоноватоводных бассейнах и достигавшие иногда почти двухметровой величины.

¹ Существуют и другие цифры: 500 ± 20 , 440 ± 15 млн. лет (Бондаренко, Михайлова, 1984); 485 ± 15 , 435 ± 15 (Друшиц и др., 1984).

Очень важным событием, которое произошло в ордовике, было появление в достаточном количестве древнейших позвоночных — бесчелюстных. Сам факт возникновения группы, как выше уже сказано, имел место в кембрии, но только с ордовика стал известен ряд отрядов агнат, часть из которых установлена с начала периода, часть — примерно с его середины.

Пока трудно точно говорить о тех изменениях, которые произошли в ордовике в растительном мире. Высказывается предположение, что в это время уже существовали мхи, а возможно, и плауновидные (Друшиц, Обручева, 1971, с. 362). Л. Ш. Давиташвили допускал существование в ордовике (и даже раньше) своеобразной группы нематофитов (1971, с.57).

К великому сожалению, нельзя ничего сказать о факторах, позволивших так успешно развиваться ряду новых основных стволов животного царства. Единственное, что вполне доказуемо, это что первая половина периода была временем очень большой трансгрессии и возникновения огромных пространств шельфовых морей. Вполне вероятно, что значительное увеличение площади шельфовых морей и отсутствие крупных и серьезных хищников в морях (за исключением трилобитов и головоногих моллюсков) способствовало свободному развитию всех групп.

Имеются указания на присутствие ледниковых образований в верхнем ордовике Сахары, Марокко, Южной Африки, Северной Америки, Европы (Салоп, 1977). Правда, мы не совсем ясно представляем себе условия существования в морях ордовика. Л. Ш. Давиташвили (1971, с. 216) обращает внимание, что «среди фаций ордовика и силура очень видное место имеют фации граптолитовых глинистых сланцев», которые «занимают обширные площади в Европе, Азии, Северной Америке, Южной Америке, Африке, Австралии».

Силурийский период

Силурийский период является одним из самых коротких периодов истории Земли (абс. возраст 435 ± 10 , 400 ± 10 млн. лет).

Господствующими группами в морях остаются кишечнорастворимые, моллюски, мшанки, брахиоподы, граптолиты. Появляются новые классы — афросальпингоиды, тентакулиты, бластоиды. Первый из них существовал очень небольшое время, тентакулиты хорошо известны и в девоне, а последний оказался значительно более долговечным. В конце силура вымирает ряд групп кораллов, граптолитов и некоторых других. Продолжают существовать бесчелюстные и, что представляет значительный интерес, появляются первые челюстноротые, принадлежащие к рыбам — акантодам.

Из растений господствуют все еще водоросли, но в конце силура появляются псилофитовые и известны уже достоверно плауновидные. Это безусловно было важным событием, так как тем самым положено начало освоения суши представителями мира растений. М. М. Камшилов (1979, с. 53) считает, что главным событием силура было массовое завоевание суши растениями. Он полагает, что выходу на сушу способствовала регрессия моря, наступившая во второй половине силура в результате таконской фазы складчатости.

Из отложений верхнего силура известна своеобразная группа нематофитов. Образ жизни этих организмов не вполне ясен, не исключено, что они могли обитать в тех же условиях, что и псилофиты. Давиташвили (1971) пишет, что, вероятно, существовала даже особая нематофитовая флора, возможно, появившаяся еще в позднем протерозое и продолжавшая существовать в раннем палеозое — девоне, а возможно, в лице отдельных представителей и позже. Все же, несмотря на попытки завоевания суши, органический мир силура практически оставался морским. Биосфера имела еще одностороннее развитие.

Девонский период

Девонский период (абс. возраст 400 ± 10 , 345 ± 10 млн. лет)¹, вне всякого сомнения, является одним из наиболее интересных и важных для понимания дальнейшей судьбы биосферы, так как именно тогда произошло достаточно широкое освоение растениями и животными суши, тогда возник ряд групп организмов, в течение долгого времени сохранявших господство в биосфере.

Из силура в девон перешло около 50 классов беспозвоночных животных. В раннем девоне же вымирают гомойостелеи, в среднем перестают существовать стилофоры, диплопориты, циклоцистоидеи, а в конце — ромбиферы. Значительные изменения произошли и в ряде других групп беспозвоночных. В первую очередь надо указать головоногих моллюсков, среди которых с середины девона стал известен подкласс аммоноидей, играющий главенствующую роль в этом классе до конца мела. Примерно с середины же девона появился отряд наутилид, последние представители которого существуют и ныне. Видимо, в девоне появились и первые внутреннераковинные. Судьба некоторых групп поистине загадочна. В позднем девоне от аммоноидей из отряда гониатитов возник очень своеобразный отряд климений, отличающихся от настоящих аммонитов в основном единственным признаком — не вентральным, а дорсальным сифоном. Климении пережили довольно быстрый расцвет, расселились весьма широко по земному шару, но на рубеже девона и карбона внезапно полностью вымерли. Значительные изменения происходят среди брахиопод, которые вообще переживают в девоне свой расцвет — известно около 320 родов, принадлежащих к 10 отрядам. В конце периода вымирает отряд пентамерид и почти вымирают отряды атрипид и строфоменид, очень сильно сокращаются ортиды. Значительное вымирание произошло среди граптолитов, осталось мало хиолитов, видимо, вымерли тентакулиты².

Очень важные изменения произошли в типе членистоногих. Во-первых, к концу периода полностью вымерло три отряда трилобитов (одонтоплеурида, лихида, факопида) и остался всего один (илленида). Во-вторых, начался расцвет хелицерат, занимающих в биосфере достаточно заметное место до настоящего времени. Если в силуре были известны представители только меростомат и скорпионоподобных (из которых последние начали освоение суши), то теперь к ним добавились клещи и пауки.

Процесс вымирания в разных группах происходил не одновременно, но в литературе отмечается, что особенно резкая смена фауны была приурочена к середине позднего девона: «на границе франского и фаменского ярусов происходит настолько коренная смена фаун, что она даже превышает в планетарном масштабе смену на границе силура и девона» (Липина, Рейтлингер, 1976, с. 107).

Исключительно важные события произошли в типе позвоночных. Как выше было сказано, еще с кембрия существовала очень своеобразная группа агнат, единственных представителей позвоночных в морях раннего палеозоя. Эта группа продолжала существовать и в девоне. В девоне появляется ряд больших групп рыб. С начала периода стали известны плакодермы, несколько позже в палеонтологической летописи появляются хрящевые, актиноптеригии, двоякодышашие и кистеперые. Видимо, процесс коэволюции разных групп рыбообразных и рыб был достаточно сложен — примерно в середине девона исчезают из палеонтологической летописи бесчелюстные, а к концу девона — плакодермы. Мы умышленно сказали, что бесчелюстные исчезли из палеонтологической летописи, так как о происхождении и родственных связях современных бесчелюстных — миног — ничего не известно.

Девонский период справедливо иногда называют «веком рыб». Морская биота резко изменилась — появились группы относительно, а иногда и не относительно подвижных хищников, что повело к нарушению сложившихся трофических связей. Исключительно важным событием было возникновение среди рыб форм, по своим

¹ Имеются, как и для других периодов, и несколько иные данные о возрасте, но так как различия не очень велики, мы их не приводим.

² Судьба тентакулитов не очень ясна, так как имеются данные о находке каких-то тентакули-топодобных остатков из более поздних отложений. Но даже если это и тентакулиты, то, видимо, это была какая-то реликтовая небольшая ветвь.

анатомическим особенностям способных приспособиться к воздушному дыханию и осуществить выход на сушу. Это и произошло во второй половине девона, когда на арену вышли амфибии.

Выход животных на сушу был великим событием. Освоение суши было связано с огромными перестройками в организме животного, перестройками, могущими быть приравненными к другим крупнейшим событиям — к ароморфозам. Как пишет П. А. Коржув (1974), переход на сушу был связан с резким увеличением количества крови и гемоглобина у животных. В связи с этим происходит и смена органов кроветворения. Если у рыб очагами синтеза гемоглобина являются селезенка и почки, то у наземных животных таковым становится костный мозг.

Столь же важные изменения произошли в растительном мире. Если в силуре для суши были известны только псилофитообразные (*Zosterophylophytina*, *Rhyniophytina*), то в девоне, кроме этих групп, достигших расцвета, уже известны достоверные плауновидные, членистостебельные, прапапоротники, возможно, папоротники и даже голосеменные (прогимноспермы, а в конце периода — птеридоспермиды). Правда, группы появлялись не одновременно. Как пишет Давиташвили, в раннем девоне псилофитовидные населяли еще прибрежную, самую влажную зону суши. В среднем—позднем девоне появляются высокоорганизованные группы растений. «В позднем девоне преобладала растительность уже нового типа, тесно связанная с флорой карбона» (1971, с. 187). К концу девона псилофитообразные вымирают. Этот скачок в развитии растительного мира, вне всякого сомнения, принадлежит также к разряду ароморфозов, определивших всю дальнейшую судьбу царства растений. «Девонские растения имеют уже сложную внутреннюю структуру, которая за всю последующую историю растительного мира менялась лишь по линии второстепенных реорганизаций. В последовавшее время больше всего менялся общий облик растений и органы их размножения» (Мейен, 1971, с. 21).

Освоение растениями суши имело колоссальное значение для всего дальнейшего развития биосферы. Развитие наземной флоры сказывается на климате, а также на эрозии поверхности суши. Растительный мир становился сложной системой, теснейшим образом связанной с рядом групп беспозвоночных и позвоночных животных. Развитие растений на суше в дальнейшем имело большое значение и для населения прибрежных вод, так как с суши началось во всевозрастающем количестве поступление органического материала. Благодаря освоению организмами, главным образом растительными, суши начался процесс почвообразования. С девонем же связано начало процесса углеобразования, хотя и в небольшом количестве (Давиташвили, 1971; Егоров, 1979).

Каковы же были условия, в которых развивался девонский мир животных и растений, что способствовало выходу организмов на сушу, что побуждало их к этому процессу? Одной из важнейших особенностей того времени было возникновение самой возможности выхода на сушу. Безусловно, способствовала этому и достаточно частая смена морского и наземного режимов на довольно больших территориях. Ранний девон был в достаточной степени геократической эпохой, временем регрессии моря, занимавшего только около 30% территории современных материков. На суше был сильно расчлененный рельеф, в морях — значительные перепады глубин. Все это явилось результатом каледонской складчатости, завершившейся в начале девона. В среднем девоне началась трансгрессия, сменившаяся новой регрессией в позднем девоне. Соответственно менялся и климат. Для раннего девона характерна континентальность климата, в среднем девоне он стал значительно мягче. Намечаются два климатических пояса — тропический гумидный и северный аридный. Интересно, что в Африке и Бразилии в девонских отложениях найдены ледниковые образования, что говорит о наличии холодного климата в этих местах. В тропической полосе в Евразии, по данным Н. А. Ясаманова (1979а, б), среднегодовая температура была высокой.

Видимо, именно смена условий моря и суши, наличие значительного числа мелких морей, превращавшихся в лагуны, наличие заболоченных пространств вдоль «молодых» побережий и способствовало как появлению ряда групп рыб, приспособленных к разным условиям обитания, так и возникновению разных ветвей растительного мира и даже наземных четвероногих-амфибий.

Каменноугольный период

Каменноугольный период, или карбон (абс. возраст 345 ± 10 , 280 ± 10 млн. лет), является одним из наиболее популярных и широко известных, так как тогда органический мир суши впервые достиг своего настоящего расцвета.

На суше достаточно широко были распространены леса, состоявшие из плауновидных членистостебельных, прапапоротников, папоротников, прогимносперм, голосеменных (кордаитов, семенных папоротников, глоссоптериевых). Одни из названных групп перешли из девона, другие, как, например, папоротники и кордаиты, хорошо известны с начала карбона, третьи (глоссоптериевые) возникли примерно с середины периода. Прогимноспермы вымерли в начале раннего карбона, все остальные группы продолжали существовать и в перми. В среднем и позднем карбоне достаточно отчетливо обособляются три ботанико-географические провинции. Первая — тропическая и субтропическая — получила название вестфальской, умеренная северная — тунгусской, умеренная южная — гондванской. Возможно, что растительный покров покрывал еще не всю сушу, а был сосредоточен в наиболее влажных низменных местах, ближе к морским побережьям (Давиташвили, 1971).

Каменноугольные леса не были безжизненными. Для этого периода хорошо известны скорпионообразные, паукообразные, сольпугоподобные, диплоподы и, что особенно важно, насекомые. Остатки крылатых насекомых известны в геологической летописи с конца нижнего карбона. Вызывает удивление исключительный темп развития группы. Из каменноугольных отложений пока установлены представители примерно 15 отрядов, а всего их в настоящее время описано около 40. Таким образом, не менее трети отрядов возникли уже в карбоне; из них до настоящего времени дошли 6 (Основы палеонтологии, 1962а). С каменноугольного периода в геологической летописи становятся известны и обитавшие на суше брюхоногие моллюски.

Появление на суше членистоногих, дававших большую биомассу, имело большое значение для развития обитателей суши. Б. Б. Родендорф (1970) считает, что насекомыми могли питаться примитивные позвоночные того времени. Уже с начала карбона господствуют лабиринтодонты и лепоспондилные формы, а примерно с середины карбона становятся известны рептилии, как анапсиды, так и синапсиды. Следует отметить, что рептилии начали осваивать не только сушу — известны и некоторые формы, обитавшие в воде.

В морях огромную роль, как и в девоне, играли различные группы рыб: акуловых, акантодей, цельноголовых, актиноптеригий, двоякодышащих и кистеперых. Ранний и средний карбон можно считать временем расцвета третьей из названных групп; акантодеи начали отступать на второй план, число их стало сокращаться. В течение карбона возникло в разных группах некоторое количество новых отрядов, часть которых в карбоне же и вымерла. Очень интересна судьба акуловых, широко распространенных в морях в течение раннего карбона, а с конца карбона до юры известных из пресноводных отложений.

В мире морских беспозвоночных также был ряд интересных изменений, хотя, вероятно, и не столь важных для развития биосферы в целом. Следует отметить, что эти изменения начались еще в конце девона и продолжались в карбоне, притом в столь заметной форме, что вопрос о проведении границы между девоном и карбоном по остаткам морских беспозвоночных до настоящего времени остается дискуссионным. Очень хорошо это показано в статье О. А. Липиной и Е. А. Рейтлингер (1976, с. 107): «Это переходное время представляет собой, с одной стороны, конечную стадию всего девонского этапа (угасания), с другой — стадии развития каменноугольного этапа, а именно: для одних групп фауны появление, для других — становление, для третьих — широкое распространение и реже начало расцвета. Кроме того, это переходное время — самостоятельный этап развития „переходных“ таксонов во всех группах, в течение которого они проходят все стадии — от появления до угасания. Эти „переходные“ таксоны являются ведущими для указанного этапа и не характерны ни для девона, ни для карбона. По своему облику они могут быть ближе к девонскому типу фауны или к каменноугольному или же иметь сходства и различия как с тем, так и с другим».

Все же ряд характерных для карбона групп можно указать. С середины периода появились сфинктозоа. Широко распространены фораминиферы, особенно возникшие в начале периода и быстро достигшие расцвета, крупные с очень сложным скелетом фузулиниды. Продолжали процветать брахиоподы, особенно два отряда — спирифериды и продуктиды. Широко были представлены в каменноугольных морях четырехлучевые кораллы, как одиночные, так и колониальные, мшанки, около десяти классов иглокожих, различные группы моллюсков.

Среди последних господствовали головоногие. Видимо, ряд групп головоногих в карбоне переживали расцвет. В других классах моллюсков также были изменения. Среди брюхоногих появились легочники, среди двустворок становятся известными формы, обитавшие в солоновато-водных и пресноводных бассейнах. С начала периода существовали ксеноконхи — очень своеобразная группа моллюсков не вполне ясного систематического положения.

Примечательно, что в течение карбона вымерло не так много групп беспозвоночных отрядно-классного ранга. Можно указать рецептакулитов, переставших существовать еще в раннем карбоне, и актиноцератоидей (из класса головоногих), прекрасно известных в раннекаменноугольных морях и достигавших иногда весьма солидных размеров, но исчезнувших на рубеже раннего и среднего карбона, а также офиюцитоидей, вымерших в среднем карбоне. Видимо, в конце периода исчезли из палеонтологической летописи корнулитиды и колеолиды — две группы безусловно крупного, но не вполне ясного таксономического ранга. Известен ряд групп, игравших значительную роль в биосфере раннего палеозоя и даже девона, но сохранившихся в карбоне только в виде реликтовых форм. В первую очередь это относится к трилобитам и хиолитам, в какой-то степени к ряду отрядов брахиопод.

Каковы же были условия, обеспечившие расцвет ряда групп органического мира?

Каменноугольный период был талассократическим, временем широкого распространения морей. Как правило, это были хорошо прогреваемые мелкие бассейны. Однако нельзя отнести карбон и к периодам абсолютно талассократическим. Благодаря неслышным фазам герцинского горообразования, приходившимся на это время, происходила довольно частая смена моря и суши на отдельных участках, смена, особенно сильно давшая себя знать примерно в середине карбона. Благодаря этому мелкие моря сменялись заболоченными пространствами, менялся базис эрозии рек и при его повышении происходило усиленное заболачивание лесов. Масса гниющего растительного материала давала не только пищу различным наземным организмам, но и поставляла большое количество органики в водоемы, довольно значительно меняя в них условия обитания. Довольно сильные изменения предполагаются и для климата (Шеголев, 1979).

На основании палеотермометрических исследований последних лет Н. А. Ясаманов (1979а, с. 55) приходит к выводу, что в конце карбона даже в приэкваториальной части температура понизилась по сравнению с девоном на 5—15°. Естественно, что эти изменения не могли не сказаться на развитии фауны и флоры.

«На рубеже средне-позднекаменноугольной эпох имели место изменения растительного покрова биосферного масштаба. Произошла радикальная смена растительных формаций, изменились соотношения типов растительности, существенные изменения претерпел систематический состав эофлор, значительно повысилась роль плакорной растительности. В основе этих изменений лежали климатические причины и обострение конкурентных отношений» (Шеголев, 1979, с. 54).

Эти изменения в растительном мире не могли не сказаться и на составе атмосферы. По мнению А. К. Шеголева (1979), для среднего карбона был характерен повышенный вынос CO₂ из атмосферы, для позднего карбона — возможно повышение его содержания.

Пермский период

Пермский период, или пермь (абс. возраст 280±10, 235±10 млн. лет), — один из сравнительно небольших по времени, но достаточно богатых событиями отрезков времени в истории Земли. Из карбона в пермь перешло не менее 40—50 классов животных и все основные группы растений, известных в каменноугольное время. В начале

периода в морях продолжали господствовать в основном те же группы, что и в предыдущий период: фузулиниды из простейших, четырехлучевые кораллы и табуляты, спирифериды и продуктиды из брахиопод, типично палеозойские группы мшанок, гониатиты и агониатиты из аммоноидей, бластоидей, криноидей и эхиноидей из иглокожих. Достаточно хорошо известны также различные двустворчатые моллюски, брюхоногие, ксеноконхи и ряд групп головоногих (ортоцератоидей, бактритоидей, наутилоидей), а также представители некоторых классов иглокожих (голотуроидей, сомастероидей, астероидей, офиуроидей, эдриоастероидей).

Однако уже с середины периода началось вымирание ряда групп, и к концу периода полностью исчезли фузулиниды, бластоидей, эдриобластоидей, гониатиты, ксеноконхи, цистопораты из мшанок, продуктиды. Видимо, к концу периода прекратили свое существование четырехлучевые кораллы, хотя в литературе имеются указания на их существование еще в самом начале триаса. К концу периода вымерли реликтовые группы — трилобиты и хиолиты, а также отряд ортида из брахиопод, которые уже не играли заметной роли в биосфере перми. Почти вымерли конулярии и табуляты из кишечнополостных, трепостоматы и крипстостоматы из мшанок, ортоцератоидей и бактритоидей из головоногих моллюсков, спирифериды, палеозойские группы криноидей. В некоторых группах, которые продолжали существовать и далее и даже существуют в настоящее время, пермское вымирание оказалось «роковым» для их последующей роли в биосфере. Так, по данным Л. И. Салопы (1977), к концу перми вымерло почти 90% семейств брахиопод. Морские лилии хотя и пережили некоторый новый расцвет в середине мезозоя, но также не достигли того состояния, в котором группа была в девоне — начале перми.

Перестали существовать акантоды и некоторые группы кистеперых и двоякодышащих рыб, почти вымерли брадиодонты из цельноголовых, часть амфибий, известных в популярной литературе под именем стегоцефалов, несколько отрядов рептилий. Правда, как и среди беспозвоночных, этот процесс был не внезапным, а растянулся на довольно длительное время.

История некоторых групп достаточно сложна. Кистеперые и двоякодышащие быстро эволюционировали в девоне и карбоне, когда появилось и вымерло несколько ветвей. На этом процессы значительных изменений закончились для кистеперых. Остался один отряд целокантид (возникший в среднем девоне), существующий до настоящего времени. У двоякодышащих вымирание и появление новых групп продолжалось в перми. Но далее до настоящего времени также без особых изменений существовали только два подотряда: лепидосиреноидей и цератодоидей.

Отсюда ясно, что к концу пермского периода происходит совершенно ясное уменьшение числа отрядов и семейств как среди беспозвоночных, так и позвоночных. Исключительно сильно сказалось вымирание и на видовом уровне.

Нельзя, однако, считать, что пермский период был временем сплошного вымирания. Правда, ни одного нового класса животных не появилось, но возник ряд менее крупных групп. С начала этого отрезка времени становится известным отряд нодозарид из простейших, продолжающий существовать до настоящего времени, с середины перми появляется отряд цератитов среди аммоноидей, достигший своего расцвета в триасе, с начала периода начинается медленное, но упорное возрастание объема класса морских ежей. Особо надо отметить исключительно быструю эволюцию насекомых. В перми известно уже около 30 отрядов этой группы, из которых более 10 возникли в течение пермского периода. Напомним, что в настоящее время существует около 25 отрядов крылатых насекомых, т. е. их разнообразие на отрядном уровне уже в перми было почти таким же, правда, конечно, процесс эволюции группы не остановился, так как в перми значительное число отрядов, появившихся в карбоне и даже в начале перми, вымерло, а в мезозое на смену им пришли новые (Основы палеонтологии, 1962б).

В мире позвоночных возникает несколько групп рыб, несколько отрядов рептилий. Интересно, что из них два (*Eonotosauria*, *Millerosauria*) возникнув в перми, в перми же и вымерли.

Картина развития животного мира на рубеже перми и триаса исключительно сложна, и установить точный момент превращения «пермского мира» в «мир триаса» вряд ли

вообще возможно. У различных таксонов этот перелом в развитии имел и разный характер, и различное значение. У некоторых он проявился в резком обеднении семействами (и более дробными таксонами) и означал переход от стадии процветания к стадии угасания (брахиоподы, морские лилии). У других, наоборот, он выразился в интенсивном формообразовании и знаменовал переход от начальной стадии к стадии процветания (гастроподы, двустворчатые моллюски). Наконец, у третьих с тем же переломом была связана депрессия в развитии, разделившая две последовательные стадии процветания: более раннюю — палеозойскую и более позднюю — мезокайнозойскую (фораминиферы и рыбы). «Если же изучать более подробно изменения морских организмов, оперируя более дробными стратиграфическими подразделениями, то окажется, что самые крупные перестройки в разных группах происходили на различных стратиграфических уровнях, начиная в общем от середины перми и до конца триаса» (Добрускина, 1976а, с. 155).

Такого же мнения придерживаются и ряд других исследователей. Так, Д. Л. Степанов (1974) пишет, что вымирание палеозойских брахиопод охватило всю позднепермскую эпоху, а иногда отдельные группы местами переходили и в триас. В. Г. Очев (1978) также говорит о сложности процесса смены в разных группах рептилий и отмечает неодновременность этого процесса в разных местах.

Достаточно сильные изменения идут и в растительном мире, но в отличие от мира животных, кажется, ни одна очень крупная группа растений не вымерла полностью, за исключением прапапоротников, видимо, ушедших из палеонтологической летописи примерно в середине перми. Тогда же начинается вымирание плауновидных, ряда групп членистостебельных и кордаитовых, господствовавших в первой половине периода. Процесс этот, однако, шел с разной скоростью в разных частях света. Усиленно развиваются цикадовые, гинкговые и хвойные. «Становление мезофитной флоры происходило, таким образом, в течение второй половины перми и почти всего триаса (до рэта), причем первые ее элементы появились еще в ранней перми» (Добрускина, 1976а, с. 160).

Причины столь сильного изменения органического мира в пермском периоде довольно ясны. Пермь и следующий за ней триас являются одними из наиболее геократических периодов за весь фанерозой, что было связано с рядом фаз орогенеза, охвативших большой промежуток времени на рубеже палеозоя и мезозоя. Эти процессы вызвали сильную аридизацию климата, появление полупустынных ландшафтов на больших территориях, усиление различия в климатических поясах. Вполне естественно, что такая обстановка отрицательно сказалась на амфибиях и способствовала радиации различных групп рептилий, не зависящих от влажности местообитания.

Совершенно ясны и причины сильного вымирания морской фауны, фактически лишавшейся огромных районов мелких шельфовых морей.

МЕЗОЗОЙСКАЯ ЭРА

В целом мезозойская эра справедливо считается временем абсолютного господства пресмыкающихся, которые доминировали среди позвоночных на суше, широко были представлены в море и достаточно хорошо овладели воздушной средой. Исключительно важным событием было появление млекопитающих, занимавших в течение всего мезозоя подчиненное положение, но прошедших за это время сложный путь дифференциации на основные группы отрядного ранга. Не менее важным было возникновение в середине мезозоя класса птиц, занявшего одно из первых мест среди позвоночных в следующую эру — кайнозойскую. Таковы в основном события в мире позвоночных.

В мире беспозвоночных особо крупных событий не произошло, но сменился ряд очень больших групп в самых разных типах: моллюсках, простейших, иглокожих, брахиоподах, мшанках. На второй план отошли брахиоподы, доминирующее место в морях заняли двустворки и гастроподы. Вымерли аммоноидеи со сравнительно простой перегородочной линией, и их место заняли так называемые «настоящие аммониты».

В мире растений особенно заметные перемены произошли в конце эры, когда на сцену вышли покрытосеменные, завоевавшие огромные пространства и потеснившие голосеменных, которые остались достаточно большой группой и в кайнозое, но уже не доминирующей.

Все эти изменения происходили более или менее одновременно с достаточно сильным изменением облика земной поверхности. С триаса начался длительный процесс распада Пангеи первоначально на два суперконтинента (северный и южный), разделенных широким морским поясом, известным под именем Тетис. Позже произошло возникновение продольной трещины между Европой, Африкой и Америкой, трещины, превратившейся затем в Атлантический океан. Весьма сложным был процесс раскола Гондваны на Африку, Австралию, Антарктиду, Индостан. Последний прицелился к Азии. Все эти события были длительными и неодновременными и были связаны с рядом фаз горообразования.

Относительно числа фаз горообразования единого мнения нет — одни авторы признают их больше, другие меньше. Основными являются раннекиммерийская на рубеже триаса и юры, позднекиммерийская перед мелом, австрийская в середине мела, ларамийская на рубеже мела и палеогена. Вполне понятно, что с этими событиями были связаны трансгрессии и регрессии на материках. Наиболее геократическим периодом был триасовый, когда от воды была свободна почти вся поверхность современных континентов, наиболее талассократическими — поздняя юра и поздний мел. В ряде случаев происходило не только увеличение или уменьшение площади морских бассейнов, но и весьма значительная перестройка их плана, как, в частности, это произошло на рубеже раннего и позднего мела.

Триасовый период

Триасовый период, или триас (абс. возраст 235 ± 10 , 185 ± 5 млн. лет), во многом сходен с пермским, но в то же время значительно от него отличается. Из перми в триас переходит более сорока классов животных и основные группы растений. Ни одного класса не вымирает за триасовое время в царстве животных, но изменения внутри классов довольно значительные. В раннем триасе вымирают криптостоматы и трепостоматы из мшанок, и число семейств этой группы становится минимальным за всю историю их существования. Значительное вымирание происходит среди головоногих моллюсков. В середине периода перестают существовать агониатиты, а к концу — цератиты из аммоноидей, что составило около 80% всех аммоноидей, известных в триасе. К концу этого отрезка времени исчезают ортоцератиты и бактритоидеи, а также все палеозойские группы наутилид, т. е. более 90% этого отряда.

Однако одновременно с исчезновением шло и появление новых групп. Так, среди головоногих моллюсков еще в конце раннего триаса появляется отряд филлоцератид. Количество родов аммоноидей, достаточно высокое в начале периода, резко уменьшается в середине, затем резко возрастает, достигая почти наивысшего уровня для этой группы за время ее существования, и очень резко падает в конце периода (что связано с полным вымиранием отряда цератитов). Среди наутилоидей именно в конце триаса возникли формы, которые пережили вымирание и дали начало всем послетриасовым наутилоидеям. Продолжалось увеличение числа семейств двустворчатых моллюсков и гастропод: в том и другом классах оно возросло примерно с 30, известных в перми, до 45. В первой половине периода появляется новый отряд фораминифер — роталииды, а в середине периода становятся известны шестилучевые кораллы. Начинается новый расцвет мшанок — циклостомат, продолжавшийся в юре и в мелу. В целом картина развития беспозвоночных довольно сложная, и говорить о каком-либо единовременном сильном изменении в этих группах не приходится. Правда, все же небольшие изменения происходят, видимо, с середины нория до конца периода, т. е. сравнительно быстрее, чем изменения в конце перми (Добрускина, 1976б, с. 174). Указанный автор делает еще один интересный вывод: «Для многих групп животных триасовый период (в границах s. l.) является самостоятельным этапом развития. Наиболее заметно он выражен у цератитов — руководящих ископаемых триаса; их существование практически ограничено этим периодом (к которому надо еще прибавить джульфинский век). Столь же четко он выражен у фораминифер и морских лилий, хотя картина тут почти противоположная: депрессия в развитии, падающая на триасовый период, которая разделяет две фазы расцвета. Брахиоподы в начавшейся вблизи границы перми и триаса стадии угасания

дают последнюю крупную вспышку формообразования в триасе» (Добрускина, 1976б, с. 175).

Вызывают некоторое удивление сравнительно небольшие изменения в классе насекомых. Как выше было сказано, в пермском периоде появилось и вымерло значительное число отрядов. В триасе появилось только три новых отряда, а вымер только один. Правда, из новых *Diptera* безусловно являются одним из наиболее крупных в классе (Основы палеонтологии, 1962б).

Весьма значительные события были в мире позвоночных. Вымерло и появилось несколько отрядов рыб. В частности, исчезли последние брадиодонты из цельноголовых, появляются и вскоре исчезают три новых отряда в надотряде палеонисков, становятся известны два новых отряда среди хрящевых ганоидов и два отряда из костных ганоидов. Особенно важно появление с среднего триаса костистых рыб — группы, которая приобретала все большее значение и является доминирующей среди рыб в настоящее время.

Среди пресмыкающихся возникло 8 новых отрядов, но 5 вымирает. Интересно, что новые группы появились не сразу, а примерно поровну с начала периода и со второй его половины. К концу триаса вымерло около 80% семейств, известных для этого периода. Однако именно тогда же появились и многие формы, игравшие заметную роль в животном мире юры и мела, — динозавры и пресмыкающиеся, вторично ушедшие в воду. Среди земноводных большую роль играли лабиринтодонты, весьма тесно связанные с водной средой.

Одним из важнейших событий является появление в триасе млекопитающих, которые постепенно занимают все большее место в биосфере и в конечном счете начинают играть в ней одну из основных ролей. Таким образом, совершенно очевидно, что триас является исключительно важным отрезком времени в историческом развитии тетрапод. Уход со сцены форм, характерных для конца палеозоя, появление значительного числа новых таксонов пресмыкающихся, а также и млекопитающих, т. е. становление групп, господствовавших в юре, мелу и даже в кайнозое, являются одной из характерных особенностей триаса.

Весьма сложным было в триасе и развитие мира растений. И. А. Добрускина (1976б) считает, что в истории триасовых флор выделяются три этапа: первый с начала периода до ладинского века, второй с ладинского века до середины норийского века, третий с середины нория до конца периода. Триасовый период является переходным этапом в развитии флоры. С одной стороны, существовали палеозойские группы (лепидофиты, палеофитные папоротники, птеридоспермы, палеофитные хвойные), с другой — появились новые характерные для юры и мела (папоротники *Dipteridaceae*, цикадовые, гинкговые, чекановские, мезофитные хвойные).

Такова обобщенная картина развития жизни в триасе. В действительности она была еще сложнее, так как в разных широтных поясах (а в триасе достаточно отчетливо обособляются экваториальный пояс и два высокоширотных — северный и южный) развитие и смена групп шли разными темпами и путями. Очень обстоятельно этот вопрос изложен в обзорном очерке И. Н. Красиловой «Биогеография триаса» (1979).

Каковы же были условия, в которых проходило развитие животного и растительного мира? Большая часть периода характеризовалась резким преобладанием суши над морем. Триасовый период в этом отношении очень напоминал пермский. По данным, приведенным Красиловой (1979), в пределах СССР суши было занято 88% территории. Судя по картам, приводимым А. С. Мониним (1977), даже в позднем триасе, когда началась сильная трансгрессия, суша резко преобладала над морем на территории всех современных континентов. Вероятно, именно геократический режим и был причиной значительного вымирания ряда морских групп.

Юрский период

Юрский период, или юра (абс. возраст 185 ± 5 , 132 ± 5 млн. лет), пожалуй, один из наиболее спокойных периодов в истории Земли и в развитии органического мира. За этот отрезок времени не вымирает ни один класс животных и вымирает очень небольшое число

таксонов отрядного ранга, зато появляется довольно значительное число новых крупных групп беспозвоночных и позвоночных. Из беспозвоночных в морях господствовали головоногие моллюски — аммоноидеи и белемноидеи, а также двустворчатые и брюхоногие моллюски. Во всех указанных группах идет очень быстрое увеличение числа семейств, родов, видов. С середины периода становятся известны теутиды и сепииды. Начинается новый расцвет наутилоидей, представленных теперь одним подотрядом наутилина, возникшим в конце триаса и существующим до настоящего времени. Правда, процесс развития этих групп шел не всегда гладко. Так, во второй половине ранней юры вымерло около половины известных в то время семейств аммоноидей.

Очень заметное место в биосфере юры занимают различные коралловые полипы, являвшиеся в это время активными рифостроителями. Из мшанок большую часть времени существовали одни циклостоматы, пережившие второй расцвет, но со второй половины периода появляются хейлостоматы, играющие очень важную роль в биосе мела и кайнозоя. Из брахиопод в начале юры вымирают последние спирифериды, игравшие столь заметную роль в морях палеозоя, и остаются только четыре отряда: лингулиды, кранииды, ринхонеллиды и теребратулиды. В двух последних даже произошло увеличение числа форм, но заметной роли в биоте юрского времени брахиоподы уже не играли. Интересно, что, несмотря на такое положение вещей, все четыре названных отряда дожили до настоящего времени.

Из иглокожих большая часть таксонов отрядного и более высокого рангов, характерных для позднего палеозоя, вымерла в конце перми. В триасе появляются артикулаты из морских лилий. В юре начался расцвет этой группы, продолжающийся, правда, в несколько «пульсирующем» ритме до настоящего времени. С ранней юры становятся также известны три новых отряда морских ежей, т. е. именно в это время началось становление фауны морских ежей, характерной для мезозоя и кайнозоя.

Мир беспозвоночных на суше был достаточно богат и представлен различными классами моллюсков и членистоногих. В смысле таксономического разнообразия безусловно доминировали насекомые, представленные почти двадцатью отрядами. Почти все они возникли ранее, в юрское время появился только один новый отряд, но зато ни один отряд не вымер (Основы палеонтологии, 1962а).

Весьма важные изменения произошли в мире позвоночных. В первую очередь необходимо сказать, что из юрских отложений известны достаточно достоверные остатки представителей четырех отрядов млекопитающих (мультиптеркулят, триконодонтов, симметродонтов, тритуберкулят). Правда, три последние группы появились еще в конце триаса (Основы палеонтологии, 1962б).

Абсолютное господство на суше принадлежит пресмыкающимся, среди которых одно из наиболее видных мест занимает различные динозавры. Однако пресмыкающиеся уже достаточно надежно освоили море, где они были представлены такими опасными хищниками, как ихтиозавры и плезиозавры, а также воздух. В начале периода появился отряд рамфоринхов, а во второй половине — птеродактилей. Развитие групп сопровождалось вымиранием. В середине юры вымерли последние терапсиды, а в конце — рамфоринхи, которые, как видим, существовали недолго.

Значительно сильнее были изменения на семейственном уровне. За юрский период появилось около 35 и исчезло около 15 семейств пресмыкающихся. Наиболее сильная смена произошла в поздней юре, когда появилось около 20 семейств и примерно 10 вымерли.

Для амфибий юрский период также оказался временем довольно сильных перестроек — в ранней юре вымирают последние лабиринтодонты; в юре появляется отряд бесхвостых, существующий до настоящего времени.

Появляется несколько новых отрядов рыб — акуловых, хрящевых ганойдов, костных ганойдов. С поздней юры отмечен новый расцвет морских акул, исчезавших из морских отложений с позднего карбона. Несколько удивляет отсутствие крупных изменений среди костистых рыб. Как сказано выше, группа появилась еще в триасе, и за юрский период в этой ветви, в дальнейшем завоевавшей моря всего мира, не появилось ни одного нового отряда.

Из растений на суше господствуют папоротники и голосеменные, достигшие в это

время своего расцвета. Широко распространены леса из цикадовых, беннеттитовых, гинкговых и хвойных. В одних местах преобладают одни, в других — другие. «Намечаются области господства хвойных (Сибирь, Шпицберген), широкого распространения гинкговых (северная умеренная, или сибирская, область), преобладания саговниковых и беннеттитовых (южная тропическая, или индоевропейская, область, охватывающая Европу, Среднюю Азию, Индию)» (Друщиц, Обручева, 1971, с. 371).

Некоторые изменения произошли в мире водорослей — с юры стали известны в палеонтологической летописи диатомовые. Следует сказать, что это очень странно. Материал, из которого состоит скелет диатомовых, — один из наиболее распространенных в периоде, непонятно, что мешало более раннему появлению группы.

Безусловно, пышное развитие растительного мира и процветание значительного большинства групп животных, как морских, так и сухопутных, было связано с условиями обитания, характерными для данного периода — частой сменой фаз трансгрессий и регрессий моря, трансгрессий, достигших особого размаха в поздней юре, что вело к частым изменениям мелководных морей, появлению и исчезновению отдельных участков суши, заболачиванию тех или иных мест, возникновению лагун и т. п. В ранней и средней юре преобладал влажный климат, позже намечается его аридизация.

Меловой период

Меловой период, или мел (абс. возраст 132 ± 5 , 66 ± 3 млн. лет), — один из наиболее длинных и богатых событиями в истории биосферы. Наиболее характерной его особенностью является вымирание очень значительного числа самых разных групп беспозвоночных, и позвоночных, смена растительных сообществ, резкое изменение всего облика фауны и флоры, что и послужило основанием для проведения границы между мезозоем и кайнозоем в конце мела.¹

Кратко напомним эти события. К концу периода, а именно в маастрихте, вымерло большинство семейств планктонных фораминифер и около половины бентосных. В начале мела появился новый отряд гетерогелицид, который очень быстро достиг своего расцвета, но к концу периода очень сильно сократился. Следует отметить, что вымирание значительного числа фораминифер было и на рубеже раннего и позднего мела, но значительно слабее, чем в конце. В первом случае вымерло 18 родов и столько же появилось новых, во втором — вымерло 84, а появилось только 48 родов. Интересно отметить, что и в данном случае вымирание не было только вымиранием — ему сопутствовало появление новых форм, пусть даже значительно более слабое, чем вымирание.

Для кишечнополостных нельзя указать столь сильных изменений. К концу периода намечается некоторое уменьшение склерактиний и исчезают из летописи строматопоры, но становятся известны новые группы восьмилучевых кораллов.

Очень заметные перемены произошли и в типе моллюсков. В позднем мелу вымерло около 24% семейств и 70% родов двустворчатых моллюсков, хотя и здесь разные отряды были затронуты этим процессом в весьма разной степени. В одних случаях группа исчезла полностью, как, например, это и произошло со столь популярной группой, как рудисты, в других отряды претерпели очень слабые изменения. Большие события произошли в классе головоногих моллюсков. К концу мела перестали существовать все аммоноидеи, почти все белемноидеи. Этот процесс произошел не внезапно. Так, в сеномане известно 22 семейства аммоноидей, в кампане их стало 16, в маастрихте 11, но и из них около половины исчезло в первой половине века. Интересно, что в разных районах земного шара вымирание таксонов шло не одновременно. В одних дольше существовали одни группы, в других последними оказались другие таксоны (Найдин, 1976а). Аналогичная картина и в истории белемнитов. От некогда достаточно распространенной ветви головоногих до конца периода дожили считанные формы (в северном полушарии, например, только один

¹ Достаточно детально — на семейственном и родовом уровне — история развития органического мира позднего мела — эоцена рассмотрена в коллективной сводке «Развитие органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя». Общие итоги этого труда изложены в последнем выпуске (Шиманский, Соловьев, 1982).

род и, видимо, один вид). Интересно, что вымирание в значительно меньшей степени затронуло наутилоидей — сравнительно небольшую ветвь головоногих.

Несколько по-иному шло развитие гастропод. В этом классе в конце периода также было довольно значительное вымирание семейств и родов, но значительно более сильная смена произошла на рубеже раннего и позднего мела, и фауна гастропод позднего мела имела уже кайнозойский облик (Амитров, 1975).

Неравномерно шел процесс развития у мшанок. В это время продолжало существовать три отряда: циклостоматы, ктеностоматы, хейлостоматы. Второй плохо сохраняется в ископаемом состоянии, и точно сказать о его судьбе трудно. Первый первоначально испытал некоторый расцвет, но в конце маастрихта в нем вымерло два семейства и 60 родов. Интересно, что из них 80% появилось только в мелу, а около 30% даже в самом маастрихте. Около 60—70% родов вымерло в конце мела и среди брахиопод.

Весьма сильно были затронуты вымиранием морские ежи из типа иглокожих. В маастрихте перестало существовать около 20% отрядов и семейств, а также 50% родов правильных и 33% семейств и более 60% родов неправильных морских ежей. На фоне событий, разыгрывавшихся в названных группах, несколько странно выглядят насекомые, у которых основная смена, как и у гастропод, произошла на рубеже раннего и позднего мела.

Как видно из всего сказанного, большая часть наиболее крупных групп беспозвоночных была очень сильно затронута вымиранием в конце мелового периода, а именно в маастрихте. Правда, не всегда этот процесс был внезапным; иногда он начинался почти с середины периода. Имелись группы, где наиболее сильные изменения произошли именно в середине периода. Можно указать и классы, практически не затронутые этим процессом. В качестве примера приведем скафопод — очень небольшую группу, никак не реагировавшую на меловые события.

Богата достаточно драматическими событиями и история позвоночных. Для костистых рыб характерно появление во второй половине мела значительного числа новых отрядов, существующих до настоящего времени, но в самом конце периода — на рубеже маастрихта и дания — произошло заметное уменьшение числа семейств и родов этой группы. Вымер в мелу один отряд костных ганоидов.

Наиболее интересные события разыгрались в классе пресмыкающихся. К концу периода, а именно в маастрихте, полностью вымирают динозавры, птерозавры, плезиозавры. Однако, как и во многих группах беспозвоночных, процесс этот не был внезапным и моментальным. В раннем мелу было известно 11 семейств динозавров, но из них в поздний перешли только 6. В первой половине позднего мела число семейств возросло до 15, но в кампане их осталось 9. Для второй половины позднего мела известно около 115 видов динозавров. Из них около 50 существовало в кампане, около 40 в маастрихте, а 20 — дожили до самого конца маастрихта. Весьма неравномерно и распространение группы по земному шару. Из 115 видов на Северную Америку приходится 93, а остальные — на другие континенты (Рождественский, 1978). Таким образом, вымирание динозавров было процессом длительным, хотя и завершилось их полным исчезновением именно в конце мела. Примерно это же относится и к птерозаврам, только последние группы которых дожили до маастрихта. В противоположность названным группам почти не было вымирания в ветвях лепидозавров и черепах, во всяком случае на семейственном уровне.

Меловой период, видимо, был временем успешного развития птиц. В конце мела вымерли отряды гесперорнисов и ихтиорнисов, в мелу же и появившиеся. Но известные с мела отряды гагар, поганок, веслоногих, голенастых, пастушковых благополучно существуют и в настоящее время. Продолжалось и развитие класса млекопитающих. Из отложений верхнего мела известны мультитуберкуляты, сумчатые, насекомоядные, кондиляртры, приматы, возможно — летучие мыши. В позднем мелу было известно уже 15 семейств млекопитающих, принадлежащих к названным отрядам (Решетов, Трофимов, 1979).

Сильные изменения произошли в мире растений, причем, как и в мире животных, это не было сплошным вымиранием, а сменой форм самого разного типа. Так, в нанопланктоне и у харовых водорослей действительно было сильное вымирание в конце мела, а у дазикадиевых, наоборот, произошло увеличение числа таксонов. Очень сложные процессы

шли в многочисленных группах высших растений, которые привели к сильным изменениям в их составе и смене доминирования голосеменных на доминирование покрытосеменных растений. Надо сказать, что фактически этот процесс растянулся на весь поздний мел, шел с разной скоростью в разных районах земного шара, и указать точный момент смены господства одних и других вряд ли возможно.

Вряд ли можно назвать какую-либо единую причину, вызвавшую столь большие изменения в органическом мире мелового периода, поведшую к вымиранию ряда групп, к значительной смене в других, к смене доминирования групп в фауне и флоре. Вероятнее всего, в ряде случаев процесс шел по принципу цепной реакции (Russell, 1982). Были затронуты вымиранием одни группы, но они служили пищей для других и т. д. Вне всякого сомнения, вопросы экологии играли здесь одну из наиболее видных ролей.

В этом убеждает нас интересная таблица из работы Д. А. Рассела о кризисе биоты в конце мела (Russell, 1977). Из нее видно, что лучше всего сохранились формы пресноводные, сильнее всего пострадали плавающие морские организмы.

Нет единых причин вымирания даже для таких своеобразных групп, как динозавры, хотя в литературе существует масса теорий относительно роковой судьбы этой группы (Рождественский, 1978; Татаринov, 1980; Russell, 1979).

Очень интересная работа по анализу вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя была проделана А. С. Алексеевым (1982). В статье рассматривается проблема уровня вымирания таксонов семейственного и родового рангов по сравнению со средним — «фоновым» вымиранием. Автор приходит к выводу, что на этом рубеже наиболее высокий уровень вымирания таксонов семейственного ранга приходится на морской бентос, за ним следуют наземные и пресноводные животные, зоопланктон, фитопланктон и морской нектон. Интересно, что уровень вымирания семейств и родов не совпадает. В группах, где наибольшая интенсивность вымирания приходится на семейства, она низкая для родов, и наоборот. В целом же уровень вымирания как семейств, так и родов в маастрихте значительно превышал фоновый.

Вероятно, одной из основных причин всех изменений были значительные изменения конфигураций материков, климата и т. д., приходившиеся на меловой период. Достаточно жгато и ясно это показано М. М. Москвиным (1979) в специальном очерке биогеографии позднего мела.

Как пишет автор, поздний мел был временем больших трансгрессий, захвативших около 29% площади современных материков. На обширных территориях господствовал теплый климат. Правда, климат не оставался ровным в течение всего периода. Максимум тепла был в апте—альбе, в сеномане отмечается значительное похолодание, но далее опять идет потепление. Надо сказать, что, видимо, в истории меловой биосферы не все моменты достаточно ясны. Так, Москвин отмечает, что в толщах сеномана—нижнего турона весьма распространены битуминозные прослои, без следов донной жизни, которые могли образоваться только в условиях недостатка кислорода (1979). Не меньшую загадку представляют собой колоссальные отложения писчего мела, в основном сложеного остатками кокколитофорид и других организмов нанопланктона. Д. П. Найдин пишет по этому поводу: «Аналоги условий седиментации, приведших в поздне меловую эпоху к накоплению на континентах писчего мела, неизвестны ни в современных морях и океанах, ни в бассейнах других периодов и эпох» (1979, с. 51). Далее автор пишет, что подобные процессы могли идти скорее всего при условии значительного сокращения поступления обломочного материала, расцвета планктонных организмов, связанного с поступлением теплых вод в эпиконтинентальные моря умеренных широт (Там же). М. М. Москвин (1979) пишет, что, по мнению некоторых авторов (Р. В. Фейбриджа), такой расцвет известкового нанопланктона был связан с низким парциальным давлением CO_2 и пересыщением им поверхностных вод океана.

Безусловно, очень большое значение имели и различные моменты коэволюции разных групп животных, а также животных и растений, что хорошо было показано на примере развития и смены меловых и кайнозойских фаунистических комплексов В. В. Жерихиным (1978).

КАЙНОЗОЙСКАЯ ЭРА

Для кайнозоя характерно господство млекопитающих и птиц, освоивших не только сушу, но воду и воздух. Процесс этот не был гладким — возникали одни группы и вымирали другие, во второй половине эры появился человек, вскоре превратившийся в один из наиболее мощных факторов, влияющих на судьбу других групп органического мира. Из беспозвоночных доминирующее положение на суше безусловно принадлежит насекомым, а в морях — планктону, двусторчатым и брюхоногим моллюскам.

В растительном мире господствуют покрытосеменные, оттеснившие на второй план голосеменных. Особое значение приобретают травы, занимающие обширные пространства и оказывающие огромное влияние на эволюцию травоядных животных и многих наземных беспозвоночных.

Вероятно, одним из очень интересных событий является появление среди покрытосеменных травянистой растительности. Голосеменные по каким-то причинам не смогли в процессе эволюции выработать таких форм. Возникновение трав, очень хорошо приспособившихся к самым разным условиям существования: к недостатку влаги, сильному засолению, вечной мерзлоте, очень короткому периоду вегетации — обеспечило им господство во многих биогеоценозах в течение всего кайнозоя. Появление травянистой растительности можно считать одним из ароморфных изменений биосферы.

Продолжались довольно значительные изменения очертаний и расположения суши. Считается, что в конце мезозоя и самом начале кайнозоя Австралия составляла еще единый материк с Антарктидой и Южной Америкой. Около 55 млн. лет назад Австралия отделилась от Антарктиды и стала смещаться к северу. В результате этих перемещений конфигурация морских бассейнов в южном полушарии несколько раз менялась — возникали и исчезали проливы, разделявшие отдельные части суши, что влияло на морские течения, то проникавшие из низких широт в высокие, то лишавшиеся этого пути (Квасов, 1980). В течение кайнозойской эры произошло несколько последних фаз горообразования. В литературе указываются по крайней мере три фазы в палеогене, три — в неогене и одна в антропогене (Балуховский, 1974). Все они, как правило, объединяются под названием альпийского горообразования. Вполне понятно, что эти события должны были отражаться на трансгрессиях и регрессиях, на увеличении и уменьшении площади морских бассейнов на территории материков, т. е. на уменьшении и увеличении шельфа, возникновении внутренних полузамкнутых морей и т. д. Из крупных событий на кайнозой приходится окончательное формирование северной части Атлантики, возникновение и исчезновение мостов суши между северо-востоком Азии и северо-западом Северной Америки. Из событий регионального масштаба, но безусловно важных для юга Евразии — появление серий, сменявших друг друга, то замкнутых, то полузамкнутых, то нормально-соленых, то полуопресненных бассейнов на месте современных Черного и Каспийского морей, Центральной Европы и прилегающих районов. Достаточно сложна была судьба и Средиземного моря, с которым эти бассейны временами сообщались, временами теряли связь.

В значительной степени со всеми указанными событиями связан и климат кайнозоя. В южном полушарии намечалось два резких похолодания — около 38 и 12 млн. лет тому назад (Квасов, 1980). Примерно ко второму из них приурочено возникновение ледяного щита в Антарктиде, сохранявшегося до настоящего времени. В северном полушарии в первую половину кайнозоя климат был достаточно теплым и ровным, но в конце неогена наступает его резкое ухудшение, возникает ледяной щит в Гренландии, начинается оледенение в горных районах. Все эти пока еще более или менее региональные оледенения были предшественниками великих оледенений антропогена, охвативших добрую часть всего северного полушария. Фазы наступления ледников чередовались с фазами межледниковий, когда от льда освобождались большие пространства Земли, достаточно быстро заселявшиеся различными представителями животного и растительного мира. Во время оледенений уровень прилегающих морей резко падал, во время межледниковий повышался.

Все указанные выше изменения лика Земли и климата не могли не сказаться на истории развития разных групп органического мира, как будет показано ниже.

Палеогеновый период

В мире беспозвоночных изменения на высших таксономических уровнях весьма незначительны. Из фораминифер наиболее заметным становится отряд нуммулитов, появившийся еще в самом конце предыдущего периода, очень быстро достигший расцвета в палеогене и резко сократившийся к его концу. Вспышка в развитии фораминифер особенно заметна на рубеже палеоцена и эоцена, когда вымерло 23 старых рода, но появилось 93 новых. Всего в палеогене существовало около 50 семейств и 300 родов фораминифер.

С палеогена наступает настоящий расцвет двустворчатых и брюхоногих моллюсков. В первом классе в эоцене появляется более 50% новых родов, во втором с начала периода и с середины возникает до 140 новых семейств. Об изменениях среди головоногих моллюсков судить трудно, так как в этот период уже началось господство форм, почти лишенных раковины и поэтому очень плохо сохраняющихся в ископаемом состоянии. Наутилоидеи не занимали заметного места, а последние белемноидеи (всего несколько родов) известны только из эоцена. Среди мшанок продолжают существовать хейлостоматы, расцвет которых начался с мела, охватил весь палеоген и продолжается до настоящего времени. Из иглокожих наибольший интерес представляют морские ежи. Как выше было сказано, в конце мела, а точнее в маастрихте, в этом классе произошло довольно значительное вымирание, хотя было и появление некоторых новых групп. Возник своеобразный обедненный комплекс, существовавший в датском веке и палеоцене. С эоцена начинается новый этап развития, когда появилось значительное количество типично кайнозойских таксонов, многие из которых дожили до настоящего времени. Стало известно около 30% новых семейств и 80% новых родов от общего числа соответствующих таксонов в данной группе. Вновь начинает увеличиваться в численности класс морских лилий, претерпевших в конце мела некоторое сокращение. В некоторых классах иглокожих (морские звезды, офиуры, голотурии) заметных изменений не происходило.

В большинстве групп беспозвоночных заметное увеличение численности происходило в эоцене, хотя «формы перехода» меловой фауны в кайнозойскую были несколько разные. В одних случаях после значительного вымирания в маастрихте наступало довольно быстрое обновление состава и его постепенное увеличение. В других, как, например, у двустворок, процесс довольно быстрого вымирания в конце мела отделен от новой вспышки в эоцене палеоценовым этапом «угнетенного состояния» группы, в-третьих, как видно на примере морских ежей, существовал особый «вставочный комплекс», разделявший позднемезозойскую и типичную кайнозойскую фауну ежей.

Исключительно интересна была, как выше уже было кратко сказано, история развития насекомых. В неокоме энтомофауны еще имели значительное сходство с юрскими. Значительные изменения начинаются в альбе—сеномане, когда вымирает ряд семейств, характерных для мезозоя. С позднего сеномана фауны насекомых приобретают в достаточной степени кайнозойский облик. Вполне естественно, что часть таксонов семейственного ранга вымерла и в позднем мелу, но это уже не повлияло на общий ход развития группы. В палеогене развитие насекомых продолжалось, видимо, достаточно быстро, так как из эоцена уже известно более 300 семейств.

Довольно сходная картина значительного увеличения числа таксонов отрядного, семейственного и родового рангов с середины палеогена имела место и среди позвоночных. В это время возникает несколько новых отрядов костистых рыб, значительно увеличивается число семейств и родов. Костистые рыбы завоевывают все морские и пресноводные водоемы.

Интересно, что и в этой большой группе наиболее быстрое увеличение числа таксонов приходится на эоцен. Так, в палеоцене возникают 2 новых отряда, в эоцене — 8, в олигоцене — 3. Такая же картина на семейственном, родовом уровне. В лютете возникают 103 новых семейства и 204 новых рода, а за весь палеоцен соответственно 73 и 65.

Примерно с середины палеогена появляются три новых подотряда в отряде бесхвостых амфибий и отряд хвостатых амфибий. С этого времени изменений на отрядном уровне в классе амфибий не происходило.

Значительно менее крупные события происходили в классе пресмыкающихся. Изме-

нений на отрядном уровне нет. Все группы указанного ранга, сохранившиеся после событий второй половины мелового периода, продолжали существовать. Появилось и вымерло несколько семейств черепах, в подклассе чешуйчатых возникло в середине палеогена около 10 новых семейств.

Продолжает успешное развитие класс птиц. С палеоцена существует 40 семейств, а в эоцене установлено уже 80 семейств этой группы животных.

Весьма значительные изменения происходили в классе млекопитающих. С палеоцена известны шерстокрылые, неполнозубые, грызуны, кондиляртры, диноцераты, пантодонты, тиллодонты, тенидонты, пиротерии. Число семейств возрастает с 15, найденных в позднем мелу, до 64. С эоцена достоверно установлены рукокрылые, китообразные, хоботные. Вымирают мультитуберкуляты, тиллодонты, тенидонты, кондиляртры, диноцераты. Число семейств продолжает расти и в олигоцене уже достигает 140 (Решетов, Трофимов, 1979).

Происходят и некоторые изменения флоры. В палеоцене в северном полушарии достаточно хорошо известна вечнозеленая флора с папоротниками, кипарисовидными и другими и более северная, листопадная, в которой преобладали гинкговые, хвойные, буки, дубы и т. д. Два типа флоры сохраняются и в эоцене. Для первой характерны миртовые, лавровые, пальмы и другие теплолюбивые группы; для второй — каштан, дуб, ольха, береза, клен и др. В олигоцене в связи с некоторым похолоданием область распространения вечнозеленой флоры несколько сокращается.

Неогеновый период

Неогеновый период, или неоген, — один из самых коротких периодов в истории Земли (абс. возраст 25 ± 2 ; $1,5 \pm 0,5$ млн. лет). В развитии органического мира значительных изменений не происходило. Мир морских беспозвоночных очень близок к современному. На суше из беспозвоночных господствуют различные группы членистоногих, в первую очередь насекомые. Их состав даже на родовом уровне почти не меняется в течение периода.

Среди позвоночных перемены также невелики. Никаких крупных изменений на отрядном и семейственном уровнях ни на рубеже палеогена и неогена, ни в неогене не происходило. Можно указать два отряда костистых рыб, появившихся в миоцене, но это монотипические группы, известные только из миоцена. Появляются два новых семейства бесхвостых амфибий, а одно палеогеновое, возможно, вымирает. Небольшие изменения произошли на семейственном уровне в подклассе черепах.

Из позвоночных безусловно господствуют плацентарные млекопитающие. Происходило вымирание некоторых групп, особенно связанных с влажными лесами и болотистыми пространствами, что объясняется постепенным изменением климата в сторону более сухого, возникновением значительного пространства степей. Общее число семейств к концу периода уменьшается до 119 (Решетов, Трофимов, 1979).

Идет быстрая эволюция хоботных и лошадиных. К неогену относится знаменитая «гиппарионовая фауна», в это время происходит окончательное становление рода собственно лошадей. Уже известны медведи, собаки, гиеновые и некоторые другие группы, характерные для настоящего времени. Исключительно важно дальнейшее развитие приматов, в том числе и человекообразных, а также постепенное становление в конце периода предков человека. В морях появились ластоногие, продолжалось развитие китообразных.

Происходит значительная дифференциация фауны разных частей света, что связано с теми изменениями конфигурации материков, о которых было сказано выше. Самая богатая фауна известна из Евразии. В Северной Америке, Южной Америке, Австралии развитие шло своими путями, хотя периодически происходил некоторый обмен группами млекопитающих между Евразией и Северной Америкой, Северной и Южной Америкой благодаря появлению кратковременных мостов, соединявших эти материки. Все же в Южной Америке развивались свои группы сумчатых, неполнозубых, копытных, широконосых обезьян. В Австралии, не вступавшей в контакт с другими материками, продолжали существовать только сумчатые и однопроходные.

В растительном мире происходило постепенное оттеснение теплолюбивых флор в более низкие широты и смена их флорами умеренного климата на большей части материков северного полушария. Как сказано выше, значительное место занимали обширные травянистые покровы, прекрасно приспособленные к разным неблагоприятным условиям.

Четвертичный период

Четвертичный период, или антропоген, пока самый короткий период в истории Земли. Единого мнения о его длительности не существует — указываются цифры от 600 тыс. лет до 3,5 млн. лет. Большинство пока придерживаются цифры в 1,8 млн. лет.

При любом уровне границы неогена и антропогена для последнего наиболее характерным является наличие ряда оледенений, чередовавшихся с межледниковьями, в северном полушарии. Во время наиболее крупного оледенения подо льдом оказалось около 30% суши, площадь оледенения в северном полушарии превосходила современную в 13 раз.

В соответствии с увеличением или уменьшением ледяного покрова менялся и климат, становившийся очень суровым в фазы оледенений и более теплым в межледниковые промежутки. Большую часть времени все же преобладал климат более холодный, чем современный. В периоды межледниковий происходило значительное увлажнение климата и возникновение довольно значительных пресных и солоновато-водных бассейнов. Изменения в ледовом режиме очень сильно сказывались и на уровне Мирового океана, а соответственно и краевых морей, с ним связанных.

Все эти изменения не могли не отразиться на развитии фауны и флоры. Действительно, изменения происходят, и довольно значительные, в основном на видовом и родовом уровнях, хотя сократилось и число семейств. В. Ю. Решетов и Б. А. Трофимов пишут, что плейстоценовая биогеоценотическая катастрофа сократила фауну млекопитающих почти на четверть (95 современных семейств вместо 119 в плиоцене) (Решетов, Трофимов, 1979). В районах, близких к леднику, возникла своеобразная фауна, основными элементами которой были холодолюбивые животные: мамонты, шерстистые носороги, овцебыки, северные олени, песцы, лемминги, полярные куропатки. В отдельные моменты эта фауна распространялась до Крыма, Северного Кавказа, Южной Европы. Ей сопутствовали карликовая береза, ива и другая растительность тундрового типа. В некотором удалении от ледников, в степных и лесостепных районах, обитали лошади, сайгаки, бизоны и т. д. Вдали от ледника были развиты леса из сосны, ели, пихты, березы, осины, а южнее — из дуба, граба, клена.

Постепенно ледники отступили до их современных размеров, ряд холодолюбивых форм вымер, часть приспособилась к жизни в условиях высоких широт, образовав современную арктическую фауну. Произошли изменения и в распределении растительности. Значительные площади оказались заняты лесами умеренного пояса и степями.

Надо сказать, что нарисованная картина характерна, как уже не раз подчеркивалось, только для северного полушария, где антропоген довольно отчетливо делится на две эпохи — плейстоценовую, охватывающую большую часть времени, и послеледниковую, или голоценовую, начавшуюся, как принято считать, около 10 000 лет назад.

В южном полушарии событий, подобных описанным, не происходило, поэтому говорить о точной границе плейстоцена и голоцена там вряд ли возможно. Как указывают Д. Фишер, Н. Саймонт, Д. Винсент (1976, с. 18), в настоящее время лишь в Африке еще сохраняется характерная плейстоценовая фауна. По мнению тех же авторов, безусловно, задержалась значительно дольше, чем в Евразии, плейстоценовая фауна также в Северной Америке, Вест-Индии, Центральной и Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии.

Одним из важнейших событий развития биосферы в антропогене, а точнее в плейстоцене, было постепенное становление современного типа человека, что очень сильно повлияло на развитие органического мира.

Исключительно интересные материалы по этому поводу имеются в «Красной книге» (Фишер, Саймонт, Винсент, 1976). Достаточно впечатляющим является пример Новой Зеландии, где фауна в момент ее заселения полинезийцами (около 950 г. н. эры) вклю-

чала более 150 видов, а к моменту открытия острова Куком их стало на 22 вида меньше.

Интересны данные по изменению органического мира Земли с 1600 г. Оказалось, что с этого момента до середины семидесятых годов XX в. исчезли 63 вида и 55 подвидов млекопитающих и 94 вида птиц, т. е. примерно одна сотая часть. Только четвертая часть вымерших видов исчезла по причинам, которые можно назвать «естественными», в гибели же остальных виноват человек.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА И БИОСФЕРЫ

После краткого обзора событий в развитии органического мира Земли за три миллиарда лет можно снова вернуться к основному вопросу — о наличии или отсутствии четких этапов в развитии этого мира и этапности становления биосферы.

ПРОБЛЕМА ЧЕТКОСТИ ЭТАПОВ

Как видно из предыдущего раздела, определенная этапность в развитии органического мира имеется — этапы господства беспозвоночных сменяются этапами господства позвоночных, низшие позвоночные дополняются высшими, низшие растения дополняются высшими. Появление более высокоорганизованных животных и растений не ведет к обязательному вымиранию менее высокоорганизованных — некоторая часть вымирает, часть остается жить и полностью входит в органический мир следующего этапа, становясь его неотъемлемой частью, частью системы, нарушение которой может быть губельно для всей системы. Таким образом, уже в силу этого этапы не являются абсолютно отграниченными друг от друга, идет не смена этапов, а как бы «развертывание», новый этап всегда богаче старого по своему разнообразию (понимая под этим разнообразие типов строения организмов).

Этапы развития органического мира в течение многих десятилетий используются для характеристики основных подразделений геохронологической шкалы (эр и периодов); но в течение этого же времени идут дискуссии о границах подразделений стратиграфической шкалы, соответствующих геохронологической. Совершенно очевидно, что это говорит как об отсутствии четких рубежей между этапами, так, возможно, и о некотором несоответствии высших единиц геохронологической шкалы, установленных давно, современным представлениям об этапности развития органического мира.

Более или менее объективным кажется рубеж докембрия (точнее — венда) и кембрия — по массовому появлению форм с минерализованным скелетом в разных группах организмов. Однако возникает другая проблема — о рубеже всего докембрия и палеозоя. Смысл этой проблемы очень хорошо показан Б. С. Соколовым (1984, с. 126) — крупнейшим специалистом в данной области: «Биостратиграфические критерии полностью приложимы к обособлению венда в качестве самостоятельной системы с органическим миром, еще более специфичным, чем мир рифея и кембрия... Биологическое содержание вендского периода полностью исключает допустимость его отнесения к криптозою... Венд не завершает собою типично протерозойское развитие Земли и жизни, а, скорее, является зарей новых тенденций в структурно-морфологической эволюции земной коры и водной оболочки Земли, в развитии эволюционного процесса... В этом смысле вендский период, несомненно, тяготеет к фанерозою, хотя формально он относится к протерозою».

Можно только напомнить, что еще А. Н. Мазарович (1947) предлагал выделить эпоху палеозойскую эру, включающую не только часть палеозоя в современном его понимании, но и синий, т. е. поздний, протерозой. Своеобразие венда поставило под сомнение целесообразность сохранения двух уже привычных нам эонов: криптозою и фанерозою. Вместо криптозою в настоящее время все чаще пишут «протерозой», возводя его в ранг зона, а фанерозою большинство старается сохранить. Но тогда получается странная ситуация — этот эон «своей начальной частью» как бы «накладывается» на предыдущий (венд — это уже фанерозой, но он находится в протерозое). В связи с этим был предложен новый термин «голозой» для зона, объединяющего палеозой, мезозой и кайнозой

(Глесснер, 1984). Рубежи остальных подразделений также далеко не всегда достаточно четки и бесспорны, даже если они являются более или менее общепринятыми. Так, общепринятым является отнесение пермского периода к палеозою, а триасового уже к мезозою. Но, как выше было достаточно ясно показано, точного рубежа между этими периодами по развитию органического мира нет, и провести его можно только условно. Изменения органического мира, начавшиеся в середине перми, продолжались почти до конца триаса или, во всяком случае, до его середины. По развитию ряда очень важных в биосфере групп триас безусловно должен еще считаться палеозоем. Так, из головоногих в триасе продолжают существовать агониатиты, характерные для всего позднего палеозоя, и цератиты, возникшие также в палеозое и вымершие в конце триаса. В триасе далеко не сразу исчезли некоторые группы палеозойских пресмыкающихся. С другой стороны, с триаса известны первые динозавры и морские пресмыкающиеся — группы, исключительно характерные для всего мезозоя, и первые млекопитающие. Именно это и связывает тесно триас с остальным мезозоем.

Конец мезозоя, точнее конец мела, отмечен очень значительным вымиранием в самых разных группах беспозвоночных и позвоночных, ушедших со сцены навсегда и как бы замененных в кайнозое экологически сходными группами из других классов. Однако и здесь резкого рубежа нет. Во-первых, сам процесс вымирания был сильно растянут и до рубежа дожили только незначительные остатки некогда крупных групп. Во-вторых, становление настоящей кайнозойской фауны во всех группах произошло с эоцена, т. е. было отделено от конца мезозоя длительным временем в целую эпоху (палеоцен).

Почти такая же картина получается и на рубежах этапов подчиненного ранга — на рубежах периодов. В настоящее время, кажется, нет ни одного периода с совершенно четкими границами, да и сами периоды не всегда едины по своему содержанию.

Раннекембрийский органический мир столь сильно отличается от средне-позднекембрийского, что было высказано предложение разделить этот период на два: якутский и кембрийский. Каменноугольный период американскими геологами рассматривается в качестве двух самостоятельных: миссисипского, соответствующего раннему карбону, и пенсильванского, в объеме среднего и позднего карбона европейской шкалы. Меловой период (также в Америке) делится на команчский (ранний мел) и меловой (поздний мел) (Меннер, 1978). Из рубежей между периодами, кажется, существует только один ясный — силурийско-девонский, да и то потому, что он проведен чисто условно — по одному из видов граптолитов. Совершенно очевидно, что уже одни эти попытки проведения искусственных границ скорее всего говорят о невозможности найти объективно существующие рубежи в развитии биоса.

Очень ясно по этому вопросу сказал в одной из своих работ В. А. Вахромеев: «Неосомненно, что этапность и положение границ связаны друг с другом и что проводить границы между стратонами следует на стыке двух этапов. Но ранее уже говорилось, что стык — это не линия, а отрезок, достигающий яруса, а иногда и двух» (1976, с. 280).

Г. П. Леонов (1973, с. 493) на основании достаточно детального анализа развития фауны и флоры в фанерозое пришел к выводу, что «если проводить расчленение геологического времени, исходя из особенностей развития данных таксонов, то оно должно быть расчленено лишь на две „эры“: более раннюю, отвечающую палеозойской эре современной геохронологической шкалы, и более позднюю, отвечающую совокупности мезозойской и кайнозойской эр этой же шкалы. Самостоятельность мезозойской и кайнозойской эр в этой общей картине развития рассматриваемых таксонов не проявляется». «Эти трудности и соответственно субъективность и условность выводов многократно возрастают при попытках выделения этапов меньшего значения, соизмеримых по продолжительности с периодами и эпохами международной геохронологической шкалы. Возрастание трудностей при этом столь значительно, что возможность сколько-нибудь объективно и доказательно говорить о подобных этапах развития органического мира или хотя бы даже об этапах развития морских организмов или организмов суши, представляется сомнительной. Имеет ли смысл при подобных условиях ставить вопрос о соответствии или несоответствии таких подразделений геохронологической шкалы, как периоды и эпохи, «этапам развития органического мира»? Очевидно, не имеет, так как в рамках существующих методических и принципиальных представлений единственным опреде-

ленным критерием выделения этапов подобного масштаба оказываются... границы самих этих подразделений» (Леонов, 1973, с. 506).

Довольно интересные данные об общих закономерностях развития органического мира дают различные графики численности таксонов разного ранга, достаточно широко известные в литературе (Леонов, 1973; Монин, 1977; Valentine, 1973). По этим кривым совершенно отчетливо видно, что быстрый рост числа классов животных происходил в раннем палеозое, своего максимума он достиг в девоне, после чего происходит незначительное уменьшение их числа. Для растительного мира характерно непрерывное увеличение числа классов вплоть до конца мезозоя. Если взять только морских беспозвоночных, то, как хорошо видно из работы И. В. Валентайна, максимум был достигнут уже в ордовике—силуре.

Наибольшее число отрядов было известно в карбоне—перми (Леонов, 1973), а для морских беспозвоночных в ордовике—девоне. У растений, как хорошо показано Леоновым, число отрядов непрерывно, но довольно медленно возрастает почти в течение всего фанерозоя. Наибольшее число семейств характерно для мела—палеогена, а число видов необычайно быстро возрастает только в кайнозое.

По кривой численности классов морских беспозвоночных со скелетом достаточно отчетливо выделяются этапы: кембрийский, ордовико-силурийский, девонский, каменноугольно-пермский, триасово-антропогеновый (Valentine, 1973).

Несколько иные данные получаются на основании анализа кривых отрядной группы, причем у Леонова и Валентайна эти кривые различаются, что, видимо, зависит как от различного подхода к выбору материала, так и от разных взглядов на систематику разных исследователей, материалы которых использовали Г. П. Леонов и И. В. Валентайн.

У первого достаточно хорошо выражены подъемы кривой в ордовике—раннем силуре, карбоне—перми, кайнозое и значительные ее понижения в конце карбона, конце девона, на рубеже перми и триаса, в конце триаса, на рубеже мела и палеогена. Кривая отрядов в работе второго из указанных авторов более или менее повторяет кривую классов (Valentine, 1973). Основным отличием является наличие максимального пика в ордовике, за которым следовали довольно сильное вымирание на рубеже ордовика—силура и новый подъем в силуре—девоне. Мезокайнозойская часть кривой также отличается. После очень резкого вымирания, охватившего весь триас, произошло некоторое увеличение числа таксонов в юре и мелу и уменьшение их на рубежах юры и мела, мела и палеогена. Таким образом, здесь отчетливо выделяются этапы: кембрийский, ордовикский, силуро-девонский, триасовый. Остальные этапы не слишком ясны.

Достаточно интересны кривые, отражающие изменение числа семейств в разные периоды фанерозоя. У Валентайна приведены две таких кривых — одна для бентосных организмов и вторая для бентосных с добавлением наутилоидей и аммоноидей. На той и другой имеются три резких пика, отражающих увеличение числа семейств в ордовике, девоне и мелу и исключительно сильное уменьшение численности семейств в конце перми—триаса. В деталях эти кривые несколько отличаются — первая из них несколько проще, на второй имеются дополнительные небольшие зубцы, триасовое вымирание не столь велико, как на первой, и сильнее смещено в сторону перми. Интересно сравнить с этими данными материалы, приведенные в книге А. С. Мониной (1977, рис. 40), где рассмотрены все семейства разных групп. На этом графике также очень хорошо выражены пики в ордовике, девоне, мелу, но имеется довольно большой пик в карбоне, почти не уступающий двум первым, и достаточно ясные пики в каждом периоде.

Безусловно интересен подход к вопросу об этапности развития органического мира Ю. Д. Захарова (1984). Автор исходил из времени появления таксонов определенного ранга. По его мнению, достаточно ясно разделяются три очень крупных этапа: ступень царств (поздний катархей—средний рифей), ступень типов (поздний рифей—поздний ордовик), ступень классов—отрядов (силур—ныне). Подразделение последнего на более дробные этапы осложняется разными путями эволюции в разных царствах (животных и растениях), разным темпом макроэволюции в разные отрезки времени и т. д.

Исключительно усложняет вопрос о решении рубежей этапов неравномерность распределения групп животных и растений на Земле и неодновременность их появления или исчезновения в разных местах. Выше уже было сказано о динозаврах, последние

представители которых известны только из одного небольшого уголка в Северной Америке, о одновременности вымирания амmonoидей в конце мела в разных регионах. Таких примеров можно привести много.

Подводя итог сказанному, мы должны сделать вывод, что вряд ли можно говорить о наличии четких рубежей этапов развития органического мира в целом, а тем более о соответствии их границам подразделений геохронологической шкалы.

О ПРОБЛЕМЕ «ОСНОВНОГО ЗВЕНА» РАЗНЫХ ЭТАПОВ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Как было показано в предыдущем разделе, создается сложная ситуация: все известные нам материалы говорят о наличии определенных этапов развития органической жизни, но они же позволяют говорить и об отсутствии ясных рубежей между этапами. Получается совершенно невероятная картина, когда этапы, не имеющие четких границ, используются для уточнения рубежей геохронологической шкалы и границ (уже именно четких — «плоскостных» границ) стратиграфической шкалы. Вполне понятно обилие дискуссий, связанных с проведением этих границ, так как число решений может быть равно числу достаточно хорошо на данный момент изученных групп.

Видимо, выйти из этого положения можно только путем чисто условного признания каких-то критериев проведения границ (как, например, это и было сделано с границей силура и девона) и соглашения о незыблемости этих критериев хотя бы на десять ближайших лет или на основе выяснения основных особенностей каждого этапа развития органического мира, так сказать, «основного звена» развития на данном этапе и проведения границ по этому основному звену. Естественно, возникает вопрос об определении самого понятия «основного звена», о проведении границы по начальным стадиям этого звена или по расцвету, о предпочтении появления новых групп или их исчезновения, о значении так называемых «архистратиграфических групп» и об их отношении к «основному звену» и т. д.

Принято считать, что следует отдавать предпочтение появлению качественно новых особенностей в развитии органического мира. Примерно так и выглядит, как уже было сказано, рубеж палеозоя и мезозоя. Однако рубеж мезозоя и кайнозоя проводится по вымиранию ряда групп, игравших заметную роль в биосфере мезозоя. Наиболее заметной особенностью девона, безусловно, является появление ряда групп рыб, но рубеж проводится не по ним, а по беспозвоночным; рубеж докембрия и кембрия — по появлению групп с минерализованным скелетом. Уже из этих примеров видно, что единого подхода к определению рубежа нет.

Как это неоднократно отмечалось и в печати, момент появления нового и исчезновения старого достаточно условен и зависит от полноты наших знаний. До недавнего времени считалось, что белемниоидей существовали только в мезозое, потом появились сведения о пермских представителях, в настоящее время уже известны каменноугольные и пишут о находках девонских белемнитоподобных форм. В последнее время появились указания на находки агнат в кембрии. Только сравнительно недавно обнаружены современные кистеперые рыбы, считавшиеся давно вымершими. Очевидно, что «сдвигать» границу этапов в связи с новыми находками невозможно. Поэтому очень часто пытаются проводить границу по расцвету группы, но и это далеко не всегда удается — расцвет разных групп, во-первых, не совпадает во времени, во-вторых, каждый исследователь по-своему понимает расцвет (число таксонов изменяется в зависимости от новых находок и от состояния систематики группы в данный момент, а также от принадлежности данного исследователя к «укрупнителям» или «дробителям» в систематике). Кроме того, остается нерешенным вопрос и о том, по каким группам следует проводить границу, т. е. какие группы считать ведущими. Единого мнения по этому вопросу нет. Б. С. Соколов (1974) считает, что следует выбирать своего рода эталоны из числа транзитных групп, многие исследователи отдают предпочтение микрофауне, действительно удобной по ряду соображений, в частности, планктонным фораминиферам, остракодам. В последнее время идет увлечение конодонтами и т. д.

Мне кажется, что ведущим следует считать группу или группы высокого ранга, кото-

рые являются «маркирующими» в развитии органического мира и в ряде случаев так или иначе влияющими на судьбу многих групп. Такие группы могут быть как среди беспозвоночных, так и позвоночных животных, а также среди растений. Видимо, для раннего палеозоя таковыми являются трилобиты и головоногие моллюски; для позднего палеозоя — головоногие и рыбы из обитателей водной среды, насекомые и пресмыкающиеся из обитателей суши. Для мезозоя наиболее характерны головоногие моллюски, насекомые и пресмыкающиеся. Наконец, для кайнозоя — насекомые, млекопитающие, птицы. При выборе ведущей группы необходимо учитывать и ее связь с «фоновыми» группами, создающими основную биомассу на данном этапе и являющимися необходимым компонентом в сложных трофических связях в биосфере. Для палеозоя таковыми будут простейшие, кораллы и брахиоподы, для мезозоя и кайнозоя — простейшие, двустворчки, гастроподы, вероятно, те же кораллы. Почти всегда играли роль фоновой группы водоросли, являющиеся как объектом питания, так и средой обитания для многих представителей животного мира. Огромна роль и наземных растений, безусловно, игравших большую роль в развитии рептилий, млекопитающих и насекомых и, в свою очередь, очень зависевших от них.

Определенных закономерностей в смене «маркирующих» групп нет. Иногда они становятся «основным звеном» очень быстро (аммоноидеи, рыбы) и сохраняют это положение в течение сотен миллионов лет, иногда проходят длительный путь развития на предыдущем этапе, а «ведущими» становятся на следующем (млекопитающие, птицы).

«Фоновые» группы также становятся таковыми, как правило, далеко не сразу. Блестящим примером являются моллюски — двустворчатые и гастроподы, прекрасно известные с палеозоя, но ставшие «фоновыми» только с мезозоя.

«Маркирующие» группы нельзя путать с архистратиграфическими. «Маркирующие» не обязательно будут архистратиграфическими. Так, по условиям сохранности птицы никогда не будут архистратиграфическими, да и млекопитающие тоже, но «маркирующими» в биоте кайнозоя они являются. Как правило, «маркирующие» группы являются и наиболее высокоорганизованными для своего времени — это и обеспечивает им «право на первородство». Этапы и следует выделять именно по «маркирующим» группам — моменту наступления их доминирующей роли в биосфере.

В каждом крупном этапе достаточно отчетливо намечается более спокойный отрезок времени, когда тоже происходила смена групп, но довольно медленная, и отрезок сравнительно быстрой перестройки, когда шло значительное вымирание одних групп, появлялись другие и шло почти пульсационное изменение биоты. Эту фазу нельзя назвать катастрофой, так как сплошного вымирания во всех группах нет, это именно фаза перестройки. Достаточно отчетливо выделяются следующие этапы развития биоты на Земле: довендский, вендский, раннепалеозойский, охватывающий кембрий—ранний девон, позднепалеозойский (или метазойский), включающий средний девон—часть триаса, мезозойский — часть триаса—палеоцен, кайнозойский — эоцен—ныне. Для удобства их можно именовать: протеробиос, вендобиос, палеобиос, метаббиос, мезобиос, кайнобиос.

БИОС И БИОСФЕРА

В заключительной части нашего очерка необходимо кратко остановиться на возможных причинах изменения биоса, которые иногда даже придают этим изменениям весьма резкий характер, и на соответствии событий развития органического мира тем или иным событиям в развитии самой Земли.

Возможные причины изменения органического мира очень обстоятельно рассмотрены в известной книге Л. Ш. Давиташвили (1969). Автор подробно рассмотрел большую часть выдвинутых гипотез и свел их в несколько групп. К первой относятся различные гипотезы, связывающие процесс вымирания с внутренними причинами эволюционного развития групп — с якобы имеющим место «старением» ветвей, исчерпанием жизненной энергии, с утратой пластичности и уменьшением изменчивости и т. д.

Давиташвили подверг все эти теории справедливой критике, и к ней вряд ли можно добавить что-либо еще. Действительно, мы имеем весьма значительное число ветвей органического мира, существующих практически сотни миллионов лет и не переживающих ни больших расцветов, ни вымираний. Таковы, видимо, скафоиды, моноплакофоры, по-

липлакофоры, отряд наутилида, беззámковые брахиоподы. С другой стороны, есть большие группы, переживавшие большие расцветы и кризисы, и, наконец, бесследно исчезнувшие. Срок существования одних также измерялся сотнями миллионов лет (аммоноидеи), других — только десятками (эндоцератоидеи). Большинство групп шло по пути усложнения организации, но имеются и развивавшиеся по пути упрощения строения и тем не менее существующие благополучно до настоящего времени. Самое интересное, что, встав на путь упрощения организации, эти группы тем не менее в какой-то степени в дальнейшем шли по пути усложнения морфологических структур, т. е. понятие регресса и прогресса даже морфологического к ним применимо с большими оговорками (мшанки, брахиоподы).

Вторая большая группа теорий объединяется под названием «монодинамических», или «ударных», факторов вымирания. К ним отнесены теории, связывающие изменения органического мира с тектоническими событиями, изменениями газового режима атмосферы, с переменами климата, с колебаниями уровня океана, изменениями солености вод Мирового океана, с воздействием радиоактивных элементов земной коры и некоторых других, иногда внезапных факторов.

Интересно, что и до настоящего времени имеются сторонники почти всех перечисленных Л. Ш. Давиташвили теорий. Более того, можно говорить о значительном повышении интереса к проблеме смены органического мира на том или ином рубеже в последнее десятилетие. Возможно, что это связано с усилением интереса к биосфере вообще, к путям ее становления и перспективе развития. Созываются совещания, выпускаются специальные обзорные и сводные работы (Крамаренко, Чепалыта, 1970; Russell, 1977; Cretaceous tertiary, 1979; Raup, 1982; Шиманский, Соловьев, 1982).

В ряде работ очень большое внимание уделяется трансгрессиям и регрессиям, поскольку они действительно весьма значительно могли изменять площадь шельфовых морей — основную площадь обитания массы морских беспозвоночных. Безусловно, заслуживает внимание интересная статья Д. П. Найдина (1976б) о глобальных изменениях уровня океана и, возможно, связанных с этим явлениях, неблагоприятных для накопления карбонатов. Это в свою очередь вело к возникновению плохих условий для организмов, имеющих карбонатный скелет. В связи с этим стоит указать на статью А. Л. Яншина (1973), в которой на основании точного подсчета вообще подвергнут сомнению факт одновременных глобальных трансгрессий и регрессий и делается вывод об относительном постоянстве общей площади и средней глубины Мирового океана.

Ряд исследователей основной причиной вымирания значительного числа групп организмов считают опреснение океанов. С этим явлением особенно связывают вымирание в конце перми (Фишер, 1968; Stevens, 1977). Причиной такого опреснения считаются климатические изменения или трансгрессии и регрессии.

В некоторых случаях основной причиной вымирания разных групп организмов считается резкое изменение климатических условий. Трудно сказать, могло ли изменение климата в такой степени влиять и на сухопутные, и на морские формы, но что климат изменился, с этим согласны многие авторы. По мнению Н. А. Ясманова (1979), периодические изменения климата происходили регулярно через 20 и 40 млн. лет.

Особенно привлекала внимание авторов периодичность оледенений, которая якобы имела место в истории Земли. По мнению Н. Я. Кунина и Н. М. Сардонникова (1974), за последние 600—650 млн. лет имело место пять эпох общего похолодания, с которыми связаны оледенения. В качестве таковых указаны отрезки времени в венде, раннем—среднем палеозое, позднем палеозое, мезозое, антропогене. Периодичность оледенений с промежутком в 300 млн. лет отмечается и другими авторами (Меннер, Келлер, Ушаков, 1974). Правда, имеются указания, что настоящей периодичности все же нет, что промежутки времени между ними различны (Салоп, 1973).

Безусловно, связаны с климатическими изменениями и изменения газового состава атмосферы, допускаемые некоторыми авторами. Так, Ю. В. Тесленко (1974) считает, что увеличение или уменьшение CO_2 в атмосфере влияет на изменение климата, уменьшение или увеличение тепличного эффекта и т. д. С биохимическими перестройками биосферы связывает изменение сообществ организмов и Е. В. Краснов (1979).

Многие авторы рассматривают вымирание как результат действия не какой-либо одной, а нескольких причин, иногда тесно взаимосвязанных. Здесь и климатические изменения, и связанная с ними, а также с ходом эволюции групп смена растительности, влияние этого процесса на растительноядные группы животных, а через них и на хищников и т. д. Важность изучения биоценологических связей для понимания причины смены крупных групп органического мира во времени хорошо показана в работах В. В. Жерихина (1978, 1980). Детальный анализ событий, происходивших в середине и конце мела в развитии трахейных и тесно с ними связанных растений, сделанный этим автором, весьма убедительно показывает, что действительно вряд ли можно объяснить появление и исчезновение той или иной группы действием какого-либо одного фактора. Органический мир является сложной системой, и только с этих позиций можно подходить к анализу истории отдельных групп. При этом, естественно, происходит перестройка и всей системы, смена одних групп, менее приспособленных, другими, более приспособленными. Л. К. Габуния (1969) в своей работе о вымирании древних рептилий и млекопитающих приходит к выводу, что основной причиной вымирания больших групп мезозойских рептилий был очень сложный процесс борьбы «нового и старого», процесс вытеснения архаичных групп более высокоорганизованными.

Несколько особое место занимают теории, связывающие события в развитии органического мира с тектоническими фазами. По мнению Н. Ф. Балуховского (1974), такая связь достаточно очевидна, так как вымирание разных групп крупных рептилий, как наземных, так и водных и обитавших в воздухе, а также аммонитов из беспозвоночных приурочено к ларамийской фазе (конец мела), значительное число групп беспозвоночных погибло в пфальцскую фазу (конец перми), гониатиты и некоторые другие группы прекратили существование в связи с заальской фазой (в перми), а с таконской (предсилурийской) фазой связана гибель ряда групп иглокожих, сильное вымирание трилобитов. Автор считает, что и появление крупных групп приурочено к определенным фазам тектогенеза. Так, с бретонской (предкарбоновой) фазой им связывается появление лепидодендронов, сигиллярий, птеридосперм, кордаитов, каламитов. Вообще, по мнению этого крупного тектониста, биоценозы соответствуют определенным этапам или циклам развития Земли. Циклы отражают определенную ритмичность солнечной активности и существования самой галактики. С первой связаны циклы в 11, 22, 83, 169, 900, 1800—2000 лет. Еще более крупными являются циклы в 20, 40, 120 тысяч лет. К категории так называемых «звездных ритмов» относятся отрезки времени, связанные с галактическим годом и называемые макроциклами и циклоперодами.

Нет никакого сомнения, что тектонические фазы, иногда вызывавшие основательное изменение лика Земли, имели значение для развития биосферы в целом, меняя среду, в которой существовал органический мир, но все же вряд ли они были единственной причиной этих изменений. Трудно объяснить, исходя из системы «тектогенеза — органический мир», факт значительного переживания крупных групп. Пожалуй, наиболее яркими примерами будут трилобиты, сохранявшиеся еще в значительном числе и после таконской фазы, агониатиты из головоногих моллюсков, довольно значительно пережившие своих ближайших родственников — гониатитов и вымершие только в триасе между двумя фазами тектогенеза. Вызывает удивление и сильная смена групп в конце раннего кембрия и на рубеже кембрия и ордовика, так как в это время нельзя указать значительных фаз тектогенеза (салаирская фаза, совпадающая с поздним кембрием, имела местное значение). Пожалуй, может вызвать удивление и сравнительно небольшое вымирание крупных групп в каменноугольный период, так как на этот отрезок времени приходится три фазы горообразования.

В последнее время довольно оживленно обсуждается возможная роль в развитии органического мира геомагнитных инверсий. Так, в уже указанной выше работе Н. Я. Кунина и Н. М. Сардонникова (1974) показано совпадение, во всяком случае в некоторых случаях, изменений магнитного поля с очень сильными изменениями органического мира. Этой же проблеме посвящена специальная статья Л. И. Сверловой (1974). Автор пишет, что ранее массовая гибель разных форм непосредственно связывалась с инверсией магнитного поля, когда в результате ослабления «магнитного щита» все живое подвергалось

более сильному космическому облучению. Однако позже пришли к выводу, что не обязательно должна была происходить быстрая гибель самих животных, но это вызвало более раннюю смертность, отсутствие потомства и т. д. Наконец, Ю. И. Кац и А. И. Березняков (1974) пишут, что данные о влиянии изменений магнитного поля на организмы несколько противоречивы, но что данных, отрицающих возможность такого влияния, нет.

Надо сказать, что в той или иной форме наличие связи между тектоническими фазами, инверсиями магнитного поля, повышением или уменьшением уровня космических излучений и событиями в развитии органического мира признается рядом исследователей (Красилов, 1974; Сакс, 1976; Фирсов, 1977). Мне близки мысли, высказанные по этому поводу В. А. Красиловым, по мнению которого, тектогенез влияет не непосредственно, а через изменение климата, трансгрессии и регрессии, изменения мест обитания живых организмов и т. д. Вымирание в разных группах не совпадает во времени, и процесс этот сильно растянут. Основным результатом неблагоприятных воздействий является изменение численности в доминирующих группах, утеря ими доминирования и переход его к другим группам. Вероятно в таком случае все изменения в группах в конечном счете сводятся к биоценотическим сменам.

В последнее время все более популярными делаются теории, объясняющие значительные изменения биосферы различными космическими явлениями. В одних случаях допускается, что основной причиной мог быть взрыв сверхновой, ставший причиной теплового и светового излучения и усиленной радиации. В других предполагается падение кометы в океан, явившееся причиной отравления многих водных организмов и повышения температуры воздуха. Исключительный интерес вызвал факт повышенного содержания иридия в пограничных отложениях мела—палеогена в Северной Америке, Европе и Австралии, усиленно обсуждающийся в настоящее время в научной и популярной печати. Большинство как будто склоняется к мысли, что иридий внеземного происхождения, что и поддерживает точку зрения сторонников внеземных причин катастроф.

Интересны небольшие сообщения о находке в пограничных отложениях мела—палеогена очень маленьких шариков, напоминающих микротектиты (Gieve, 1984), о своеобразных деформациях зерен кварца в «иридиеносных слоях» (Bohor, Foord et al., 1984). Все это также говорит в пользу предполагаемой катастрофы.

Впрочем, имеются сторонники и земного происхождения иридия, связывающие его накопление с необычайно сильной вулканической деятельностью.

Безусловно, отрицать полностью такое влияние на органический мир нельзя. Факты массового вымирания биоты, причины которого не вполне ясны, известны. В качестве примера можно указать на несколько внезапных исчезновений фауны в кембрии Северной Америки (Палмер, 1984). Однако скорее всего такие вымирания ограничены определенным регионом, пусть даже достаточно большим, и не являются глобальными (как это и было в приведенном выше примере). Мы знаем действительно катастрофические «взрывы» вулканов на памяти людей. Достаточно вспомнить знаменитые извержения Кракатау и Санторина. Первое вызвало колоссальную волну, смывшую все на очень большой территории, и пылевое облако, обошедшее земной шар и сказавшееся на климате следующего года в Англии. Второму, кажется, обязана гибелью «критская культура». Но тем не менее великого вымирания ни то ни другое не вызвали. Безусловно, крупным событием было падение Тунгусского «метеорита», о природе которого спорят до настоящего времени. Была катастрофа, но региональная.

Вероятно, отстаивая «ударные» теории, пришлось бы допустить событие из ряда вон выходящее, событие чудовищной силы, которое могло бы сказаться на биоте, даже на всей биосфере в глобальном масштабе.

Вызывает сомнение и «глобальная катастрофа» на рубеже мела и палеогена, катастрофа, вызвавшая массовое вымирание. Во-первых, как выше было сказано, вымирание групп, действительно переставших существовать на рубеже, началось задолго до этого рубежа и шло весьма неравномерно (Шиманский, Соловьев, 1982). Невозможно предположить, чтобы вымирание началось заранее, до появления фактора, его вызвавшего. Легче допустить, что события на самом рубеже лишь «добили» группы, уже шедшие по пути угасания в силу самых разных причин. Во-вторых, имеется ряд больших групп, род-

ственных вымершим (аммоноидеи—наутилоидеи, динозавры—черепахи, ряд отрядов двустворок), которые почти не испытали значительных изменений у этого рубежа. Думается, что «ударные» факторы должны были более или менее в равной степени действовать в одинаковом направлении на родственные группы, обитавшие в более или менее близких условиях.

Вероятно, для выяснения причин изменения фауны позднего мела необходимо детально выяснить историю так называемых «среднемеловых событий». В равной степени для всех «великих вымираний» следует прежде всего внимательно уточнить, что происходило в те отрезки времени, когда появились «массовые» признаки начавшегося изменения биоты. В частности, необходимо, конечно, уточнить и историю с накоплением иридия. Вполне возможно, что такое происходило в истории Земли неоднократно. Имеются сведения, что нечто подобное установлено на рубеже докембрия и кембрия. Интересно было бы проверить и остальные «рубежи», на которых происходили сильные изменения биоса.

Пока этого нет, к различным теориям, кладущим в основу всего катастрофы, следует относиться очень осторожно. Катастрофизм известен со времен Ж. Кювье, он то несколько теряет свои позиции, то снова активно выходит на арену. А что современная оценка событий на рубеже мела и палеогена вполне подходит под понятие катастрофизма, в этом нет сомнения. В этом легко убедиться, детально ознакомившись с известной работой А. И. Равинкович об основных теоретических направлениях в геологии XIX в. (1969).

* * *

Видимо, можно определенно говорить о наличии достаточно ясных этапов развития биосферы в целом, которые более или менее отвечают основным подразделениям геохронологической шкалы, принятым в настоящее время. Наиболее крупными являются довендский, вендский, раннепалеозойский, позднепалеозойский (или метазойский), мезозойский и кайнозойский. Раннепалеозойский кончается где-то в девоне, метазойский в триасе, мезозойский — в конце палеоцена. Этап следует начинать со становления нового биоса, а не с распада старого. В одних случаях происходит вполне ясная смена доминирующих групп, в других — ароморфные изменения в основных маркирующих группах (Друщиц, Шиманский, Соловьев, 1983).

Как правило, рубеж следует за достаточно значительной регрессией. Вполне возможно, что она не является мировой, но захватывает значительные территории, до этого занятые шельфовыми морями. Безусловно, с этим было связано значительное изменение климата. Как регрессии, так и климат были в какой-то степени связаны тектоническими фазами.

Все названные причины в ряде случаев могли приводить и к непосредственной гибели отдельных групп, особенно локальных, к изменению условий существования очень многих групп, к резкому изменению биоценологических связей, к нарушению коэволюционных систем. Выяснение этих связей, очень трудное и далеко не всегда доступное для выяснения благодаря значительной неполноте палеонтологической летописи, и является одной из основных задач в исследованиях по истории развития биоса и биосферы в целом.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. С. Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59, вып. 2. С. 87—102.
- Амитров О. В. О коллективной работе по изучению развития брюхоногих моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя // Пятое совещ. по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1975. С. 177—179.
- Арендт Ю. А. Система иглокожих. Сообщ. 2 // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 10. С. 1445—1456.
- Балуховский Н. Ф. Интерпретация тектогенеза как фактора эволюции организмов // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 165—178.
- Бондаренко О. Б., Михайлова И. А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. М.: Недра, 1984. 537 с.
- Вассоевич Н. Б., Иванов А. Н. О различном понимании биосферы // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 7—8.
- Вахромеев В. А. Развитие мезозойских флор и геохронологическая шкала // Палеонтология. М.: Наука, 1972. С. 37—46.
- Вахромеев В. А. Стратиграфические границы и этапы развития органического мира // Границы геологических систем. М.: Наука, 1976. С. 279—281.

- Вернадский В. И. Биосфера // Избранные труды по биогеохимии. М.: Мысль, 1967. С. 222—361.
- Габуния Л. К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси: Мецниереба, 1969. 232 с.
- Герасимов И. П. Биосфера Земли. М.: Педагогика, 1976. 95 с.
- Глесснер М. Ф. Стратиграфическая классификация и номенклатура пограничных отложений докембрия // 27-й Междунар. геол. конгр.: Стратиграфия. Секция С.01, Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 1. С. 135—140.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 356 с.
- Давиташвили Л. Ш. Эволюция условий накопления горючих ископаемых в связи с развитием органического мира. М.: Наука, 1971. 296 с.
- Добрускина И. А. Граница перми и триаса // Границы геологических систем. М.: Наука, 1976а. С. 145—167.
- Добрускина И. А. Граница триасы и юры // Границы геологических систем. М.: Наука, 1976б. С. 167—185.
- Друщиц В. В., Верещагин В. Н., Пельымский Г. А. и др. Геохронологическая шкала. Л.: ВСЕГЕИ, 1984. 2 л.
- Друщиц В. В., Обручева О. П. Палеонтология. М.: Изд-во МГУ, 1971. 414 с.
- Друщиц В. В., Шиманский В. Н. Метазойский этап развития органического мира // Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М.: Изд-во МГУ, 1976. С. 115—126.
- Друщиц В. В., Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. Особенности перестроек биосферы в фанерозое // Палеонтология и эволюция биосферы: Тр. XXV сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1983. С. 78—87.
- Егоров А. И. Ритмы углеобразования в истории Земли // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 19—20.
- Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).
- Захаров Ю. Д. Макроэволюция и крупнейшие рубежи фанерозоя // 27-й Междунар. геол. конгр. Секция 01—03, Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 1. С. 332—333.
- Иванов А. Н. Об истории и соотношении понятий о географической оболочке и биосфере // Вопросы истории и теории физической географии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. Вып. 4(11). С. 7—23.
- Камишилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 256 с.
- Кац Ю. И., Березняков А. И. Геомагнитные инверсии, ротационная обусловленность и корреляция с геологическими процессами и эволюцией организмов // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 199—214.
- Квасов Д. Д. Изменения климата в южном полушарии // Природа. 1980. № 4. С. 90—99.
- Колосов П. Н. К вопросу о влиянии синезеленых водорослей докембрия на эволюцию раннекембрийских животных // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 24—25.
- Коржуев П. А. Гравитация как один из мощных факторов эволюции // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 104—119.
- Крамаренко Н. Н., Чепалыга А. Л. Проблема влияния космических факторов на эволюцию организмов и палеонтология // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 6—17.
- Красилов В. А. Космические факторы и мегаэволюция // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 217—230.
- Красилова И. Н. Биогеография триаса // Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология. М., 1979. Т. 9. С. 6—28.
- Краснов Е. В. Эволюция биосферы и ее модели в палеоэкологии // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 26—28.
- Крылов И. Н., Васина Р. А. Древнейшие следы жизни на Земле // Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология. М., 1975. Т. 6. С. 60—92.
- Кунин Н. Я., Сардонников Н. М. Цикличность изменений магнитного поля и климата Земли в фанерозое // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 61—82.
- Лапо А. В. Роль живого вещества в биосфере (геологический и геохимический аспекты) // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 28—30.
- Леонов Г. П. Основы стратиграфии. М.: Изд-во МГУ, 1973. Т. 1. 530 с.
- Липина О. А., Рейтлингер Е. А. Граница девона и карбона в морских отложениях // Границы геологических систем. М.: Наука, 1976. С. 94—111.
- Лопатин Н. В. Древние биосферы и генезис горючих ископаемых // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 32—34.
- Мазарович А. Н. Об основных единицах геохронологии // Докл. АН СССР. 1947. Т. 58, № 3. С. 443—446.
- Мейен С. В. Из истории растительных династий. М.: Наука, 1971. 223 с.
- Меннер В. В. Природа стратиграфических подразделений // Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 9—20.
- Меннер В. В., Келлер Б. М., Чумаков Н. М. Оледенения в истории Земли // Бюл. МОИП. Отд. геол., 1974. Т. 49, вып. 5. С. 138.
- Монин А. С. История Земли. Л.: Наука, 1977. 228 с.
- Мороз С. А. Биосфера и биосферная форма движения материи // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 37—38.

- Москвин М. М. Биогеография позднего мела // Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология. М., 1979. Т. 9. С. 87—124.
- Найдин Д. П. Границы мела и палеогена // Границы геологических систем. М., 1976а. С. 225—257.
- Найдин Д. П. Эпэйрогенез и эвстазия // Вестн. МГУ. 1976б. С. 3—17.
- Найдин Д. П. Актуализм, актуогеология, актуопалеонтология // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1979. Т. 54, вып. 2. С. 49—63.
- Неручев С. Г. Уран и жизнь в истории Земли. Л.: Недра, 1982.
- Основы палеонтологии: Членистоногие, трахейные и хелицерные. М.: Изд-во АН СССР. 1962а. 560 с.
- Основы палеонтологии: Млекопитающие. М.: Госгеолтехиздат. 1962б. 421 с.
- Очев В. Т. О характере изменения фауны наземных позвоночных на рубеже перми и триаса // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1978. Т. 53, вып. 1. С. 70—81.
- Палмер А. Кембрийские эволюционные исследования, проблемы и задачи // 27-й Междунар. геол. конгр.: Палеонтология. Секция С.02, Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 2. С. 81—85.
- Равинович А. И. Развитие основных теоретических направлений в геологии XIX века. М.: Наука, 1969. 246 с.
- Решетов В. Ю., Трофимов Б. А. Динамика семейств млекопитающих в мезозое и кайнозое // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 46—47.
- Родендорф Б. Б. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных // Палеонтол. журн. 1970. № 1. С. 1—18.
- Рождественский А. К. Надотряд Dinosauria // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. М.: Наука, 1978. С. 57—81.
- Розанов А. Ю. Некоторые проблемы изучения скелетных организмов // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1979. Т. 54, вып. 3. С. 62—70.
- Розанов А. Ю. Некоторые аспекты изучения био- и палеогеографии раннего кембрия // 27-й Междунар. геол. конгр.: Палеонтология. Секция С.02, Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 2. С. 85—93.
- Сакс В. Н. Проблемы этапности в развитии жизни и зональная стратиграфия мезозоя // Геология и геофизика. 1976. № 11. С. 3—15.
- Салоп Л. И. О связи оледенений и этапов быстрых изменений органического мира с космическими явлениями // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1977. Т. 52, вып. 1. С. 5—32.
- Сверлова Л. И. Влияние магнитных инверсий на эволюцию органического мира // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 340—352.
- Син Юйшен. Синий и его положение в шкале геологического времени // 27-й Междунар. геол. конгр.: Стратиграфия. Секция С.01. Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 1. С. 127—135.
- Соколов Б. С. Периодичность (этапность) развития органического мира и биостратиграфические границы // Геология и геофизика. 1974. № 1. С. 3—10.
- Соколов Б. С. Стратисфера Земли и история жизни // Методические и философские проблемы геологии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 44—54.
- Соколов Б. С. Вендская система: положение в стратиграфической шкале // 27-й Междунар. геол. конгр.: Стратиграфия. Секция С.01. Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 1. С. 111—127.
- Соколов Б. С., Федонкин М. А. Органический мир вендского периода // 27-й Междунар. геол. конгр.: Стратиграфия. Секция С.01. Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 2. С. 3—8.
- Старобогатов Я. И. О системе трилобитообразных организмов // Бюл. МОИП. Отд. геол., 1985. Т. 60, вып. 1. С. 88—98.
- Степанов Д. Л. Граница палеозоя и мезозоя в свете современных данных // Вестн. ЛГУ. № 24. С. 34—45.
- Степанов Д. Л. Общебиологические основы использования палеонтологического метода в стратиграфии // Тр. ВНИГРИ. 1974. Вып. 350.
- Сысоев В. А. Хиолиты (Hyolithozoes) // Справ. по систематике ископаемых организмов. М.: Наука, 1984. С. 47—50.
- Татаринов Л. П. Как исчезли динозавры? // Природа. 1980. № 4. С. 31—40.
- Тесленко Ю. В. Изменение содержания CO₂ в атмосфере и этапность развития наземных растений // Космос и эволюция организмов. М., 1974. С. 264—272.
- Федонкин М. А. Беломорская биота венда: (Докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука, 1981. 100 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 342).
- Федонкин М. А. Органический мир венда // Итоги науки: Стратиграфия, палеонтология, М.: ВИНТИ. 1983. 124 с.
- Фирсов Л. В. Галактическая периодичность в развитии органического мира Земли // Основы теоретических вопросов цикличности седиментогенеза. М.: Наука, 1977. С. 104—116.
- Фишер А. Д. Опреснение водоемов как причина вымирания морской фауны на рубеже перми и триаса // Проблемы палеоклиматологии. М.: Мир, 1968. С. 362—370.
- Фишер А. Д., Саймонт Н., Винсент Д. Красная книга. М.: Прогресс, 1976. 477 с.
- Халфин Л. Л. Принцип А. П. Карпинского и границы подразделений международной стратиграфической шкалы // Тр. Сиб. н.-и. ин-та геологии, геофизики и минер. сырья. 1971. Вып. 110. С. 4—10.
- Халфин Л. Л. О методологических основах стратиграфии // Тр. Сиб. н.-и. ин-та геол., геофиз. и минер. сырья. 1973. вып. 169. С. 3—21.

- Халфин Л. Л. Переходные горизонты в стратиграфической классификации // Этюды по стратиграфии. М.: Наука, 1974. С. 22—32.
- Чистяков В. Г., Калмыкова Н. А., Несов Л. А., Суслов Г. А. О наличии вендских отложений в среднем течении р. Онеги и возможном существовании оболочников (Tunicata: Cho: data) в докембрии // Вест. ЛГУ. 1984. № 6. С. 11—19.
- Шевырев А. А. Биогеография юры // Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология. М., 1979. Т. 9. С. 29—58.
- Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. О некоторых вопросах этапности развития органического мира // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. М.: Наука, 1978. С. 5—16.
- Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.: Наука, 1982. 39 с.
- Шеголев А. К. Особенности позднемезозойского растительного покрова (в пределах экваториально-субтропических поясов) как одного из основных компонентов биосферы // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979. С. 53—54.
- Ясаманов Н. А. Значение термического режима в эволюции морских беспозвоночных // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. Л., 1979а. С. 55—56.
- Ясаманов Н. А. К вопросу об эволюции температурного режима в фанерозое // Докл. АН СССР. 1979б. Т. 249, № 6. С. 1427—1429.
- Яншин А. Л. О так называемых мировых трансгрессиях и регрессиях // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1973. Т. 48, вып. 2. С. 9—44.
- Bohor B. F., Foord C. E., Modresni P. I., Iriichorn D. M. Mineralogy evidence for an impact event at the Cretaceous Tertiary boundary // Science. 1984. Vol. 224, N 4651. P. 867—869.
- Ghen Yun-yuan, Tsou Si-ping, Ghen Ting-en, Qi Dun-luan. Late Cambrian cephalopods of North China. Plectronocera, Protactinocera (ord. nov.) and Yanhecerida (ord. nov.) // Acta paleontol. sin. 1979. Vol. 18, N 2. P. 103—124.
- Collins D., Briggs D., Morris S. New Burgess shale fossil sites reveal Middle Cambrian faunal complex // Science. 1983. Vol. 222, N 4620. P. 163—167.
- Cretaceous Tertiary Boundary Event. Simp. II. Proceedings / Ed. W. K. Christensen, T. Birkelund. Copenhagen: Univ. Copenhagen, 1979. 262 p.
- Earth's Earliest Biosphere, its Origin and Evolution / Ed. Y. W. Schopf. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. press, 1983. 543 p.
- Grieve R. A. F. Cretaceous: Tertiary extinctions. Physial evidence of impact // Nature. 1984. Vol. 310, N 5976. P. 378.
- Hsu K. Terrestrial catastrophe caused by cometary impact at the end of Cretaceous // Ibid. 1980. Vol. 285, N 5762. P. 201—203.
- Morris S. C., Fritz W. H. Shelly microfossils near the Precambrian-Cambrian boundary, Mackenzie Mountains, northwestern Canada // Ibid. Vol. 286, N 5771. P. 381—384.
- Müller A. N. Der Grossablauf des Stammesgeschichtlichen Entwicklung. Iena, 1955. 50 S.
- Müller A. N. Regelhafte und systemgebundene Verlagerungen der Formen maxima sich stammesgeschichtlich ablosender gleichrangiger Taxa, zweiter Nachtrag // Biol. Zentr.-Bl. 1974. Bd. 93. S. 265—288.
- Raup D. Large body impacts and terrestrial evolution meeting. Oct. 19—22, 1981 // Paleobiology. 1982. Vol. 8, N 1. P. 1—3.
- Raup D., Sepkoski I. J. Mass extinctions in the marine fossil record // Science. 1982. Vol. 215, N 1539. P. 1501—1503.
- Russel D. A. The Biotic Crisis at the End of the Cretaceous Period // Cretaceous-Tertiary Extinctions and Possible Terrestrial and Extraterrestrial Causes by the K. TEC Group. 1977. P. 11—24. (Syllog. Nat. Mus., Natur. Sci.; N 12).
- Russel D. A. The enigma of the extinction of the dinosaurs // Annu Rev. Earth and Planet. Sci. 1979. Vol. 7. P. 163—182.
- Russel D. A. The mass extinction of the Late Mesozoic // Sci. Amer. 1982. Vol. 246, N 1. P. 48—55.
- Stevens C. H. Was development of brackish oceans a factor in Perm extinctions? // Bull. Geol. Soc. Amer. 1977. Vol. 88, N 1. P. 133—138.
- Valentine I. W. Evolutionary paleoecology of the marine Biosphere // Englewood Cliffs; New Jersey: Prentice Hall Inc., 1973. 511 p.
- Wen Ju. Cambrian molluscan fauna of the Meishucum stage // 27-й Междунар. геол. конгр. Секция 01—03. Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 1. С. 217.
- Yochelson E. L. Early radiation of Mollusca and Mollusc-like groups // Origin of Major Invertebrate Groups: Proc. Symp. L., 1978. P. 323—358.
- Qinwen Zh. et al. Geological events at the boundary between the cambrian and precambrian // 27-й Междунар. геол. конгр. Секция 01—03. Москва, 4—14 авг. 1984 г. М.: Наука, 1984. Т. 1. С. 221—222.

ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ (гипотеза адаптивного компромисса)

А. П. Расницын

Палеонтологический институт АН СССР

Познавательное значение исследований скорости эволюционного процесса хорошо известно. Изучение темпов эволюции является, в частности, важным инструментом познания ее закономерностей и механизмов. Установленный палеонтологией факт неравномерности эволюционного процесса во времени породил большое число эволюционных концепций и гипотез, из которых я хотел бы здесь упомянуть прежде всего концепцию когерентной эволюции, выдвинутую В. А. Красиловым (1969). Эта концепция предполагает, что длительные периоды когерентной, т. е. согласованной и сравнительно медленной эволюции членов биоценозов, время от времени прерываются этапами некогерентной эволюции, связанной с глубокими нарушениями ценотической структуры. Эти нарушения снимают значительную часть ограничений на свободу эволюционных изменений и открывают возможность быстрых несогласованных изменений членов ценоза (см. также: Жерихин, Расницын, 1980).

Хорошо известны исследования Дж. Г. Симпсона (1948), показавшего существование трех различных типов эволюции, сильно отличающихся своими темпами: тахи-, горо- и брадителии.

Еще две формы эволюции, стандартную и нестандартную, описал Л. Ван Вален (Van Valen, 1974). К первой он отнес замену аминокислот в белках и эволюцию количественных и меристических признаков, скорость которых статистически одинакова в разных группах, ко второй — появление и вымирание таксонов, структурные инновации и усложнение, изменение числа хромосом, динамику репродуктивной несоместимости; здесь скорость изменения сильно зависит от таксономической принадлежности.

Весьма богаты эволюционным содержанием построения Л. Ван Валена (Van Valen, 1973, 1976), основанные на обнаруженной им независимости темпов вымирания групп от длительности их существования, откуда выведен закон сохранения суммарной абсолютной реализованной приспособленности и закон максимизации регуляторной энергии. Можно упомянуть и тот факт, что необычно высокая скорость дивергенции на изолированных островах, в частности существование более 300 эндемичных видов дрозофилы на сравнительно молодом Гавайском архипелаге, стимулировала целый поток гипотез о механизмах такой эволюции (Templeton, 1979).

Наблюдения над неравномерностью эволюционного процесса легли в основу также широко обсуждаемой сейчас гипотезы прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977) и близкой к ней концепции Стэнли (Stanley, 1975), согласно которым периоды быстрого (геологически мгновенного) изменения, сопровождающие видообразование, чередуются с периодами стазиса — эволюционного застоя. Эта точка зрения противостоит широко распространенной концепции филетического градуализма, предполагающей плавное и равномерное изменение в ходе филетической эволюции и соответственно условность границ видов во времени.

Однако значение темпов эволюции для развития эволюционной теории все еще недостаточно осознано эволюционистами, особенно теми из них, которые идут к теории эволюции от изучения современных организмов. Если взять руководства по теории эволюции, вышедшие у нас за последние годы, то ни в одном из них мы не найдем не только анализа, но и просто указания, что изучение темпов эволюции является инструментом теоретико-эволюционного исследования. В некоторых из руководств темпы эволюции вообще не обсуждаются (А. С. Северцов, 1981), в других (Эрлих, Холм, 1966; Берман и др., 1967; Шмальгаузен, 1969; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969, 1977; Яблоков, Юсуфов, 1976, 1981; Грант, 1980) рассматриваются, не только как феномен,

подлежащий объяснению. При этом объяснение основывается на факторах и механизмах, установленных вне связи с изучением скорости эволюции.

Поэтому я хотел бы привлечь внимание к скорости эволюции как инструменту познания эволюции. Темпы эволюции используются здесь только как отправная точка, как начало довольно длинной и ветвящейся цепи вопросов и рожденных ими гипотез, касающихся различных аспектов эволюционной теории.

В качестве исходного материала здесь взяты в основном оценки скорости вымирания, используемые как показатели скорости эволюции, точнее, скорости эволюционного изменения таксономического состава анализируемых групп. Основанием этому служат целый ряд наблюдений, как палеонтологических, так и непалеонтологических, свидетельствующих о существовании причинной связи между вымиранием и возникновением таксонов. В частности, существуют многочисленные палеонтологические данные о совпадении или близком соседстве моментов интенсивного вымирания и диверсификации экологически сходных групп, указывающие на то, что новые группы обычно либо вытесняют прежние, либо занимают недавно освобожденные ими ниши. О том же говорят данные о высокой степени заполненности современных биоценозов, в том числе некоторые весьма показательные наблюдения над островными биоценозами. Известно, что на островах таксоны низкого ранга нередко играют ту же экологическую роль и обнаруживают такое же экологическое разнообразие, какое на материке свойственно лишь группам высокого таксономического ранга (дарвиновы вьюрки на Галапагосах, нектарницы, улитки *Achatinellidae*, мухи рода *Drosophila*, долгоносики рода *Proterhinus* и многие другие на Гавайях). Естественно было бы предположить, что заполненность таких ценозов невелика и возможности дальнейшей диверсификации без вымирания значительны, тем более что интенсивность диверсификации здесь в прошлом была явно очень высокой. Однако это не совсем так. По данным Дж. Л. Грессита (*Gressit, 1978*), почти всю нишу жуков-усачей (*Cerambycidae*) на Гавайях занимает единственный эндемичный род *Plagithmysus*, представленный 136 видами (другие нативные усачи представлены двумя видами). При этом фауна *Plagithmysus* даже на самом молодом острове Гавайи, возраст которого всего 0,5 млн. лет (*Rotoñdo et al., 1981*), богата (описано 46 видов) и целиком эндемична. Человеком на архипелаг завезены 17 видов усачей и множество растений, однако за редчайшими исключениями нативные усачи развиваются только на нативных, а интродуцированные — на интродуцированных растениях. Это показывает, что легкодоступные ниши (такие, в которые пришельцы могли бы внедриться, не изменяясь) даже в неблагоприятных условиях изолированных островных систем практически заполнены.

Быстрое заполнение ниш, ограничивающее возможности дальнейшей диверсификации без вымирания, предполагает очень высокую скорость первичной диверсификации, что подтверждается исследованиями многих групп организмов, в том числе и на Гавайях. Таковы прежде всего результаты изучения эволюции гавайских дрозофил, проведенные Карсоном (цит. по: *Dobzhansky, 1972*). Не менее показательны материалы упоминавшейся работы Грессита (1978), свидетельствующие о возникновении 46 видов *Plagithmysus* на острове Гавайи в результате всего 17 вселений с других островов. Это означает, что только за полмиллиона лет существования острова вслед за каждым из 17 вселений в среднем произошло минимум три акта видообразования.

На высокую скорость первичной диверсификации на Гавайях указывает и тот факт, что разнообразие островной фауны таких различных животных, как птицы, жуки-усачи и (в несколько меньшей степени) дрозофилы, коррелирует не с возрастом соответствующих островов, а с их площадью (*Hardy, 1965; Gressit, 1978; Juvik, Austring, 1979*).

Приведенные соображения указывают на правомерность по крайней мере грубой оценки скорости эволюции по скорости вымирания. Рассмотрим теперь, что могут дать такие оценки для развития эволюционной теории. Проанализируем прежде всего соответствие этих данных доминирующему ныне генетическому подходу к эволюции, согласно которому эволюционный процесс управляется в основном теми же факторами и механизмами, что и микроэволюция, т. е. теми, которыми оперирует генетика популяций. Именно потому нет недостатка в утверждениях, что макроэволюция — это просто продолжение микроэволюции и вполне сводима к ней (*Эрлих, Холм, 1966, с. 296; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969, с. 272; Яблоков, Юсуфов, 1976, с. 300—301, Макро-*

Таблица 1

Возраст полусовременной фауны, млн. лет

Группа	Отряд	Род	Вид
Mammalia	40 ¹	4 ³	
Insectivora + Chiroptera + Rodentia			0,5 ³
Proboscifera + Artiodactyla + Perissodactyla			0,2 ³
Aves	100 ¹	10 ⁴	0,7 ⁴
Reptilia	70 ¹	20 ¹	
Amphibia	170 ¹	10 ¹	
Pisces	150 ¹	30—50 ⁵	0,7 ⁵
Insecta	300 ²	40 ⁶	3—7 ⁶
Chelicerata	300 ¹		
Araneae		30 ¹	
Acari		50 ¹	
Mollusca	400 ¹	60 ⁷	3,5 ⁹ —5 ¹⁰
Foraminifera	500 ¹	230 ⁸	
Diatomeae			15 ⁸

Примечание. Полусовременная фауна — фауна, в которой половина таксонов соответствующего ранга вымерла, половина дожила доныне. Таблица составлена по материалам разной степени надежности, поэтому результаты следует воспринимать как ориентировочные. Исходные данные: 1 — Основы палеонтологии (1959—1964), для моллюсков с учетом изменений системы по Невеской и др. (1971), 2 — историческое развитие (1980), 3 — Kurten (1968), 4 — материалы Е. Н. Курочкина, 5 — материалы П. Г. Данильченко и Е. К. Сычевской, 6 — материалы В. В. Жерихина, 7 — Treatise of invertebrate paleontology (1969), 8 — Божич (1971), 9 — Stanley (1978), 10 — Гладенков (1978).

и микроэволюция, 1980, с. 12, 14, 55—56, 63, 206, 217—218). Но если подобные утверждения справедливы, скорость макроэволюции должна подчиняться тем же закономерностям, что и скорость изменения частот генов в генетике популяций, т. е. определяться мощностью потока генетических вариаций, протекающих через эволюционирующую совокупность. Следовательно, скорость должна быть тем выше, чем выше частота мутаций и скорость смены поколений, чем больше размер популяций и мобилизационный резерв изменчивости. Палеонтологический материал не позволяет прямо оценить большинство этих параметров, но некоторые из них, коррелирующие с другими признаками (размеры, таксономическая принадлежность), могут быть косвенно оценены у ископаемых. В частности, если генетический подход к макроэволюции справедлив, то ее скорость у млекопитающих, обладающих сравнительно медленной сменой поколений и небольшими популяциями (в связи с относительно крупными размерами особи), должна быть минимальной, особенно у наиболее крупных из них, у одноклеточных — максимальной, а у беспозвоночных — в среднем промежуточной. В действительности же отношения обратные (табл. 1, 2). Это, конечно, не единственный, а просто очень наглядный пример несостоятельности чисто генетического подхода к эволюции. В определенной степени сформулированное выше положение самоочевидно (тавтологично): если поток вариаций вызывает появление в популяции особей, различающихся по степени приспособленности, это автоматически обуславливает их отбор. В той мере, в какой эти различия наследуемы, разное участие особей в воспроизводстве популяции столь же автоматически приведет к изменению наследственной структуры популяции во времени, т. е. к эволюции. Следовательно, предсказываемое генетическими теориями распределение скоростей эволюции обязательно должно иметь место в природе в той мере, в которой мощность общего потока генетических вариаций в долговременном аспекте коррелирована с мощностью потока отбираемых (повышенно адаптивных) изменений, фиксация которых и составляет процесс эволюции. Более точно и с учетом того, что скорость эволюции оценивается по скорости смены таксонов, а предсказываемое распределение скоростей выводит я из предположения о приблизительном постоянстве мощности потока вариаций в расчете на особь и на генерацию, можно сказать, что генетическая теория эволюции исходит из предположения, что для разных групп вероятность появления повышенно адаптивных инноваций в расчете особь на поколение в долговременном аспекте приблизительно одинакова, если эти инновации нормированы по наследуемости, по степени повышения жизнеспособности и по фенотипическому эффекту соответственно принятому в

Таблица 2

Время полувывмирования, млн. лет

Группа	Семейства	Роды	Виды	Группа	Семейства	Роды	Виды
Mammalia	17	3,3	0,54 ¹	Trilobita			
Chiroptera			1,6 ¹	Ранние	2,5	6,3	
Insectivora			0,49 ¹	Поздние	50	14	
Primates		2,3	0,23 ¹	Ammonoidea Pz	25	14	
Rodentia		3,1	0,49 ¹	Ammonoidea Mz	6,7	3,3	
Carnivora		4,2	0,61 ¹	Nautiloidea	30	17	
Proboscidea		8,3	0,18 ¹	Gastropoda	130	25	
Notoungulata	}	2,9		Pelecypoda	60	25	7 ⁴
Litopterna				Rudistae		10	
Perissodactyla		4,2	0,26 ¹	Archaeogastropoda	}	25	
Artiodactyla		4,2	0,49 ¹	Monoplacophora			
Cetacea		2,5		Brachyopoda	30		
Reptilia	17			Articulata		11	
Osteichthyes	30	17		Inarticulata		20	
Teleostei	25	14	3,5 ²	Bryozoa	70		
Holostei	}	40	20	Zoantharia	50		
Chondrostei				Foraminifera	50		
Sarcopterygii		17		Бентосные		25	18—24 ⁵
Acanthodii		17		Планктонные		17	5
Graptolithina (S)		17	1,3 ³	Гигантские		10	
Echinodermata			4,2 ³	Dinoflagellata		25	9
Echinoidea	50	20		Coccolithophyceae		20	
Ostracoda	50	20		Diatomeae		10	5,5
Malacostraca	40	17					

Примечание. Время полувывмирования — время вымирания половины таксонов определенного ранга из состава данной фауны. Если не оговорено особо, цифры получены пересчетом данных по скорости вымирания, приведенных Ван Валеном (Van Valen, 1973). Другие источники: 1—Kurten (1968), антропоген Европы, 2—Stanley (1978), пресноводные рыбы позднего кайнозоя, 3—Raup (1978), 4 — то же, для кайнозоя, 5 — Stanley (1978), поздний кайнозой.

каждой группе таксономическому стандарту. Палеонтологические данные сведенные в таб. 1 и 2, показывают, что это наблюдениями не подтверждается. Следовательно, какие-то его элементы неверны.

Наша формулировка основного постулата генетической теории эволюции включает фактически только два элемента, могущих иметь отношение к делу, — неявное допущение о сравнимости одноименных таксономических категорий и центральное утверждение о равной вероятности появления сравнимых повышено адаптивных инноваций. Таксономические ранги в разных группах заведомо не вполне сравнимы, но этим одним обнаруженное противоречие можно объяснить, лишь предположив, что виды медленно эволюционирующих групп в действительности не виды, а семейства, если не отряды или классы, с чем мало кто согласится. Очевидно, основная причина противоречия состоит в том, что повышено адаптивные инновации (новые адаптации) не только не составляют сколько-нибудь постоянной доли суммарного потока вариаций, но, видимо, антикоррелируют с его мощностью (вероятность их появления может быть ниже там, где суммарный поток вариаций более высок).

В общем виде неполнота корреляции между общей изменчивостью и частотой повышено адаптивных инноваций не вызывает сомнений. Как известно, все виды изменчивы, в том числе и медленно эволюционирующие, и если некоторые из них сохраняют свою идентичность на видовом уровне десятки или даже сотни миллионов лет (см. ниже), то это означает только, что за все это время во всех их популяциях не возникло сколько-нибудь серьезных повышено адаптивных инноваций (иначе они были бы зафиксированы и вид стал бы иным; для простоты мы здесь игнорируем роль случайной элиминации повышено адаптивных особей и популяций, но и с учетом этого частота возникновения новых адаптаций в этих примерах не могла превышать весьма низкого уровня). Нас, однако, интересует не этот, в общем, известный факт отсутствия корреляции в большем или меньшем числе конкретных случаев, а закономерности, формирующие наблюдаемую зависимость — отсутствие снижения скорости адаптиогенеза на видовом и более высоких таксономических уровнях и, по-видимому, даже ее увеличение с уменьшением мощности потока генетических вариаций через эволюционирующую совокупность.

Чтобы как-то продвинуться в этом направлении, нужно учесть некоторые важные в данном аспекте характеристики эволюционного процесса, прежде всего — потребность в какой-то адаптации и возможность (вероятность, скорость) удовлетворения этой потребности. Здесь я намеренно привожу нестрогие, но интуитивно понятные формулировки, чтобы в дальнейшем их по возможности заменить более строгими терминами. В частности, потребность к адаптации к какому-то конкретному фактору среды теоретически можно оценить по смертности особей в популяции от этого фактора (поскольку фактически важна не смертность, а пресечение воспроизводства, здесь и далее имеется в виду условная смертность, пересчитанная из реальной в предположении, что смерть наступает либо до начала размножения, либо после реализации среднего для вида репродуктивного потенциала). Назовем эту величину интенсивностью элиминации по данному фактору. Скорость снижения этой смертности в результате развития соответствующих адаптаций можно назвать эволюционной эффективностью (компетентностью) элиминации.

Очевидно, что возможности прямого использования введенных параметров и анализа с их помощью развития конкретных адаптаций пока не слишком велики. Поэтому попытаемся рассмотреть эволюцию суммарно, по всем признакам эволюционирующего вида (точнее, по всем источникам элиминации). Тогда суммарную эффективность элиминации логичнее всего будет по масштабу наблюдаемых эволюционных изменений, а суммарную интенсивность элиминации — через суммарную смертность в популяции, которая, как известно, практически равна плодовитости («закон Бекетова»). Действительно, в долговременном аспекте (игнорируя кратковременные флюктуации) численность популяций меняется неуловимо медленно по сравнению с мальтусовой геометрической прогрессией. Это означает, что плодовитость и смертность уравнивают друг друга, так что из всего потомства одной пары независимо от плодовитости в среднем размножается тоже одна пара (а из потомства бесполой или партеногенетической особи — одна особь), а все остальные, т. е. число рожденных минус соответственно две или одна особь, гибнут до размножения. Строго говоря, оценка суммарной интенсивности элиминации совсем не так проста, поскольку смертность, зависящая от плотности, сама есть адаптация, и при оценке потребности в адаптации ее не следовало бы учитывать. Однако характерные для разных групп значения смертности, независимой от плотности, на нынешнем этапе получить, видимо, невозможно, и этот важный источник неопределенности, к сожалению, приходится игнорировать.

Описанные методы оценки скорости эволюции и интенсивности элиминации в принципе могут позволить нам получить количественную оценку эволюционной эффективности элиминации в виде коэффициента, связывающего значения двух других параметров. Но сейчас нам это не нужно, для наших целей достаточно сравнить динамику плодовитости и скорости таксономической эволюции, поскольку хорошее совпадение тенденций по этим параметрам должно означать приблизительное постоянство эффективности элиминации, а при их несовпадении характер различий будет указывать на характер изменений эффективности элиминации.

Фактически такое сравнение уже проведено. Анализируя таб. 1 и 2, мы нашли, что

скорость эволюции в общем растет от низших форм жизни к высшим, несмотря на то что низшие формы в среднем более плодовиты, чем высшие (это естественно, поскольку высота организации в живой природе тесно сопряжена с индивидуальной устойчивостью, если не определяется ею, а плодовитость и индивидуальная устойчивость связаны между собой как обратные величины; Расницын, 1969, с. 167—175; 1971б). Таким образом, с уменьшением плодовитости и ослаблением общей элиминации скорость эволюции не уменьшается, как можно было ожидать, а растет. Следовательно, интенсивность элиминации, как суммарной, так и, вероятно, парциальной (по отдельным элиминирующим факторам), не оказывает ощутимого влияния на темпы эволюции. Очевидно, это влияние полностью перекрывается изменениями эволюционной эффективности элиминации, что возможно, лишь если последняя растет с повышением уровня организации, несмотря на одновременное снижение потока генетических вариаций. Поскольку максимальный поток вариаций, характерный для популяций слонов и китов, достаточен для их аномально быстрой эволюции, это означает, что суммарный поток не имеет значения (т. е. всегда избыточен), а эволюционная эффективность элиминации, основное (или единственное), что управляет темпами эволюции, определяется какими-то иными факторами. Определение этих факторов и будет нашей следующей задачей.

Эта задача имеет теоретико-эволюционное значение, потому что она связана с более широкой проблемой детерминированности эволюции — является ли живой мир глиной под пальцами отбора, имеет ли место тесная корреляция между характером отбора и характером рожденной им адаптации. Традиционно это один из важнейших пунктов спора между селекционистами и их оппонентами, так как первые, подчеркивая могущество отбора, склонны считать организацию живых существ пластичной, как глина, т. е. надежно определяемой (детерминированной) условиями и потому предсказуемой. Напротив, антиселекционистская литература переполнена примерами несоответствий между условиями и характером адаптаций, когда приспособления к одному и тому же фактору среды оказываются поразительно различными как по направлению, так и по глубине, совершенству (Любищев, 1982), так что даже близкородственные формы в сходных, казалось бы, условиях, могут вести себя совершенно по-разному (самый парадоксальный пример — крайне экстравагантная в репродуктивной сфере пятнистая гиена и вполне ординарная в этом отношении, близкая к ней полосатая гиена).

Приходится признать, что селекционизм еще не готов ответить на этот вызов. Конечно, для многих примеров такого рода найдены селекционистские объяснения, можно объяснить даже случай пятнистой гиены [например, как результат глубокой стабилизации признаков самца; сходным образом Шмальгаузен (1982, с. 290—291) объясняет развитие рогов у самки северного оленя; см. также: Gould, 1983], но это — объяснение *ad hoc*, т. е. гипотеза специально для данной ситуации и не более. Как известно, с помощью гипотез *ad hoc* в принципе можно объяснить все что угодно, т. е. слишком многое (слишком много частных, но слишком мало общих закономерностей), чтобы таким объяснениям можно было серьезно доверять (Поппер, 1983). Действительно, стабилизацией половых признаков можно объяснить особенности пятнистой гиены, но нельзя понять, почему у полосатой гиены и у всех других млекопитающих тот же фактор не вызвал сопоставимых изменений.

Причина этих трудностей лежит, по моему мнению, в том, что идеология современного селекционизма, базирующаяся на генетике популяций и потому исходящая из почти идеальной эволюционной пластичности популяций и видов, является эктогенетической системой взглядов, формально признающей значение внутренних факторов, но не учитывающей их в своих теоретических построениях. В результате эти построения ведут к заключению о детерминированности эволюции внешними условиями, что противоречит фактам.

Селекционистская парадигма (изначальной целесообразности не существует, адаптация есть продукт взаимодействия отбора с наличной организацией, т. е. продуктом отбора прежних поколений), по моему мнению, не имеет приемлемой альтернативы. Поэтому желательно найти совместимое с этой парадигмой и притом достаточно общее (допускающее обобщение и прогноз) объяснение обнаруженного противоречия. Отнюдь не претендуя на решение поставленной задачи, попытаемся опыскать какие-то подходы

к ней, анализируя механизмы, ограничивающие эволюционную эффективность элиминации и тем самым тормозящие эволюционный процесс.

Тривиальный механизм такого рода — циклический отбор (как в примере с коровкой *Adalia bipunctata*) и отбор, который быстро и хаотически меняет направление, обуславливая «броуновский» характер эволюции. В обоих случаях последовательные изменения гасят друг друга, и их суммарный эффект оказывается ничтожным.

Сходная ситуация возникает в условиях, когда воздействие, исходно не циклическое и не броуновское, оказывается таковым в результате специальных адаптаций. Этот механизм, вероятно, широко распространен, но до сих пор не привлекал особого внимания. Наиболее яркий из известных мне примеров описан Кайдановым (1966) для домашних кур. Им было показано, что существуют два типа петухов — сильный и слабый и что сильный петух (доминант) оставляет очень много потомства. Но если сильных петухов в стаде много, постоянные драки значительно снижают их участие в воспроизводстве, особенно у побежденных особей. Петухи слабого типа независимо от побед и поражений по участию в воспроизводстве уступают сильным петухам-победителям, но опережают побежденных. Поэтому в популяции, где сильных петухов мало, их среднее участие в воспроизводстве велико и половой отбор действует в их пользу, но обусловленное этим увеличение числа сильных петухов в последующих поколениях снижает их средний вклад в генофонд дальнейших генераций: В результате сильный половой отбор ведет не к изменению популяции, а к стабилизации ее состава по уже существующим генетическим вариантам. Одновременно это обуславливает постоянное присутствие в популяции запасных самцов, участие которых в размножении временно подавлено, но восстанавливается при понижении плотности либо самцов, либо популяции в целом.

Весьма вероятно, что какие-то подобные механизмы блокируют не только эффективность полового отбора, но и эволюционную результативность некоторых или многих других случаев интенсивной внутривидовой конкуренции, например, у растений, дающих густые всходы на подходящих участках (адаптация, предотвращающая внедрение видов-конкурентов ценой массовой гибели семян по мере их роста). Не исключено, что и внутривидовая разнокачественность, лежащая в основе системы доминирования (иерархической организованности популяций животных) представляет собой аналогичную адаптацию, направленную на более надежное заполнение экологической ниши вида.

Таким образом, заметная часть общей элиминации (возможно, вся зависящая от плотности элиминации) результатами предыдущей эволюции оказывается выведенной из сферы эволюционно компетентного отбора, т. е. эволюционно неэффективной. Это, конечно, оказывает тормозящее влияние на темпы эволюции, но имеющиеся данные совершенно недостаточны для оценки масштабов такого влияния. Тем не менее представляется, что этот фактор не является единственным или решающим. Иначе пришлось бы допустить, что независимая от плотности элиминация медленнее эволюционирующих низших организмов даже в абсолютном измерении меньше, чем у высших, что кажется маловероятным. Кроме того, существуют и другие факторы, способные сильно влиять на темпы эволюции. Прежде всего речь идет о такой важной черте живого, как его дискретность.

Дискретность прямо следует из гомеостатической природы жизни, поскольку, как показал Эшби (1962), гомеостат работает только в условиях ступенчатых, т. е. дискретных изменений существенных переменных. Дискретность жизни проявляется на разных уровнях, эти проявления по-разному влияют на ход эволюции. Как показал С. М. Разумовский (1981), жизнь дискретна также в ценотическом и биогеографическом плане, хотя здесь дискретность внешне малозаметна и выявляется лишь в специальных исследованиях. Эта дискретность также имеет гомеостатическую природу, но основана на ином механизме. Биоценозы кондиционируют и выравнивают свою среду, причем способность оптимизации среды всегда ограничена, и в соответствии с этими ограничениями происходит демаркация ценотических границ.

Ценотико-географическая дискретность играет важную роль в снижении эффективности элиминации и торможении эволюции, поскольку именно она обуславливает когерентный (по Красилкову) характер эволюции, делая возможным совершенное разделение

экологического пространства и его эффективное заполнение. Выше уже было показано, сколь быстро идет такое заполнение экологических ниш. Но если все места заняты и эволюционировать уже некуда, неэффективность элиминации и торможение эволюции неизбежны.

Таким образом, ценоотико-географическая дискретность выступает как фактор внешнего для эволюционирующей группы торможения эволюции. Внутренним фактором служит таксономическая дискретность, под которой здесь понимается наличие разрывов (гиатусов) в спектре различий между группами. На этом явлении и вообще на внутреннем торможении эволюции нам придется остановиться подробнее.

Таксономическая дискретность распространена, по-видимому, значительно шире, чем мы привыкли думать, сосредоточив свое внимание на исключительных и трудных случаях и считая нормой не столько обычное, сколько понятное (дискретность двуполого вида за счет репродуктивной изоляции). Распространенность таксономической изоляции в принципе нетрудно проанализировать относительно объективными (Расницын, 1972) методами таксонометрии. Впрочем, опыт систематики и без этого свидетельствует, что надвидовые таксоны любого ранга обычно дискретны.

Среди различных форм таксономической дискретности общепризнана, как уже упоминалось, только дискретность обоеполого вида и только потому, что для нее существует объяснение, совместимое с теорией популяционной генетики. Это объяснение (биологическая концепция вида) гласит, что виды едины внутри себя благодаря нивелирующему влиянию обмена генами между его популяциями и дискретны между собой вследствие репродуктивной изоляции, блокирующей этот обмен. Но отсюда следует, что между степенью (полнотой и древностью) изоляции и степенью дивергенции должна существовать хорошая корреляция, которой в действительности нет. Сравнение близких обоеполых и партеногенетических видов у коловраток (Майр, 1974) и жуков-долгоносиков (Иванова, 1978; Жерихин, личное сообщение), обоеполых и бесполовых видов у низших водорослей (Полянский, 1956) и протистов (Полянский, 1957; Poljansky, 1977) показало, что однополые и бесполовые виды столь же дискретны, как и обоеполые.

Тормозящее (нивелирующее различия) влияние обмена генами на скорость дивергенции также не подтвердилось. К такому выводу пришел С. С. Шварц (1980), сравнивая виды млекопитающих с разной склонностью образовывать изоляты, о том же свидетельствуют популяции, изолированные с глубокой древности и тем не менее не достигшие видового уровня дивергенции. Так, популяции четырех или пяти из тридцати австралийских видов бессяжковых (*Protuga*) на видовом уровне неотличимы от популяций с далеких материков и островов — Калимантан, Япония, Южная Африка, Европа (Тухеп, 1967). Бессяжковые нестойки к высыханию и не покидают почву, поэтому трансконтинентальные миграции для них практически исключены, и, объясняя их распространение, нам, очевидно, не избежать ссылок на дрейф континентов (тем более что для бессяжковых известен и классический «дрейфовый» ареал вида, охватывающий оба побережья Атлантического океана, у *Delamarentulus tristani* Silv., распространенного на Коста-Рике и в Западной Африке; Тухеп, 1963). Но из этого автоматически следует возраст вида у бессяжковых, оцениваемый многими десятками, если не сотнями миллионов лет.

Известны и более прямые указания на большую древность некоторых видов. Так, в фауне эоценового балтийского янтаря (возраст не менее 40 млн. лет) сейчас известно 15 видов насекомых и клещей, на видовом уровне неотличимых от современных, а щитень *Trioops sacripiformis* (Schaffer) практически не изменился с раннего триаса (около 230 млн. лет), и даже вопрос о видовой самостоятельности пермских популяций остается нерешенным (Tasch, 1969).

Таким образом, биологическая концепция вида неверна и обмен генами не может нести ответственность за дискретность видов. Более правдоподобный механизм таксономической дискретности предложен Э. Майром, утверждавшим, что «эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям» (1974, с. 353)¹. Действитель-

¹ Судя по описанию, Майр представлял механизм устойчивости эпигенотипа в сущности идентичным механизму устойчивости нормального развития по М. А. Шишкину (1984 и статья в наст. сб.).

но, трудность изменения хорошо сбалансированного эпигенотипа означает существование труднопреодолимых барьеров на пути эволюционного изменения, откуда прямо следует неравномерность эволюции и дискретность эволюционирующих совокупностей. В пользу этого вывода свидетельствуют не только приведенные выше данные о таксономической дискретности, но и многочисленные более или менее прямые подтверждения неравномерности эволюции, собранные палеонтологией. Из них упомяну только об интересных данных, собранных в связи с дискуссией о гипотезе прерывистого равновесия. Хотя до сих пор не получено надежных доказательств геологически мгновенного характера эволюционных изменений, по крайней мере стало ясно, что эволюционный стазис (период, характеризующийся лишь броуновскими внутривидовыми изменениями) отнюдь не является экзотическим явлением (Татаринов, 1983).

Что же касается довольно многочисленных случаев отсутствия видимой таксономической дискретности, то считать их опровержением идеи Майра нельзя, по крайней мере при нынешнем уровне наших знаний. Самая сложная организация, самый напряженный компромисс не исключают ни внутривидовой, ни межвидовой изменчивости, и пределы этой изменчивости вполне могут в какой-то мере перекрываться даже при полной дискретности внутренней, невидимой для нас организации эпигенотипа разных видов или таксонов иного ранга.

Идея Майра, как она ни широка и продуктивна сама по себе, допускает дальнейшее расширение и обобщение. Устойчивость сбалансированного эпигенотипа можно рассматривать как одно из следствий теории систем, в частности, того ее утверждения, что ни одна система не может быть оптимизирована одновременно более чем по одному параметру. Оптимизация реальных систем возможна лишь как нахождение компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных параметров (Расницын, 1986). Для живых существ с глубоко пронизывающими всю их организацию корреляциями и взаимозависимостями компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных адаптивных функций должен быть особенно напряженным. Поэтому устойчивый эпигенотип (надежная для определенного круга условий система обеспечения индивидуального развития) должен быть организован по принципу глубоко проработанного компромисса между противоречивыми потребностями максимальной оптимизации всех адаптивных функций.

Отношение к живому существу как к адаптивному компромиссу не является в сущности чем-то совершенно новым. В последнее время к такой точке зрения, кроме Э. Майра, близко подошел, например, Н. Н. Воронцов, (1961, 1963), показавший, что обеспечение адаптивной функции может совершенствоваться разными способами (за счет разных подсистем), но при этом максимально эффективные варианты различных подсистем почему-то лишь ограниченно совместимы и не встречаются все вместе в одном организме (очевидно, найти компромисс между всеми ими пока не удалось). Значительно раньше близкие идеи борьбы (конкуренции) частей в организме высказывали В. Ру и А. Вейсман (Вейсман, 1905), до них в виде принципа компенсации или уравнивания — И. В. Гете и Ж. Сент Илер (см.: Дарвин, 1939, с. 377—378), а еще раньше как принцип экономии — Аристотель (1937).

Принцип адаптивного компромисса важен тем, что из него можно вывести широкий круг сравнительно легко проверяемых следствий. Наиболее общее — трудность изменения хорошо сбалансированной организации. Конечно, эта трудность не абсолютна, и в той мере, в какой изменения осуществимы, утрата адаптивного значения какой-либо функции будет вести к редукции обеспечивающих ее систем не только и не столько из-за бесконтрольного накопления мутаций, сколько из-за того, что редукция ставших ненужными систем позволяет дополнительно оптимизировать другие системы, сохранившие адаптивность. Это, кстати, должно касаться не только морфологической редукции, но и фиксации модификаций как процесса редукции морфогенетических механизмов, ответственных за выбор и осуществление альтернативных путей развития.

Для нас все же более существенна сама трудность перестройки однажды сформированного компромисса, существование лишь с трудом преодолимых барьеров на пути изменения сложившейся организации. По-видимому, эволюционный ландшафт не следует представлять так, как его обычно изображают: в виде адаптивных пиков, разделен-

ных долинами пониженной приспособленности и соединенных хребтами, по которой эволюционирующая группа может постепенно двигаться по направлению от исчезнувшего пика к сохранившемуся. Более правдоподобной выглядит модель Ф. Р. Шрама (Schram, 1983) — система лунок, разделенных барьерами адаптивной неустойчивости.

Трудность преодоления устойчивости однажды достигнутого удачного компромисса определяет многие важные свойства эволюционного процесса: малую эволюционную эффективность элиминации, неравномерность и заторможенность эволюции, дискретность живых существ.

Этим определяется тот факт, что организация живых существ — хрупкий и весьма капризный материал. Для всех этих следствий выше уже были приведены подтверждающие их данные; это позволяет сделать предварительный вывод о том, что концепция адаптивного компромисса, по-видимому, представляет продуктивный подход к пониманию природы жизни и характера ее эволюции. Конечно, это не все следствия, которые могут быть выведены из сделанного выше заключения. Некоторые из них будут обсуждаться ниже, другие, вероятно, еще ждут открытия и проверки.

Поскольку, несмотря на все барьеры, эволюция все же идет, хотя и ценой вымирания множества групп, не сумевших эти барьеры успешно преодолеть, попытаемся теперь понять, в каких условиях и каким образом один сбалансированный эпигенотип может быть превращен в другой. Для этого проанализируем реальные условия, в которых такая перестройка идет, причем идет относительно быстро, в надежде обнаружить факторы, облегчающие искомые изменения.

Хотя репродуктивная изоляция, как мы видим, не является необходимой для эволюции и даже не стимулирует ее (Гриценко и др., 1983, гл. 7), хорошо известно, что в условиях изолированных островов, водоемов и т. д. эволюция идет особенно быстро и часто приводит к образованию сильно измененных, даже гротескных форм. С. С. Шварц (1980), специально анализировавший этот парадокс, пришел к выводу (вполне совместимому с концепцией когерентной эволюции), что причина состоит в пониженной напряженности конкурентных отношений бедных, незаполненных (в эволюционном масштабе времени) островных биоценозах. Конкретно эволюционная роль незаполненности ценозов состоит, по Шварцу, в том, что ослабленная конкуренция делает возможной быструю одностороннюю специализацию. Этот вывод находится в полном согласии с концепцией адаптивного компромисса: предковый вид, попадая с материка в обедненный островной биоценоз, оказывается в условиях, смягченных по многим параметрам и допускающих дополнительную оптимизацию функций, оставшихся под жестким контролем среды, за счет других, не контролируемых столь же строго отбором.

Изложенная модель эволюции на островах интересна тем, что она одновременно соответствует концепции инадаптивной эволюции по Ковалевскому (Расницын, 1986). Но еще более важно, что она демонстрирует достаточно реальный механизм, способный преодолеть, сломать устойчивость хорошо сбалансированного адаптивного компромисса, тормозящего эволюцию. Естественно возникает вопрос, не может ли этот механизм действовать не только при заселении островов, но и в каких-то других ситуациях.

Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим некоторые другие случаи перехода группы в относительно мягкие условия — не будут ли и там наблюдаться ускорение эволюции и сходство ее с инадаптацией (увеличение размаха изменений при их односторонности, несбалансированности). Одним из таких случаев может быть переход в новую, еще не освоенную экологическую нишу. Поскольку каждый таксон — это, вероятно, своя экологическая ниша (Шварц, 1980), можно допустить, что некоторое временное смягчение условий характерно для ранних (сразу за завоеванием новой ниши) этапов эволюции таксона. Тогда, если наше предположение верно, на ранних этапах эволюции таксона следует ждать, во-первых, ускорения эволюции (как частоты, так и масштаба изменения), во-вторых, интенсивного отмирания вновь образующихся инадаптивных групп по мере заполнения ниши.

Хорошо известный палеонтологам факт массового вымирания и диверсификации, часто происходящих почти одновременно, причем периоды диверсификации следуют за периодами вымираний (Грант, 1980, рис. 32, 3), подтверждает, что освобождение

экологического пространства вымершими группами стимулирует эволюцию сохранившихся. Ускорение эволюции на ранних этапах истории таксона более конкретно демонстрирует факт приблизительного совпадения возраста рода и многих его видов (Шварц, 1980); это показывает, что значительная часть дивергенций происходит на самых ранних этапах эволюции возникшего таксона. Закон архаического многообразия (Мамкаев, 1968) о том, что ранние этапы эволюции таксона отличаются резко повышенной изменчивостью организации, отчего виды и роды в это время могут различаться по признакам, позже характеризующим семейства и отряды¹, указывает на распространение инеадаптивных изменений в это время. Еще более определенно об этом свидетельствует малая эволюционная устойчивость ранних членов таксона, отражающаяся в обилии коротких базальных ветвей едва ли не на любой филогенетической схеме, построенной с использованием богатого палеонтологического материала.

Все это позволяет сделать вывод, то переход группы в более мягкие условия обедненного биоценоза и незаполненной экологической ниши (т. е. условия, благоприятные для некогерентной эволюции, по Красилову) действительно провоцирует эволюцию, причем эволюцию существенно инеадаптивную. В таком случае становление эвадаптивных групп, гармоничных, приспособленных к заполненным биоценозам и напряженным конкурентным отношениям, должно быть связано с последующим ужесточением условий (переходом к когерентной эволюции) и сопровождаться интенсивным вымиранием большинства вновь возникших групп, именно тех, которые неспособны достаточно быстро превратиться из инеадаптивных в эвадаптивные (Расницын, 1986).

Заметим, что мягкие и жесткие условия в этом контексте имеют иной смысл, чем понятия мягкого и жесткого отбора Уоллеса, по крайней мере в интерпретации Мэйнарда Смита (1981).

Следующий вопрос, естественно возникающий из сделанного выше вывода — можно ли предполагать, что только смягчение условий способно провоцировать эволюцию. В этой связи проанализируем знаменитые опыты Г. Х. Шапошникова (1961, 1965, 1966, 1978), в которых пересадка тлей *Dysaphis anthrisci maicorica* Shar. с пригодного кормового растения *Anthriscus nemogosa* МВ. сначала на малоприводное (*Chaerophyllum bulbosum* L.), а затем на ранее совсем неприводное (*Ch. maculatum* Wild.) за считанное число поколений привела не только к значительным морфологическим изменениям, но и к утрате репродуктивной совместимости со своим видом и появлению ^{не}полной совместимости с *D. chaerophyllina* Shar., исконным потребителем *Ch. maculatum*.

Условия этого опыта трудно назвать мягкими. Тем не менее здесь обнаруживается важное сходство с эволюцией, спровоцированной смягчением условий — тот же односторонний, несбалансированный (инеадаптирующий) характер эволюционно компетентного отбора. Действительно, в опыте способность питаться на новом растении-хозяине на какое-то время оказалась единственным жизненно важным комплексом адаптаций, а все остальные отошли на задний план. Конечно, опыт не был завершен, но если бы он был продолжен и перенесен в природу, то мы, вероятно, смогли бы наблюдать и следующий этап эволюции: испытание зарождающейся группы всесторонним, эвадаптирующим отбором, для которого важны все аспекты адаптации — питание, размножение, индивидуальная устойчивость разных стадий онтогенеза в условиях различной плотности популяции, конкурентоспособность и т. д. Немного шансов, что конкретная популяция выдержит это испытание, но они есть.

Результаты опытов Шапошникова интересны и важны, но поставленный вопрос все еще не получил ответа. Условия опыта в действительности были жесткими лишь для лаборатории, но не для природы: смертность личинок колебалась на разных его этапах от 15—22 до 53—75%, что при указанном для опыта (правда, лишь для его конечного этапа) значений плодовитости (36,6 личинок от одной партеногенетической самки) означает выживание как минимум около 10 (25%) личинок в потомстве каждой самки и, следовательно, почти десятикратный прирост попу-

¹ Эти данные, равно как и другие примеры инеадаптивной эволюции, показывают бесперспективность попыток измерять скорость эволюции по изменениям отдельных признаков. По-видимому, скорость эволюции можно измерять только таксонами.

лящий в каждом поколении. Другими словами, смертность была весьма умеренной (очевидно, из-за устранения врагов тлей и других неблагоприятных воздействий), и не удивительно, что линии в эксперименте оказались весьма устойчивыми и смогли быть поддержаны в течение 50 поколений — срок, который кажется не очень вероятным для отдельных линий в природных условиях. Что же до самого факта пересадки на малоприспособное и совсем непригодное растение, то он также не является чем-то необычным. В природе тли должны часто оказываться в подобном положении (то крылатую самку занесло ветром в неподходящий биотоп, то дождь или ветер сбили бескрылую тлю на другое растение), только это трудно заметить, потому что в природе в отличие от лаборатории насекомое не на своем месте обычно гибнет. Мы редко задумываемся, говоря о жестких, катастрофических и тому подобных условиях. Если даже в нормальных условиях в потомстве каждой самки из всех ее дочерей в среднем только одной удается оставить свое потомство, если вымирание целых популяций — обычное явление даже в экологическом масштабе времени, если шансы на оставление потомства для каждой особи ничтожны в норме, то неясно, какие же условия могут быть катастрофическими?

Похоже, что ужесточения условий на таком уровне вообще не бывает, а эволюционное значение имеет попадание популяции в необычные условия, в которых исчезает адаптивное преимущество онтогенетической нормы перед абберациями развития и становится возможным инадаптивное преобразование существующей организации. Понятие ужесточения условий осмысленно, по-видимому, только в приложении к надвидовым группам, как изменение условий, ведущее к вымиранию значительной части видов. Впрочем, и здесь ужесточение условий означает лишь тривиальное (в эволюционном масштабе времени) вымирание видов, а его влияние на эволюцию ощущается лишь через освобождение экологического пространства, т. е. опять-таки как смягчение условий.

Понятие смягчения условий также требует дополнительного анализа. Смягчение условий само по себе означает лишь повышение выживаемости и, следовательно, рост популяции, который за считанное число поколений должен привести к насыщению экологического пространства и восстановлению нормальных для особи и популяции условий, включая нормальную (равновесную с плодовитостью) смертность. Изменение характеристик популяции в результате колебаний ее плотности («волн жизни»), как известно, происходит, но проявляется лишь в изменениях концентрации аллелей в рамках нормальной внутривидовой изменчивости. Тот факт, что колебание плотности популяции представляет собой самое заурядное явление и тем не менее случаев порожденного им необратимого эволюционного изменения до сих пор не описано, и служит основанием для вывода о несущественности этого явления для эволюции.

По-видимому, эволюцию провоцирует только одностороннее смягчение средового контроля организации, при котором лишь некоторые из адаптивных функций остаются под жестким контролем. Следует подчеркнуть, что вывод о необходимости смягчения условий (в указанном смысле) для преодоления устойчивости сбалансированного компромисса в какой-то мере прямо следует из того, что этот процесс должен включать этап разбалансировки, дестабилизации сложившейся организации (понятие дестабилизации в этом контексте предложено В. В. Жерихиным в докладе в Московском обществе испытателей природы в 1966 г.; см.: Деятельность..., 1967; это понятие использовано М. А. Шишкиным, 1984 и статья в наст. сб.; отбор по отдельному признаку, вызывающий общую дестабилизацию организации, был независимо обозначен Д. К. Беляевым, 1974, как дестабилизирующий отбор). Поскольку при дестабилизации адаптивность системы неизбежно снижается, перестройка едва ли может происходить без смягчения условий (если только популяция не обладает достаточно большим «запасом прочности» в виде резервной плотности). Из этого следует, между прочим, что нарождающаяся группа вряд ли может внедриться в уже оккупированную нишу и вытеснить ее владельца. Более правдоподобно, что она, как мы и предположили, либо займет нишу, освободившуюся при вымирании ее прежнего обитателя, либо сумеет создать (открыть) совершенно новую нишу. Свидетельства тому, что такое

происходит часто, достаточно многочисленны, но еще не показано, что данный путь является по крайней мере доминирующим. Проверка этого предсказания была бы важна для оценки всей концепции адаптивного компромисса. Однако выполнить ее трудно, поскольку условия существования популяции, как мы видели, едва ли могут быть серьезно ухудшены по сравнению с нормальными, а анализируя условия, близкие к нормальным, всегда очень сложно показать, что мы не упустили их смягчения по какому-либо фактору.

Независимо от того, является ли смягчение условий необходимым для эволюционного изменения, или оно лишь облегчает перестройку эпигенотипа, приведенные выше данные позволяют высказать в качестве рабочей гипотезы предположение, что эволюция на видовом и в особенности на более высоких таксономических уровнях возможна лишь в результате такого изменения условий, при котором действующий на популяцию отбор становится существенно односторонним, инадаптирующим. Только такой отбор представляется способным преодолеть устойчивость прежнего хорошо сбалансированного адаптивного компромисса, однако вновь возникшая инадаптивная группа должна пройти жесткий контроль эвадаптирующего отбора и под его действием восстановить свою сбалансированность и тем самым свою устойчивость. Другими словами, эволюционное изменение должно происходить в два этапа — сначала как инадаптация, затем как эвадаптация, в условиях, благоприятствующих проявлению черт сначала некогерентной, а затем когерентной эволюции биоценоза.

Одна из важных особенностей нашей модели эволюции — относительно малая предсказуемость результатов ее действия (весьма неполное соответствие между условиями протекания эволюции и ее результатами). Это, конечно, ^{ограниченное} ~~иссовершенное~~ свойство модели, но одновременно и важное ее достоинство по сравнению с обычными представлениями, явно или неявно считающими эволюционирующую популяцию мягкой глиной под пальцами отбора. Картина действительно заманчивая, но прямо следующее из нее однозначное соответствие между воздействием и эволюционным ответом предполагает высокую степень равномерности и предсказуемости эволюции, что и реализуется в теории эволюции популяций, но, как мы видели, в действительности не имеет места. В противоположность этим взглядам концепция адаптивного компромисса приводит в соответствие с селекционистской парадигмой широкий круг фактов, ранее казавшихся ей противоречащими.

Мы уже видели, что подход к адаптации как к компромиссу позволяет привести в соответствие с той же парадигмой и другую не менее важную наблюдаемую закономерность, которую до сих пор не удавалось прямо вывести из селекционистских предположений, — неравномерность эволюционного процесса. Неравномерность эволюции может быть представлена в виде трехчленного цикла: инадаптация—эвадаптация—стазис с очень быстро протекающими первыми, эволюционными этапами и долго, иногда неопределенно долго длящимся периодом эволюционной стабильности.

Сходство этой модели с моделями, предложенными палеонтологами (Симпсон, 1948; Eldredge, Gould, 1972; Stanley, 1975; Gould, Eldredge, 1977) и генетиками (Carson, 1975), несомненно, но его все же не следует переоценивать. Все модели преследуют одну и ту же цель — ввести неравномерность эволюционного процесса в рамки селекционистской парадигмы. Однако предполагаемые механизмы этой неравномерности в разных моделях различны, и сравнение моделей требует детального анализа обоснованности соответствующих механизмов. Не проводя такого анализа во всех подробностях, выскажу все же предположение, что развиваемая здесь концепция основана на более универсальном и пока не встретившем серьезных трудностей механизме. Поэтому нашу первую задачу — объяснение заторможенности, неравномерности и ограниченной предсказуемости эволюции можно считать в первом приближении выполненной.

Этого нельзя сказать о второй задаче — объяснении причин наблюдаемой корреляции между ^{тип} типами эволюции и систематическим положением группы. Очень многое здесь остается неясным, но ограничиться подобной констатацией, мне кажется, нельзя. Дело не только в том, что проблема важна сама по себе, но и в том, что имеющиеся данные на первый взгляд противоречат самой концепции адаптивного компромисса. Действительно, если основным тормозящим эволюцию фактором мы считаем компромиссную

природу адаптации, и в частности трудность изменения хорошо сбалансированного эпигенотипа, то следует ожидать усиления торможения с усложнением и повышением уровня организации эволюционирующей системы. На самом же деле, ситуация обратная.

Постараемся сконструировать гипотезу для объяснения обнаруженного противоречия между предсказаниями концепции адаптивного компромисса и наблюдаемым распределением скоростей эволюции. Заранее должен сказать, что эта попытка не будет вполне успешной, что речь идет не о решении поставленной задачи, а лишь о поисках каких-то подходов к такому решению. Прежде всего отметим, что повышенная трудность изменения высших организмов, предсказываемая концепцией адаптивного компромисса, означает меньшую частоту возникновения у них адаптивных изменений, но ничего не говорит о других параметрах, определяющих скорость эволюции (величина единичного изменения, направленность изменений, влияющая на суммарный эффект ряда единичных изменений, и т. д.). Увеличение масштаба единичного изменения с повышением организации действительно весьма вероятно, поскольку чем более сложна и целостна система, тем менее вероятно для нее поверхностное, частичное изменение, тем скорее изменение будет глубоким, затрагивающим многие стороны ее организации. Однако это может компенсировать снижение частоты изменений и даже привести к увеличению скорости эволюции. А ведь это не единственный механизм, который может избирательно увеличивать скорость эволюции высших групп организмов. Другим таким фактором является, по-видимому, направленность изменений, своего рода ортогенетический эффект, повышающий кумулятивный эффект ряда последовательных изменений. Действительно, при ненаправленном, хаотическом характере внешних изменений, благоприятствующем броуновской эволюции, случайный возврат условий в состояние, близкое к существовавшему ранее, будет воспринят как таковой лишь организмами, которые за время, разделяющее эти сходные условия, изменились поверхностно, неглубоко. При более глубоком, целостном преобразовании организации возврат к объективно прежней ситуации измененная система субъективно воспримет как совершенно новую ситуацию, требующую соответствующих, т. е. новых, адаптаций. В результате эволюция высших форм жизни будет включать меньший броуновский компонент по сравнению с низшими, что должно увеличивать эффект суммы последовательных изменений за длительное время.

Существенно также, что напряженность компромисса, затрудняющая его перестройку, определяется не только внутренними факторами (степенью взаимовлияния систем обеспечения различных функций), о чем шла речь выше. Не менее важны жесткость и особенно всесторонность внешнего (средового и преимущественно ценотического) контроля над адаптивностью системы, определяющие возможность изменения одних ее подсистем ценой снижения адаптивности других. Правда, наше неумение сравнивать уровень внешнего контроля у разных групп исключает на современном этапе возможность прямо оценить его влияние на распределение темпов эволюции. Поэтому нам остаются только обходные пути, например, сравнение общей устойчивости разных организмов и их групп к изменениям условий, так как эволюционирующая система воспринимает эти изменения именно как изменения контроля над адаптивностью отдельных функций. Однако этот путь также не слишком продуктивен.

Мы можем, например, попытаться сравнить характер индивидуальной и популяционной устойчивости в группах разного эволюционного уровня. Индивидуальная устойчивость тесно связана с автономизацией организма от среды и поэтому растет с повышением уровня организации. Казалось бы, это должно вести к повышению и эволюционной устойчивости, т. е. к замедлению эволюции высших форм, но дело в том, что автономизация весьма энергоемка, поскольку требует более тонкой и быстрой оценки состояния среды, без которой невозможны упреждающие реакции на неблагоприятные изменения. Это ведет к повышению зависимости от источников пищи; как пишет С. А. Северцов, «крокодилы в зоологическом саду довольствовались 36 г мяса в день. Близким по весу пантерам и леопардам дают 3,5—4 кг мяса в день» (1941, с. 288). Механизмы автономизации рассчитаны на нормальные, привычные для вида изменения условий, они оппортунистичны, как все адаптации, и их совершенство, достигаемое ценой повышенной потребности в энергии, отнюдь не гарантирует более высокой эволюционной устойчивости к новым для вида условиям.

Популяционная устойчивость определяется избыточной (резервной) плотностью популяции, вызывающей повышение смертности и (или) снижение плодовитости по зависимым от плотности факторам, влияющим на численность популяции (Van Valen, 1976). Популяционная устойчивость универсальна, поскольку снижение избыточной плотности одинаково компенсирует снижение средней выживаемости независимо от того, чем вызвано это снижение. Однако она ограничена и способна противостоять только такому снижению выживаемости, которое может быть компенсировано снижением смертности и ростом плодовитости по зависимым от плотности факторам в ответ на снижение плотности популяции, на «срабатывание» избыточной плотности. Поэтому для нашей проблемы наиболее важно, имеется ли корреляция между этой величиной и уровнем организации. Прямое численное сравнение избыточной плотности, скажем, у бактерий и млекопитающих кажется рискованным, и мы снова выберем обходной путь анализа факторов, влияющих на эту плотность и одновременно зависящих от эволюционного уровня. Объем избыточной плотности в целом определяется положением порогов устойчивой плотности, нижнего, за которым популяция вымирает из-за слабости необходимого для выживания взаимодействия особей, и верхнего, превышение которого невозможно из-за ограниченности ресурсов. Нижний порог возникает (или повышается), например, с появлением полового процесса, точнее, связан с необходимостью встречи двух особей, причем не любых двух, для успешного размножения. Сходный эффект дают и адаптации кондиционирования среды (ее изменения в благоприятном направлении деятельностью группы особей).

Первый фактор явственно (хотя и не жестко) связан с высотой организации (партеногенез и бесполое размножение наблюдаются и в довольно продвинутых группах организмов), для второго такая связь не очевидна, но допустима, поскольку высокая организация благоприятствует развитию более эффективных форм взаимодействия. В целом можно предположить, что повышение организации сопряжено с определенным повышением нижнего порога устойчивой плотности популяции и, следовательно, некоторым снижением устойчивости к неблагоприятным воздействиям.

Верхний порог устойчивой плотности в конечном счете определяется величиной перехватываемого популяцией потока энергии и зависит от энергетических потребностей особи (поскольку обсуждавшиеся выше факторы, влияющие на нижний порог устойчивой плотности, зависят от плотности особей, а не биомассы, то и здесь приходится оперировать тем же показателем). Энергетические же потребности особи явно растут с повышением организации, во-первых, за счет дополнительных затрат на автономизацию, во-вторых, из-за более крупных в среднем размеров высших организмов. Рост энергозатрат особи с повышением уровня ее организации и соответствующее снижение верхнего порога устойчивой плотности должны быть относительно быстрыми, вероятно, более быстрыми, чем повышение нижнего порога, поэтому эволюционное значение этого фактора (снижение устойчивости высших форм к внешним изменениям) должно быть особенно большим.

Существует также механизм связи между уровнем организации и устойчивостью к изменениям условий, который трудно интерпретировать как частный случай влияния индивидуальной или популяционной устойчивости.

Устойчивость в изменяющихся условиях в немалой степени зависит от того, насколько организмы способны найти в новой среде мало изменившиеся островки, убежища и удержаться в них. Отчасти это определяется расселительными способностями организмов, связь которых с высотой организации, если и существует, вряд ли очень велика, отчасти их размерами (там, где мелкие формы могут найти себе мало изменившиеся микробiotопы, крупные часто оказываются вынужденными измениться или вымереть). Поскольку размеры определены, хотя и не строго, связаны с высотой организации (малые размеры ограничивают возможность усложнения, а крупные требуют какой-то минимальной сложности хотя бы для жизнеобеспечения и координации действий удаленных частей организма), этот фактор также должен снижать эволюционную устойчивость высших форм жизни.

Перечисленными выше факторами вряд ли исчерпывается все разнообразие связей между высотой организации и устойчивостью, определяющей темпы эволюции. Однако другие механизмы не столь очевидны. Нам удалось обнаружить один фактор, который, если концепция адаптивного компромисса верна, должен снижать темпы эволюции выс-

ших форм жизни (трудность изменения сложной сбалансированной системы), и несколько факторов, действующих в противоположном направлении. Это увеличение масштаба разового изменения и сильнее выраженная направленность эволюции более высших форм жизни, и снижение их эволюционной устойчивости, обусловленное сближением порогов устойчивой плотности (из-за полового размножения и дополнительных энергозатрат на автономизацию и рост размеров особи) и связью между размерами особи и доступностью убежищ при общем изменении обстановки. Теперь хотелось бы получить из независимых источников данные о фактической эффективности этих факторов, чтобы оценить их относительное значение и интегральный эффект. Только тогда мы получим возможность судить о том, насколько правдоподобно наше объяснение парадокса скоростей эволюции: действительно ли совокупность этих факторов обеспечивает ускорение эволюции эволюционно продвинутых групп организмов. Эти же данные позволили бы нам проверить предсказания гипотезы адаптивного компромисса о существовании факторов, выше охарактеризованных как внутренние (первые два из перечисленных в этом абзаце).

К сожалению, реальные возможности такой проверки невелики. Многочисленные и одновременно заслуживающие доверия данные об эволюционной устойчивости дают нам, по-видимому, только палеонтологические наблюдения, именно сравнение темпов вымирания и изменения систематического состава групп с разными характеристиками. Проведенное выше сравнение таких темпов у высших и низших организмов в этом плане бесполезно, так как его результаты как раз и требуют объяснения. Напряженность компромисса, которую мы связываем со сложностью и высотой организации, должна оказывать на эволюционный процесс столь сложное и разностороннее влияние, что вычленив его компоненты таким методом невозможно, а прямые подходы к разделению эффектов трудности изменения организации, масштаба и направленности единичных изменений пока не ясны. Поэтому возможность ответа на актуальный вопрос о том, верны ли упомянутые предсказания выдвинутой гипотезы, представляется весьма проблематичной.

Больше оптимизма внушает перспектива анализа тех факторов, которые связаны со сложностью организаций и одновременно предполагаются влияющими на темпы эволюции, в частности половое размножение и размеры особи. Мы можем сравнить, например, темпы эволюции у близких по уровню организации (лучше всего просто таксономически близких) обоеполых и бесполовых либо партеногенетических групп, равно как и групп, различающихся средними размерами, но и здесь остаются определенные трудности. Сравнивая группы по типу размножения, мы вынуждены сопоставлять обоеполые формы с вторично утратившими это свойство партеногенетиками и бесполовыми организмами, поскольку группы, первично лишённые нормального двуполого размножения (в основном это прокариоты), слишком сильно отличаются от двуполовых по уровню организации. Нам же наиболее важно оценить эффект приобретения двуполости, а не его утраты, поскольку между первично и вторично лишёнными двуполости группами могут оказаться какие-то различия в интересующем нас аспекте.

В случае сравнения групп, различающихся размерами особей, сложным оказывается разделить влияние размеров на эволюционную устойчивость через снижение верхнего порога устойчивой плотности популяции и через снижение доступности рефугиев (не изменившихся биотопов) при изменениях внешней среды. Здесь возможны обходные пути — сравнение темпов эволюции групп, различающихся либо миграционными способностями, облегчающими поиск рефугиев, либо порогами устойчивой плотности, а в основном сходными между собой.

Фактические данные, необходимые для решения поставленных вопросов, собраны лишь в ограниченной степени. Данные табл. 1 и 2 позволяют увидеть, что средние темпы вымирания и обновления систематического состава у крупных млекопитающих заметно выше, чем у мелких. Существенно также, что в течение плейстоценовых перестроек биоты средних и высоких широт северного полушария состав млекопитающих, как известно, менялся резко и неоднократно, тогда как из 2000 видов насекомых, известных для тех же условий, вымершими считаются лишь около 30, а может быть и меньше (Назаров, 1984).

Влияние расселительных способностей на эволюционную устойчивость также подтверждают данные таблиц, свидетельствующие, что среди теплокровных аномально низ-

кими темпами эволюции обладали рукокрылые и летающие птицы. Все это позволяет сделать вывод о том, что увеличение размеров особи действительно снижает эволюционную устойчивость и что уменьшение доступности рефугиев для крупных организмов должно играть в этом заметную роль. Другие необходимые группы данных еще предстоит собрать, поэтому предположения об эволюционной роли факторов, сближающих пороги устойчивой плотности популяций, включая влияние полового размножения и размеров особи на эти пороги, приходится оставить пока без прямого подтверждения.

В итоге анализ возможных причин аномально быстрой эволюции высших организмов показал, что некоторые из выдвинутых предположений хорошо согласуются с фактами. Некоторые другие предположения могут быть проверены в дальнейшем, способы прямой проверки третьих пока вообще не ясны, но в целом, хотя поставленная задача еще далека от разрешения, все же намечены реальные пути продвижения к цели. При этом весьма существенно, что нам пока не удалось вывести из концепции адаптивного компромисса таких следствий и предсказаний, которые входили бы в противоречие с фактическим материалом, насколько этот материал известен автору.

В заключение хочу выразить глубокую благодарность моим коллегам (В. В. Жерихину, А. Г. Пономаренко, А. С. Раутиану, М. А. Шишкину, Палеонтологический институт АН СССР; А. Г. Креславскому, А. В. Михееву, кафедра дарвинизма МГУ; С. П. Расницыну, Институт медицинской паразитологии и тропической медицины), чьи советы и критика сделали возможным написание этой работы. П. Г. Данильченко, В. В. Жерихину, Е. Н. Курочкину и Е. К. Сычевской (Палеонтологический институт АН СССР) я обязан предоставлением материалов для расчетов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристотель. Биомедгиз. 1937. 220 с.
- Беляев Д. К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. С. 76—84.
- Берман Э. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Парамонов А. А., Полянский Ю. И. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. 490 с.
- Божиц С. П. О вымирании видов (попытка математического анализа) // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32. С. 45—55.
- Вейсман А. Лекции по эволюционной теории. М.: Изд-во М. и С. Сабашниковых, 1905. Т. 1. 505 с.
- Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы у грызунов и принцип компенсации функций // Докл. АН СССР. 1961. Т. 136, № 6. С. 1494—1497.
- Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций // Зоол. журн. 1963. Т. 48, вып. 9. С. 1289—1305.
- Гладенков Ю. Б. Морской верхний кайнозой северных районов. М.: Наука, 1978. 194 с. (Тр. ГИН АН СССР; Т. 313).
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 480 с.
- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Северцов А. С., Соломатин В. М. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 194 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // Сочинения. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3. С. 270—678.
- Деятельность межсекционного семинара по проблемам эволюции с октября 1965 г. по апрель 1966 г. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. вып. 4. С. 136—138.
- Жерихин В. В., Расницын А. П. Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77—81.
- Иванова Л. С. Сравнительное изучение партеногенетических долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР. 1978. 18 с.
- Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 270 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Кайданов Л. З. Анализ действия полового отбора в популяциях кур // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27, № 1. С. 71—79.
- Красилов В. А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики: Материалы симпозиума. Владивосток, 1969. С. 12—30.
- Лобшицев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Мамкаев Ю. В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии, 1968. Т. 29, № 1. С. 48—56.
- Макро- и микроэволюция. Тарту, 1980. 236 с.
- Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 272 с.
- Назаров В. И. Реконструкция ландшафтов северо-востока Белоруссии в антропогене по палеонтологическим данным. М.: Наука, 1983. 96 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 205).

- Невеская Л. А., Скарлато О. А., Старобогатов Я. И., Эберзин А. Г. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. 1971. № 2. С. 3—20.
- Основы палеонтологии. М.: Госгеолтехиздат, 1959—1964.
- Полянский В. И. О виде низших водорослей // Комаровские чтения. М.; Л.; Изд-во АН СССР. 1956. 73 с.
- Полянский Ю. И. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших // Вестн. ЛГУ. 1957. № 21. С. 45—64.
- Поплер К. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983. 606 с.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 196 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 123).
- Расницын А. П. О таксономическом анализе и некоторых других таксономических методах // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 23, № 1. С. 60—76.
- Расницын А. П. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. 1986. № 1. С. 3—7.
- Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981. 318.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Татаршинов Л. П. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. 1983. № 12. С. 40—49.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.; 2-е изд. 1977. 302 с.
- Шапошников Г. Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidodea) в процессе естественного отбора (экспериментальное исследование) // Энтомол. обозр. 1961. Т. 40, № 4. С. 739—762.
- Шапошников Г. Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. обозр. 1965. Т. 44, № 1. С. 3—25.
- Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомол. обозр. 1966. Т. 45, № 1. С. 3—35.
- Шапошников Г. Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 1. С. 15—33.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984. Т. 15, № 2. С. 115—136.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 494 с.
- Шмальгаузен И. И. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 384 с.
- Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с.
- Эшби У. Р. Конструкция мозга. М.: Изд-во иностр. лит. 1962. 398 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1976. 336 с.; 2-е изд. 1981. 344 с.
- Carson H. L. T. The genetics of speciation at the diploid level // Amer. Natur. 1975. Vol. 109. P. 83—92.
- Dobzhansky Th. Species of *Drosophila* // Science. 1972. Vol. 177. P. 664—669.
- Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism // Models in Paleobiology / Ed. T. J. M. Schopf. San Francisco: Freeman, 1972. P. 82—115.
- Gould S. J. Hen's teeth and horse's toes. N. Y.: L. Norton, 1983. 413 p.
- Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. P. 115—151.
- Gressitt J. L. Evolution of endemic Hawaiian cerambycid beetles // Pacif. Insects. 1978. Vol. 18. P. 137—167.
- Hardy D. E. Diptera: Cyclorhapha II. Ser. Schizophora. Sect. Acalyptrata I: Family Drosophilidae // Insects of Hawaii / Ed. E. C. Zimmermann. Honolulu: Univ. Hawaii press, 1965. Vol. 12. 814 p.
- Juvik J. O., Austring A. N. The Hawaiian avifauna? biogeographic theory in evolutionary time // J. Biogeogr. 1979. Vol. 6. P. 205—224.
- Kurten B. Pleistocene Mammals of Europe. Chicago: Aldine, 1968. 317 p.
- Poljansky G. I. Some aspects of the species in asexually reproducing Protozoa // Protozoology. 1977. Vol. 3. P. 17—23.
- Raup D. M. Cohors analysis of generic survivorship // Paleobiology. 1978. Vol. 4. P. 1—15.
- Rotondo G. M., Springer V. G., Scott G. A. J., Schlanger S. O. Plate movement and island integration — a possible mechanism in the formation of endemic biotas, with special reference to the Hawaiian Islands // Syst. Zool. 1981. Vol. 30. P. 12—21.
- Schram F. R. Method and madness in phylogeny // Crustacean Phylogeny / Ed. F. R. Schram. Rotterdam: Balkema, 1983. P. 331—350.
- Stanley S. M. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1975. Vol. 72. P. 646—650.
- Stanley S. M. Chronospecies longevities, the origin of genera, and the punctation model of evolution // Paleobiology. 1978. Vol. 4. P. 26—40.
- Tash P. Branchiopoda // Treatise on Invertebrate Paleontology, Arthropoda 4. 1969. Vol. 1. Pt. R. P. 128—191.
- Templeton A. R. Once again, why 300 species of Hawaiian *Drosophila* // Evolution. 1979. Vol. 33. N 1. Pt. 2. P. 513—517.

- Treatise of Invertebrate Paleontology. Bivalvia. 1969. 952 p. (Geol. Amer. Inc. and Univ. Kans.; Vol. 1/2, pt. N).
- Tuxen S. L. Art- und Gattungsmerkmal bei den Proturen // Entomol. medd., 1963. Bd. 32. S. 84—98.
- Tuxen S. L. Australian Protura, their phylogeny and zoogeography // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionforsch. 1967. Bd. 5, H. 1/2. S. 1—53.
- Van Valen L. A new evolutionary law // Evol. Theory. 1973. Vol. 1. P. 1—30.
- Van Valen L. Two modes of evolution // Nature. 1974. Vol. 259, N 5481. P. 298—300.
- Van Valen L. Energy and evolution // Evol. Theory. 1976. Vol. 1, N 7. P. 179—229.

УДК 575.83

КРИТЕРИИ И УСЛОВИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ АРОМОРФНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

А. С. Северцов

Кафедра дарвинизма МГУ

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Понятие уровня организации в отличие от современной системной трактовки первоначально (со времен Аристотеля) применялось к организму; под более высоким уровнем организации понимали более сложное строение, более высокую дифференцированность его частей.

Термин «ароморфоз» введен А. Н. Северцовым в 1914 г. (1967) для обозначения как тех признаков, которые характеризуют более высокий уровень организации, так и направления эволюции, приводящего к формированию этих признаков. Ароморфоз, согласно А. Н. Северцову, один из четырех выделенных им путей достижения биологического прогресса или, что то же самое, одно из главных направлений эволюции. И. И. Шмальгаузен (1939, 1969) сохранил подход Северцова к концепции биологического прогресса, однако вывел ценогенез из состава главных направлений эволюции, показав, что часть провизорных приспособлений интерпретируется как ароморфозы, а часть — как идиоадаптации (Матвеев, 1967). Понятие же идиоадаптации он дифференцировал на алломорфоз (преобразование организации без ее повышения или упрощения) и специализацию (выработку узких, односторонних приспособлений).

В результате претерпело переопределение и само понятие ароморфоза. А. Н. Северцов подчеркивал, что ароморфоз — это прежде всего усложнение организации, хотя у него и содержится указание на то, что ароморфоз — это универсальное приспособление. С. А. Северцов (1936) и И. И. Шмальгаузен (1939), оценивая главные направления эволюции с точки зрения адаптивного значения наблюдаемых преобразований, показали, что ароморфоз независимо от степени перестройки организации потомков по сравнению с предками — это приспособление широкого значения. Алломорфоз, по Шмальгаузену, — приспособление к диапазону внешних условий не более широкому, чем у предков, а специализация — узкое приспособление — адаптация к условиям среды менее сложным, чем у предков. Вместе с тем Шмальгаузен специально подчеркнул, что, поскольку эволюция всегда связана с преобразованиями организации, термин ароморфоз наиболее адекватно отражает суть явления.

В отечественной литературе по предложению Тахтаджана (1966) получил некоторое распространение термин «арогенез» (равно: алломорфоз — аллогенез, теломорфоз — телогенез и т. д. см.: Завадский, 1968). Строго говоря, следовало бы различать арогенез как направление эволюции и ароморфоз как преобразование организации, характеризующее это направление. Однако в данной статье вслед за Шмальгаузеном принят единый термин — ароморфоз, так как разделение направления эволюции как такового и свойственных этому направлению преобразований организации в значительной степени условно, а окончание «морфоз» приоритетно.

Подразделение направлений эволюции как эволюции «по вертикали», ведущей к повышению уровня организации, и эволюции «по горизонтали» независимо от отечественной эволюционной школы было развито Реншем (Rensch, 1959) и затем Хаксли (Huxley, 1942, 1957). Повышение уровня организации было названо анагенезом, а эволюция «по горизонтали» — кладогенезом. В отечественной литературе некоторое распространение получил лишь второй термин, в этой трактовке более или менее соответствующий термину идиоадаптация.

КРИТЕРИИ АРОМОРФОЗА

Поскольку по степени усложнения или преобразования организации, равно как и по степени универсальности, любые приспособления можно выстроить в непрерывный ряд от самых крупных и важных, таких, как возникновение хорды и свойственного хордовым плана строения, до самых частных, таких, как возникновение той или иной покровительственной окраски или внутривидовых особенностей сигнализации, вопрос о критериях ароморфоza представляется чрезвычайно важным.

Исходя из представлений об ароморфоze как приспособлении, позволяющем организмам существовать в условиях более сложных, чем их предки, можно попытаться уточнить эколого-морфологическую трактовку ароморфоza при помощи введенного Симпсоном (1948) представления об адаптивной зоне эволюции таксона. С этих позиций ароморфоza — это происходящее в ходе филогенеза адаптивное преобразование организации, которое позволяет потомкам занять адаптивную зону, более широкую, чем у предков; алломорфоza — это эволюция в пределах адаптивной зоны предков, или смена анцестральной адаптивной зоны на равноценную, а специализация — сужение адаптивной зоны предков (Северцов, 1972б, 1981). К сходным выводам пришли Завадский и Жердев (1971).

Такой подход ведет к дальнейшему изменению смысла понятия ароморфоza: он не учитывает усложнения организации так такового, хотя, естественно, расширение адаптивной зоны, как правило, связано с усложнением организации. Исключение критерия усложнения организации из характеристики ароморфоza хорошо согласуется с распространяющимся в последние десятилетия представлением об ароморфозах разной «величины». Уже Шмальгаузен (1939, 1969) различал более и менее крупные ароморфозы. Этот подход получил широкую поддержку (Гептнер, 1965; Матвеев, 1967; Завадский 1968; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Шварц, 1969; Полянский, 1970; Завадский, Жердев, 1971; Иорданский, 1977).

Таксономический ранг дочерней систематической группы не может служить критерием ароморфоza. Он устанавливается по очень сложному набору параметров, характеризующих степень обособленности данной группы от соседних. Эти параметры отнюдь не связаны ни с шириной адаптаций, ни с уровнем организации. Равно трудно судить об ароморфности и по сложности (степени) перестройки организации: представление о более или менее крупных ароморфозах подразумевает и более или менее крупные перестройки организации и тем самым стирает по этому признаку грань между ароморфозом и алломорфозом, т. е. превращается в критерий примитивности — продвинутость форм в данном сравнительном ряду. Известно, что глубина преобразований организации зависит от продолжительности и темпов филогенеза, степени дивергенции и многих других параметров. Наглядный пример неприменимости критерия уровня организации для характеристики ароморфоza дают двоякодышащие рыбы (см. далее).

Таким образом, лишь оценка преобразований организации с точки зрения широты (расширения) адаптивной зоны, которую эти преобразования позволяют занять потомкам по сравнению с предками, позволяет судить о направлении эволюции данного таксона. Предлагаемый критерий позволяет учитывать наличие и более и менее крупных ароморфозов. Например, адаптивной зоной эволюции кистеперых рыб — ближайших предков наземных позвоночных — были мелководные, бедные кислородом, возможно, пересыхающие водоемы (Romer, 1958; Шмальгаузен, 1960, 1964). Rhipidistia — подстерегающие хищники — занимали в них концевые звенья цепей питания. Охотились они на любую доступную им добычу, в том числе, возможно, и на молодь других кистеперых.

Судя по всему, пищевая конкуренция среди Rhipidistia была довольно острой (Северцов, 1978). Таким образом, адаптивная зона предков наземных позвоночных была достаточно узкой, по своим биогеоэкологическим характеристикам она была близка к адаптивной зоне современных двоякодышащих и многоперых, а по кормовой базе, видимо, еще уже. Древнейшие наземные позвоночные — Ichthyostegidae — сохранили ту же среду обитания и исходный способ питания (Шмальгаузен, 1964), но в дополнение приобрели способность находиться на суше. Видимо, это в полной мере относится и к другим древнейшим Tetrapoda, составлявшим фауну уреза воды (Северцов, 1978, 1980a) Иными словами, древнейшие амфибии, как и их раннекарбонные потомки, полностью сохранили приспособленность в исходной для них адаптивной зоне, но в дополнение приобрели способность жить и питаться вне воды. Таким образом, в процессе возникновения наземных позвоночных произошло расширение адаптивной зоны предков — Rhipidistia, а не смена зон.

Косвенно этот вывод подтверждается большим количеством филогенетических ветвей стегоцефалов, которые вели вторично-водный образ жизни, а также тем, что даже современные амфибии после метаморфоза способны жить и питаться в воде. Расширение адаптивной зоны привело к повышению конкурентоспособности амфибий по сравнению с их предками, о чем свидетельствует параллелизм в эволюции поздних кистеперых и стегоцефалов (Воробьева, 1977), окончившийся вымиранием Rhipidistia, не выдержавших конкуренции со своими потомками.

Таким образом, критерий расширения адаптивной зоны действительно характеризует ароморфоз. Недостатком этого критерия является возможность его применения а posteriori, лишь после того, как расширение адаптивной зоны уже произошло. Дело в том, что процесс смены зон и процесс расширения зоны на начальных своих этапах очень сходны. И в том и в другом случае происходит выработка адаптаций к новым условиям среды и урата хотя бы части адаптаций к условиям исходной адаптивной зоны. Другими словами, расширение адаптивной зоны не сводится только к ароморфным преобразованиям организации. Так, становление млекопитающих не исчерпывалось формированием гомойотермии и становление членистоногих — централизацией нервных ганглиев. Поэтому в дополнение к критерию расширения адаптивной зоны необходим критерий, позволяющий различать ароморфные и неароморфные преобразования организации в процессе расширения адаптивной зоны.

Широкая адаптивная зона ароморфного таксона складывается, как было показано выше, из двух частей — анцестральной и вновь приобретенной потомками. Для амфибий это соответственно вода и суша. В качестве ароморфозов выступают признаки, которые адаптивны в обеих частях адаптивной зоны. Такой подход позволяет при внимательном морфофункциональном анализе отличать ароморфозы от алломорфозов и черт специализации в процессе расширения зоны или, что то же самое, показать, что при смене зон не формируются признаки, адаптивные и в исходной, и в осваиваемой адаптивной зонах. Так, возникновение гомойотермии явилось для птиц ароморфозом — этот признак адаптивен при любом способе существования птиц в их более широкой (по сравнению с рептилиями) адаптивной зоне. В то же время превращение передних конечностей в крылья — приспособление, сделавшее птиц птицами, должно рассматриваться в качестве алломорфоза. При наземном образе жизни, т. е. в той части адаптивной зоны птиц, которую занимали их рептилийные предки, крылья не адаптивны. Они редуцируются у большинства хорошо бегающих птиц.

Выход позвоночных на сушу сопровождался преобразованием главным образом четырех морфофункциональных систем: локомоции, ориентации (органов чувств), питания и дыхания. Преобразования локомоторной системы связаны были с необходимостью передвижения по субстрату при условии возрастания веса тела животного в воздушной среде. Эти преобразования выразились прежде всего в формировании ходильных конечностей, укреплении поясов конечностей, редукции связи плечевого пояса с черепом, а также в укреплении позвоночника. Преобразования системы захватывания пищи выразились в формировании аутостилии черепа, развитии подвижности головы (чему способствовала редукция posttemporale), а также в развитии подвижного языка, обеспечивавшего транспортировку пищи внутри ротовой полости. Наиболее сложные перестройки были связаны с приспособлением к дыханию воздухом. Они выразились прежде всего в раз-

витии легких, малого круга кровообращения и трехкамерного сердца. Из менее значительных изменений этой системы следует отметить редукцию жаберных щелей и разобщение пищеварительного и дыхательного трактов — развитие хоан и гортанной щели.

Весь круг приспособлений, связанных с использованием воздуха для дыхания, развился у кистеперых рыб или их предков в воде (Шмальгаузен, 1964). Дыхание вне воды повлекло за собой лишь редукцию жабр и оперкулярного аппарата. Эта редукция была связана с высвобождением *hyomandibulare* и превращением его в *stapes* — с развитием системы ориентации и с развитием подвижности языка. Преобразования системы ориентации выразились в формировании среднего уха, редукции сейсмочувствительной системы и в приспособлении зрения и обоняния к функционированию вне воды.

Из этого обзора преобразований (подробнее см.: Шмальгаузен, 1964; Лебедника, 1964, 1968а, б; Медведева, 1975; Северцов, 1964, 1972а, 1978, 1980б; Регель, 1964, 1968; Шишкин, 1970) видно, что все они теснейшим образом между собой связаны. Однако пятипалые ходильные конечности редуцировались во многих ветвях филогенеза низших наземных позвоночных (*Aistopoda*, часть *Embolomeri*, *Nectridia*, *Apoda*). Этот признак адаптивен лишь в «сухопутной» части адаптивной зоны и должен рассматриваться как алломорфоз. Напротив, окостенение позвоночника и развитие зигапофизов выгодно при любом способе локомоции в водной и в наземно-воздушной среде и может рассматриваться как ароморфоз. Точно так же аутостилия черепа адаптивна при питании в обеих средах.

Система преобразования организации, связанная с дыханием воздухом и включающая развитие малого круга кровообращения, трехкамерного сердца и легких, развивалась еще у *Rhipidistia* и, видимо параллельно, у *Dipnoi*. Согласно Шмальгаузену (1964), легкие возникли в процессе формирования костных рыб. Трехкамерность сердца, малый круг кровообращения и хоаны возникли параллельно у двоякодышащих и рипидистий (целаканты этими признаками не обладают). Следовательно, весь этот комплекс преобразований адаптивен в обеих частях адаптивной зоны. На суше легкие, но не малый круг кровообращения, редуцируются у ряда специализированных видов разных семейств хвостатых амфибий, что связано, с одной стороны, с обитанием этих видов во влажных биотопах, где редукция легких компенсируется кожным дыханием, а с другой стороны, с развитием механизма выбрасывания языка — пищевой специализацией (Северцов, 1972а). Таким образом, весь круг преобразований, связанных с дыханием газообразным кислородом, следует рассматривать как ароморфоз. Редукцию жаберного дыхания, не только не эффективного, но и вредного вне воды (Северцов, 1972б), следует отнести к алломорфным преобразованиям организации.

Анализ ароморфности и (или) не ароморфности преобразований организации в ходе расширения адаптивной зоны, по-видимому, позволяет избежать оценки ароморфоза *a posteriori*, но он связан с морфофункциональным (эколоморфологическим Юдин, 1970, 1974) анализом, который часто трудоемок и не всегда однозначен. При оценке *a posteriori* дополнительным критерием ароморфности может служить сохранение ароморфных признаков в ходе дальнейшего филогенеза. Еще А. Н. Северцов (1967) отмечал, что ароморфозы оказываются признаками, очень стойкими в ходе дальнейшего филогенеза. Эта устойчивость объясняется именно тем, что ароморфозы адаптивны в обеих частях адаптивной зоны и сохраняются как минимум до тех пор, пока таксон эволюционирует в этой зоне. Лишь связанное со специализацией вторичное сужение адаптивной зоны может повлечь за собой утрату ароморфозов (редукция легких у ряда хвостатых амфибий). Наиболее ярко выражена утрата ароморфозов при гипоморфной специализации — общей дегенерации по А. Н. Северцову.

Рассматривая вышеописанные преобразования с позиций сохранения ароморфозов, можно сказать, что формирование среднего уха, в частности *stapes*, формирование подвижного языка, формирование «сухопутного» органа обоняния являются ароморфными преобразованиями.

Таким образом, основываясь на трактовке ароморфного направления эволюции как расширения адаптивной зоны предков, можно выделить три основных критерия ароморфоза.

1. Сам факт большей широты адаптивной зоны потомков по сравнению с предками.

Следует лишь подчеркнуть, что широта адаптивной зоны понимается как разнообразие экологических факторов, к которым адаптивна организация особей (и их групп) данного таксона, а не численность или таксономический ранг.

2. Адаптивность признаков, определяющих существование в более широкой адаптивной зоне по отношению к обеим ее частям, адаптивной зоне анцестрального таксона и вновь приобретенной в ходе ароморфоза. При таком подходе остается открытым вопрос о возможности не расширения, а смены более узкой зоны анцестрального таксона. Не располагая соответствующим материалом, позволяющим строго показать именно смену более узкой зоны на более широкую¹, этот вопрос приходится оставить открытым для дальнейшего изучения.

3. Продолжительность сохранения ароморфных признаков в ходе дальнейшего филогенеза, обусловленная биологическим прогрессом группы в новой, более широкой адаптивной зоне. Этот критерий, так же как и первый, может применяться лишь *a posteriori*.

ТЕМПЫ АРОМОРФНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

А. Н. Северцов (1967) считал, что не только ароморфоз переходит в идиоадаптацию, но и идиоадаптация служит исходным материалом для ароморфной эволюции. Близких взглядов придерживался И. И. Шмальгаузен (1939), считавший, что ароморфоз может возникать на основе алломорфоза. Вместе с тем Шмальгаузен подчеркивал, что ароморфоз возникает как частное приспособление под влиянием строгой избирательной элиминации в колеблющихся условиях среды, на фоне ослабления внутривидовой конкуренции. Такая экологическая ситуация определяет возникновение специфического направления отбора на «высшую организацию», т. е. на «жизнеспособность в разнообразных условиях». Это направление отбора приводит к выработке приспособлений, перекрывающих весь спектр элиминирующих факторов среды. В современных терминах это означает, что ароморфозы — адаптации, соответствующие крайним значениям к-стратегии, должны формироваться при крайних значениях г-стратегии отбора (Пианка, 1981).

Интенсивность элиминации, согласно Шмальгаузену, обуславливает высокую скорость эволюции и малочисленность группы, идущей по пути ароморфоза. С этими представлениями Шмальгаузена вполне согласуется концепция квантовой эволюции (Симпсон, 1948), согласно которой переход через неадаптивную зону в процессе смены адаптивных зон характеризуется ускорением темпов эволюции группы и ее малочисленностью.

Однако следует подчеркнуть, что вышеизложенные представления о темпах ароморфной эволюции противоречат разработанной Плате (Plate, 1910), А. Н. Северцовым (1939) и Шмальгаузенем (1939, 1969) теории координаций (филетических корреляций). Ароморфоз представляет собой очень глубокую перестройку организации, причем все ароморфные и неароморфные преобразования на пути расширения адаптивной зоны должны быть координированы между собой. Необходимость координации многих вновь возникающих в процессе ароморфоза признаков, пожалуй, наиболее наглядно показана Татариновым (1976) на примере эволюции териодонтов и возникновения млекопитающих. В процессе становления только структуры головы млекопитающих возникли, скоординировались и сопряженно эволюировали по меньшей мере семь признаков, причем этот процесс продолжался с конца средней перми и до конца триаса. Шилов (1968) подчеркнул необходимость координации многих признаков в процессе становления гомойотермии у млекопитающих, которые, естественно, должны были быть связаны и с вышеупомянутыми преобразованиями головы, и с системой размножения, и с многими другими преобразованиями. Полянский (1970) отмечал координированность ароморфных преобразований в эволюции простейших. Таким образом, координация — несомненно необходимое условие формирования ароморфозов, а сложность координации многих глубоких преобразований организации обуславливает медленность ароморфной эволюции.

Окостенение позвоночника происходило во всех ветвях эволюции костных рыб. Кост-

¹ Вопрос об относительной широте двух независимых адаптивных зон крайне труден для объективной оценки.

ные верхние и нижние дуги позвонков появились, видимо, в процессе возникновения самих Osteichthyes. Костные тела позвонков по всей вероятности преформировались в филогенезе хрящевыми кольцами, замещавшимися затем окостенениями. На этой основе и у Amioidei, и у стегоцефалов параллельно возникла диплоспондиллия. О древности формирования тел позвонков свидетельствует обнаружение их у девонских двоякодышащих (Воробьева, Обручев, 1964). У большинства Rhipidistia тела позвонков не обнаружены, что, однако, говорит не об их отсутствии — хрящевые центры не могли сохраняться при фоссиллизации, а о медленности эволюции позвоночного столба. У позднедевонского Eusthenopteron — формы, которую обычно сопоставляют с ихтиостегой, существовали костные гипоцентры, целиком охватывающие хорду, и дорзальные, тоже костные плеврочентры (Jarvik, 1952). У ихтиостеги позвоночник отличался от такового у Eusthenopteron лишь более вертикальным расположением остистых отростков с суставными поверхностями на них. Дальнейшая эволюция позвоночника у наземных позвоночных протекала столь же медленно. Еще у сеймуриоморф сохранялась самостоятельность гипоцентров и плеврочентров. Только лепоспандильный тип формировался, видимо, быстрее, что и порождает трудности в установлении происхождения этой группы.

Формирование аутостилии черепа функционально обусловлено возрастанием нагрузки на челюстной аппарат. Поэтому у перешедших к склерофагии двоякодышащих она сформировалась раньше, чем у предков наземных позвоночных, хотя в филогенезе Rhipidistia — Tetrapoda процесс укрепления челюстей на нейрокране начался, вероятно, очень давно. У рипидистий praemaxillare и maxillare были соединены с костями крыши черепа, а palatoquadratum укреплялся спереди на обонятельной области и посередине двумя связями — медиальной и латеральной. Медиальная связь унаследована рипидистиями от их предков. У самих рипидистий сформировалась лишь латеральная связь — прос. ascendens palatoquadrati — прос. antoticus. У стегоцефалов добавилось последнее — заднее сочленение — прос. oticus, соединивший palatoquadratum с ушной капсулой, в результате чего и высвободилось hyomandibulare. В дальнейшем эволюция укрепления челюстей шла по пути усиления их связи с покровными костями черепа (Лебединка, 1964, 1968а, б).

Использование воздуха для дыхания началось, по-видимому, также с возникновением костных рыб. Согласно Шмальгаузену (1964), именно легкие были предшественниками плавательного пузыря. У Rhipidistia и Tetrapoda легкие сохранили свое первоначальное вентральное относительно пищеварительного канала положение, тогда как у двоякодышащих они сместились дорзально — ближе к центру тяжести рыбы. Строение легких в ряду кистеперых и низших тетрапод почти не менялось. У современных амфибий это все еще ячеистые или гладкостенные (у примитивных Urodella) парные мешки без развитой трахеи. Среди амфибий лишь у Pipidae в связи с вторично-водным образом жизни легкие развивались прогрессивно, приобретая сложное ячеистое строение (de Jongh, 1972).

Легочные артерии и вены среди рыб имеются у Polypterus и Dipnii, но отсутствуют у латимерии. Сердце у двоякодышащих трехкамерное, но у латимерии — двухкамерное. Учитывая раннюю дивергенцию целакантов и рипидистий (Воробьева, Обручев, 1964; Jarvik, 1967), можно предполагать, что малый круг кровообращения и межпредсердная перегородка развились у рипидистий в воде (как и у двоякодышащих) и окончательно сформировались в процессе редукции жаберных дуг на суше. Таким образом, признаки, которые являются у Tetrapoda ароморфозами, имели первоначально значение лишь частных приспособлений в исходной для наземных позвоночных адаптивной зоне рипидистий. Темпы эволюции ароморфозов представляются крайне низкими, и на грани двух сред — воды и суши — не удается обнаружить ускорения эволюции ароморфных адаптаций.

Сказанное, однако, не означает, что в процессе расширения адаптивной зоны не происходит ускорения темпов эволюции группы. Но ускорение происходит по алломорфным признакам, таким, как редукция сейсмоенсорной системы, формирование пятипалой конечности, редукция непарных плавников, исчезновение оперкулярного и жаберного аппаратов и т. п. (Северцов, 1972а). Иными словами, медленность ароморфной эволюции компенсируется более быстрыми темпами алломорфоза. Видимо, быстрая перестройка алломорфных адаптаций породила представление о скачкообразности, т. е. быстрых темпах ароморфоза.

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ КАК ПРИЧИНА АРОМОРФОЗА

Принцип неспециализированности предковых форм (Cope, 1904) до сих пор является общепризнанной характеристикой организации, исходной для возникновения новых таксонов (Шмальгаузен, 1969; Красилов, 1977). Этим, видимо, и обусловлено то, что Шмальгаузен (1939, 1969) согласился с А. Н. Северцовым (1967) в том, что переход к ароморфозу происходит от алломорфной фазы филогенеза. Изложенный комплекс представлений хорошо согласуется с принципом специализаций (Депере, 1921), согласно которому группа, вставшая на путь специализации, может эволюировать только в сторону дальнейшей специализации. Противоречит ему высказанное впервые И. С. Гиляровым (1949) представление о возникновении ароморфозов от специализированных предков. Неоднозначность представлений о роли специализации в возникновении ароморфного филума заставляет более внимательно проанализировать условия, в которых происходит эволюция группы, исходной для ароморфного таксона.

Костные рыбы возникли в силуре в пресноводных водоемах (Romer, 1933) и быстро дивергировали, причем древнейшие лучеперые — Palaeonisci — заняли более глубокие и чистые воды, а Sarcopterygia — более мелководные и бедные кислородом. Поэтому у лучеперых, за исключением Polypteri, занимавших местообитания, сходные с Sarcopterygia, легкие преобразовались в гидростатический орган, у Sarcopterygia продолжали выполнять дыхательную функцию. В ходе дальнейшего филогенеза в начале—середине силура (Воробьева, Обручев, 1964) Sarcopterygia дивергировали на двоякодышащих и кистеперых. Двоякодышащие перешли к склерофагии и отчасти к фитофагии, т. е. получили более или менее стабильную кормовую базу, тогда как кистеперые остались хищниками. Среди кистеперых также очень рано выделились Coelocanthida, эволюировавшие в основном параллельно Palaeonisci, т. е. в более глубоководных водоемах, в связи с чем у них не развились хоаны, малый круг кровообращения и трехкамерное сердце, а легкие преобразовались в гидростатический орган. Это и дало возможность целакантам в перми освоить морские местообитания, избежав вымирания в процессе конкуренции со стегоцефалами. Сами Rhipidistia дивергировали на несколько групп, различавшихся размерами, способом охоты, отношением к солености воды и т. д. (Воробьева, 1962, 1977).

Необходимо отметить, что само вселение Sarcopterygia в мелководные водоемы явилось для них сужением адаптивной зоны по сравнению с адаптивной зоной костных рыб в целом. Дальнейшее сужение адаптивной зоны Rhipidistia было обусловлено возникновением Dipnoi, а затем целакантов, сузивших и кормовую базу этих рыб, и спектр их местообитаний за счет конкуренции. Таким образом, филогенез Rhipidistia — это путь теломорфной специализации, морфологическим выражением которой явились «мясистые плавники», хоаны, подразделение эндокрана на подвижные атмосферноидный и отико-окипитальный блоки, развитие аппарата дыхания атмосферным воздухом.

Специализированность непосредственных предков ароморфных таксонов выявляется для ряда таксонов. Так, непосредственными предками птиц были лазающие и прыгающие с ветки на ветку рептилии, что для рептилий в целом можно рассматривать лишь как ярко выраженную специализацию. Специализированность археоптерикса и его ближайших предков достаточно наглядно иллюстрируется сопоставлением с *Draco volitans*, занимающим в настоящее время экологическую нишу, сходную с таковой предков птиц. И. А. Шилов (1968) отмечал, что предками млекопитающих были специализированные, мелкие позвоночные, питающиеся в подстилке формы. М. С. Гиляров (1949, 1970) показал, что выход членистоногих на сушу происходил через приспособления их к жизни во влажной почве, т. е. через фазу специализации.

Таким образом, ароморфоз возникает на основе специализации предковой группы. Представление о специализации как фазе филогенеза, предшествующей ароморфозу, требует объяснения — оно противоречит принципу неспециализированности предковых форм. Это объяснение должно учитывать и медленность ароморфной эволюции.

Как подчеркивал Шмальгаузен (1939, 1969), специализация представляет собой узкое, одностороннее приспособление. Сужение адаптивной зоны в первую очередь отражается на тех признаках организации, которыми организм адаптируется к условиям этой узкой зоны.

Поэтому органы, определяющие специализацию, эволюируют быстрее, а остальные системы медленнее. В результате возникает мозаичность организации (de Beer, 1952) — сочетание эволюционно продвинутых и эволюционно «отсталых», примитивных признаков. Видимо, это явление лучше называть эволюционной гетерохронией (Тахтаджан, 1946) или гетеробатмией (Тахтаджан, 1960). Гетеробатмия отмечена Шеффером (Schaefer, 1955) для кистеперых рыб, де Бэром (de Beer, 1952) для археоптерикса, Татариновым (1976) для сеймуриаморф и гефиростегид. Как отмечено выше, в процессе становления Tetrapoda ароморфные признаки эволюировали медленно, а неароморфные — более быстро. В полной мере это можно сказать и относительно признаков, интерпретируемых как черты специализации Rhipidistia — развития подвижности этмосфеноидного отдела черепа, развития «мясистоплавниковости», адаптаций разных форм Rhipidistia к тому или иному способу охоты и т. п. (Воробьева, 1962, 1977).

Разная скорость эволюции ароморфных и неароморфных адаптаций на пути специализации предков ароморфного таксона приводит к дискоординации организации особей специализирующегося таксона, что и выражается в мозаичности их организации. Шмальгаузен (1969) специально подчеркивал, что быстрая эволюция на пути гиперморфоза приводит к дискоординации. Очевидно, это свойственно и другим формам специализации. Вместе с тем, как показал Тахтаджан (1946, 1960), гетеробатмия по мере филогенеза постепенно утрачивается — признаки, отставшие в своем развитии, догоняют системы, эволюировавшие более быстро, и координированность организации возрастает. Это наблюдение Тахтаджана хорошо согласуется с представлениями Шмальгаузена о темпах эволюции в процессе специализации. Когда более узкая адаптивная зона оказывается освоенной, темпы эволюции занимающей ее группы постепенно замедляются. Происходит это потому, что при специализации снижается интенсивность межвидовой конкуренции (в чем и состоит адаптивный смысл специализации), но возрастает индивидуальная конкуренция, в результате которой, с одной стороны, элиминируются те особи, признаки которых уклоняются от наиболее адаптивного «стандарта», а с другой стороны, селективное преимущество приобретают те особи, изменчивость признаков которых лежит в русле дальнейшей специализации (правило Депере, 1921), и особи, организация которых оказывается более координированной в данных условиях.

Замедление темпов эволюции специализированных групп вплоть до перехода к персистрированию означает возрастание интенсивности стабилизирующего отбора. Стабилизирующий отбор, в свою очередь, через эволюцию процессов онтогенеза определяет повышение целостности организации (Шмальгаузен, 1969) и формирование координаций.

Возрастание координированности ведет к снижению эволюционной пластичности организации. Число потенциальных направлений ее эволюции, определяемое степенью мультифункциональности органов, само по себе снижающееся в процессе специализации (А. Н. Северцов, 1939; А. С. Северцов, 1980а), еще более сокращается при формировании координационных связей между органами. В результате правило специализации должно выполняться с тем большей вероятностью, чем дальше таксон эволюирует по пути специализации. Иными словами, чем полнее утрачена гетеробатмия, тем меньше вероятность смены или расширения адаптивной зоны.

Отсюда и возникает вопрос: при каких условиях специализация может привести к расширению адаптивной зоны? Дело, видимо, в том, что на ранних этапах специализации, когда система координаций еще не сформировалась, организация таксона сохраняет еще достаточную пластичность для того, чтобы на основе адаптаций в узкой и нестабильной адаптивной зоне произошло расширение этой зоны. Иными словами, при ароморфозе происходит изменение не столько направления эволюции признаков, обеспечивающих расширение зоны, сколько изменение характера их координации и между собой и со всеми другими признаками организации.

Согласно Копу (Cope, 1904), выражением принципа неспециализированности предков является то, что дочерний таксон берет свое начало не от высших (по Копу, высокоспециализированных форм), а от основания исходного таксона — форм неспециализированных. Однако интерпретация специализации как сужения адаптивной зоны, а не степени продвинутости позволяет прийти к выводу, что именно специализация, т. е. попадание ветви адаптивной радиации исходного таксона в узкую, аберрантную адаптивную зону,

обуславливает возможность расширения адаптивной зоны как с точки зрения организации особей анцестрального таксона, так и с точки зрения экологических условий расширения адаптивной зоны.

Морфофизиологический прогресс действительно представляет собой процесс формирования адаптаций, обеспечивающих выживание в более широком диапазоне условий среды, чем это свойственно предковым группам. Видимо, сама медленность и координированность ароморфозов определяет их широкое адаптивное значение, несмотря на то что формируются они как частные адаптации. Поэтому ароморфные приспособления обеспечивают потенциальную возможность расширения адаптивной зоны и выживание в ней в том случае, если расширение произошло. Однако приспособления, которые а posteriori квалифицируются как ароморфные, сами по себе не приводят к расширению адаптивной зоны. Наглядным примером являются двоякодышащие рыбы. Эти животные обладали всеми адаптациями, позволявшими им приспособиться к пребыванию вне воды. У них были: трехкамерное сердце, малый круг кровообращения, легочное дыхание, аутоэтилический череп и мясистые плавники. Несмотря на то что ходильные конечности *Tetrapoda* сформировались из многолучевой структуры парных плавников *Rhipidistia* (Шмальгаузен, 1964), структурных ограничений формированию их у двоякодышащих не было. Тем не менее *Dipnoi* на сушу не вышли, а все те признаки, которые у стегоцефалов следует рассматривать как ароморфозы, у двоякодышащих могут быть интерпретированы лишь как признаки их специализации — адаптации в очень узкой, aberrантной для рыб и нестабильной адаптивной зоне.

Кроме особенностей организации, позволяющих расширить адаптивную зону, должны существовать определенные экологические условия, обуславливающие это расширение. Продолжая сравнение *Dipnoi* и *Rhipidistia*, следует признать, что этим фактором для возникновения *Tetrapoda* явилась пищевая конкуренция. Кистеперые рыбы, особенно их молодь, вынужденные в результате преследования хищниками держаться на мелководьях, близ уреза воды, использовать в пищу и водных беспозвоночных, и беспозвоночных, смываемых с берега, и, наконец, начать адаптироваться к использованию свободной кормовой базы на берегу (А. С. Северцов, 1978а). Естественно, если бы кормовая база на берегу отсутствовала, т. е. адаптивная зона предков наземных позвоночных не была пограничной, не граничила бы со свободной зоной, расширение зоны *Rhipidistia* не произошло бы (А. С. Северцов, 1972а, 1978а), равно этого не произошло бы, если бы кормовая база в воде была достаточно стабильной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из сказанного следует, что ранняя и быстрая специализация исходного таксона в пограничной, а потому узкой и нестабильной адаптивной зоне является условием, при котором ароморфные признаки координируются между собой и с неароморфными признаками таким образом, что обеспечивают расширение адаптивной зоны.

Отсюда следует, что принцип неспециализированности предков нельзя рассматривать как эволюционное правило. Новые таксоны могут возникать и от неспециализированных (алломорфных), и от специализированных предков. Эволюционная пластичность организации, от которой зависит возможность изменения направления эволюции, определяется не только мультифункциональностью (А. Н. Северцов, 1939), но и степенью гетеробатмии. К тому же пластичность организации обусловлена не только ее примитивностью, как это считал Коп (Cope, 1904), но и многими другими параметрами, не связанными с примитивностью (по Копу — неспециализированностью) организации, например множественностью обеспечения функций (Маслов, 1980) и функциональной нагрузкой на признак (Северцов, 1980а).

Возникновение дочернего таксона от основания веера адаптивной радиации исходного таксона, что Коп (Cope, 1904) считал выражением принципа неспециализированности, как показано выше, обусловлено не примитивностью (неспециализированностью) исходных форм, а, напротив, их ранней специализацией в ходе дроблений адаптивной зоны исходного таксона. Таким образом, сформулированный Шмальгаузен (1939, 1969) принцип типичной смены фаз адаптациоморфоза: ароморфоз — алломорфоз — одна из

форм специализации выдерживается даже более строго, чем это считал сам Шмальгаузен. Новый ароморфоз возникает не от фазы алломорфоза, а от фазы специализации.

Становится более понятным и суммирование ароморфозов, происходящее в процессе повторения серий фаз адапциоморфоза и хорошо прослеживающееся в ряду Tetrapoda от амфибий через рептилий к птицам или млекопитающим. Чем шире адаптивная радиация данного таксона, тем вероятнее попадание каких-либо ветвей этой радиации в пограничные адаптивные зоны и быстрая их там специализация. В результате ароморфозы предков не утрачиваются, как это свойственно поздней специализации, а суммируются. Поэтому от ароморфоза к ароморфозу растет и вероятность возникновения последующих ароморфоз.

Вышеизложенные данные позволяют отчасти пересмотреть представления об эволюции таксонов высокого ранга. Возникновение дочернего таксона в том случае, если оно основано на ароморфозе и характеризуется расширением адаптивной зоны, приводит к быстрой адаптивной радиации дочернего таксона в новой, более широкой зоне, что связано, с одной стороны, с наличием свободных экологических ниш, а с другой стороны, с конкуренцией между вселенцами. Естественно, что чем шире адаптивная зона, тем шире и дивергенция. Адаптивную радиацию в новой, более широкой зоне следует рассматривать как процесс выработки частных приспособлений в новых условиях среды, что означает дробление зоны на подзоны и формирование границ подзон дочерних таксонов (А. С. Северцов, 1978). Иными словами, фаза ароморфной эволюции облигатно сменяется фазой алломорфоза. Переход от ароморфоза к алломорфозу, сопровождающийся адаптивной радиацией и дальнейшей параллельной эволюцией дочерних таксонов, прослеживается на большинстве классов позвоночных.

Дальнейшая судьба дочерних таксонов зависит от многих факторов: широты освоенных ими адаптивных зон, соотношения адаптивной зоны данного таксона и таксонов, занимающих соседние, обычно параллельные ему адаптивные зоны, и т. п. В том случае, если адаптивная зона дочернего таксона достаточно широка и конкуренция между сестринскими таксонами не приводит к ее дальнейшему дроблению, т. е. к сужению зоны этих дочерних таксонов, алломорфоз может продолжаться неопределенно долго. Продолжается он и при смене адаптивных зон. Примерами подобной эволюции может служить филогенез хрящевых рыб: акулообразные — эволюция в зоне, скаты — смена зон, химеры же, напротив, демонстрируют случай сужения зоны — специализации. Не менее наглядным примером может служить эволюция костистых рыб. Веер адаптивной радиации любого класса позвоночных демонстрирует примеры алломорфоза, среди которых не составляет особого труда вычленить случаи специализации, связанные либо с сужением адаптивной зоны в ходе конкуренции сестринских таксонов одинакового ранга, либо в процессе дальнейшего дробления адаптивной зоны. Таким образом, переход от фазы алломорфоза к фазе специализации в отличие от перехода от ароморфоза к алломорфозу нельзя считать облигатным: для каждого данного таксона возможны и продолжение алломорфной эволюции, и переход к специализации.

Переход от алломорфоза к специализации, как сказано выше, происходит либо в результате сужения адаптивной зоны в ходе конкуренции с сестринскими таксонами, либо в результате дробления адаптивной зоны таксона. По сути дела оба эти случая представляют собой результат конкуренции между сестринскими таксонами. Различаются они только по этапу, на котором начинается специализация, и, видимо, по рангу конкурирующих таксонов. Если в ходе первичной адаптивной радиации таксон попадает в аберрантную адаптивную зону, обуславливающую его специализацию, то попадает он туда в результате конкуренции с сестринскими таксонами. Период алломорфоза для такого таксона короток, а организация его мозаична — ранний переход к специализации будет обуславливать усиление, а не ослабление гетеробатмии. Если же специализация формируется в ходе дальнейшего дробления адаптивной зоны какого-либо из алломорфных филумов, т. е. наступает позже, то ранг специализирующегося таксона, по-видимому, обычно будет более низким, а гетеробатмия его организации менее выражена. Период предшествующей алломорфной эволюции и меньшие темпы специализации обуславлят более высокую координированность организации.

Вымирание высокоспециализированных форм (как и неспециализированных) про-

исходит в том случае, если темпы эволюции таксона отстают от темпов изменения окружающей среды (Шмальгаузен, 1969). Поэтому вымирание специализированных форм должно быть свойственно прежде всего поздним этапам специализации, утратившим гетеробатмию и эволюционную пластичность организации. С другой стороны, специализированные формы должны вымирать с тем большей вероятностью, чем резко меняется среда их обитания.

Однако, если адаптивная зона специализированного таксона сохраняется, сохраняется и сам таксон. Как известно, все персистентные формы — формы высокоспециализированные. В тех узких адаптивных зонах, которые они занимают, эти формы настолько хорошо адаптированы, что, с одной стороны, способны выдержать конкуренцию с любыми претендентами на их среду обитания, а с другой стороны, подвергаются действию главным образом стабилизирующего отбора, что приводит к сохранению их организации неизменной. Наконец, именно специализация, во всяком случае гипоморфная и теломорфная, может дать начало новому расширению адаптивной зоны — новому ароморфозу.

Таким образом, по ходу типичной смены фаз адаптациоморфоза ароморфоз обязательно сменяется алломорфозом; алломорфоз может либо продолжаться неопределенно долгое время, либо смениться фазой специализации; специализация, в свою очередь, может привести уже не к двум, а к трем различным результатам: к вымиранию, к персистированию и к новому ароморфозу. Сказанное, по-видимому, представляет собой общеэволюционное правило, которое можно сформулировать следующим образом: число потенциальных направлений эволюции таксона возрастает по мере его филогенеза. Насколько известно, правило увеличения числа потенциальных направлений эволюции в ходе филогенеза таксона, по крайней мере в явной форме, еще не было сформулировано. Между тем оно оправдывается, во всяком случае в филогенезе *Metasoa*, не в меньшей степени, чем типичная смена фаз адаптациоморфоза.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьева Э. И.* Ризодонтные кистеперые рыбы главного девонского поля СССР. М.: Наука, 1962. 38 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 44).
- Воробьева Э. И.* Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М. Наука, 1977. 239 с.
- Воробьева Э. И., Обручев Д. В.* Подкласс *Sarcopterygii* // Основы палеонтологии: Бесчелюстные. Рыбы. М.: Наука, 1964. С. 268—321.
- Гептнер В. Г.* Структура систематических групп и биологический прогресс // Зоол. журн. 1965. Т. 44, № 9. С. 1291—1308.
- Гиляров М. С.* Особенности почвы как среды обитания и ее значение в жизни насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 280 с.
- Гиляров М. С.* Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 276 с.
- Депере Ш.* Превращения животного мира. Пг. 1921. 267 с.
- Завадский К. М.* Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 403 с.
- Завадский К. М., Жердев Р. В.* Проблема специализации в эволюционной теории // Философские проблемы эволюционной теории. М.: Наука, 1971. Ч. 1. С. 59—63.
- Иорданский Н. Н.* Неравномерность темпов эволюции и ключевые ароморфозы // Природа. 1977. № 6. С. 3.
- Красилов В. А.* Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 354 с.
- Лебедекина Н. С.* Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. *Nypobidae* // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 33. С. 75—172.
- Лебедекина Н. С.* Развитие костей крыши черепа хвостатых амфибий // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1968а. Т. 46. С. 86—124.
- Лебедекина Н. С.* Эволюция черепа амфибий. М.: Наука, 1968б. 282 с.
- Матвеев Б. С.* Достижения эволюционной морфологии за 15 лет // Природа. 1933. № 34. С. 103—113.
- Матвеев Б. С.* Значение воззрений А. Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии // А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного прогресса. М.: Изд-во МГУ, 1967. С. 140—172.
- Медведева И. М.* Развитие, происхождение и гомология хоан и хоанального канала амфибий // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 33. С. 173—211.
- Медведева И. М.* Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л.: Наука, 1975. 172 с.
- Полянский Ю. И.* О морфофизиологических закономерностях эволюции простейших // Зоол. журн. Т. 49, вып. 4. С. 560—568.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

- Регель Е. Д. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с небо-квадратным хрящем у *Hypobius keyserlingii* // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 33. С. 34—74.
- Регель Е. Д. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у *Ranodon sibiricus* (Hypobiidae, Amphibia) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 46. С. 5—85.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во МГУ, 1967. 139 с.
- Северцов А. С. Об образовании языка Hypobiidae // Докл. АН СССР, 1964. Т. 154, № 3. С. 731—735.
- Северцов А. С. Механизм движений подъязычного аппарата и возможные причины редукции легких у хвостатых амфибий // Зоол. журн. 1972а. Т. 51, № 1. С. 91—122.
- Северцов А. С. Становление ароморфоза // Журн. общ. биологии. 1972б. Т. 34, № 1. С. 21—35.
- Северцов А. С. Факторы, ограничивающие адаптивную зону филогенеза амфибий // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 1. С. 66—75.
- Северцов А. С. Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий // Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980а. С. 49—75.
- Северцов А. С. Функциональная дифференциация организма в ходе филогенеза // Уровни организации биологических систем. М.: Наука. 1980б. С. 41—48.
- Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981. 316 с.
- Северцов С. А. Морфологический прогресс и борьба за существование // Изв. АН СССР, 1936. № 34. С. 895—944.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Соколов В. Е. Морфологические приспособления кожного покрова земноводных фауны СССР к наземному образу жизни // Зоол. журн., 1964. Т. 43, вып. 9. С. 1410—1412.
- Татаринов Л. П. Ихтиоптеригии, или ихтиозавры // Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука, 1964. С. 338—353.
- Татаринов Л. П. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам // Материалы по эволюции наземных позвоночных. М.: Наука, 1970. С. 8—28.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.
- Тахтаджян А. Л. Об эволюционной гетерохронии признаков // Докл. АН АрмССР. 1946. Т. 5, № 3. С. 79—86.
- Тахтаджян А. Л. Систематика и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 200 с.
- Шилов И. А. Экологические аспекты проблемы эволюции гомойотермии // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 9. С. 1285—1295.
- Шшишкин М. А. Происхождение Апига и теория «лиссамфибий» // Материалы по эволюции наземных позвоночных. М.: Наука, 1970. С. 30—44.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 321 с.
- Шмальгаузен И. И. Морфология позвоночника хвостатых амфибий. I. Развитие тел позвонков // Зоол. журн. 1957. Т. 36, вып. 11. С. 1717—1734.
- Шмальгаузен И. И. Морфология позвоночника хвостатых амфибий. II. Происхождение тел позвонков // Зоол. журн. 1958а. Т. 37, вып. 2. С. 229—239.
- Шмальгаузен И. И. Морфология позвоночника хвостатых амфибий. III. Поперечные отростки и ребра // Зоол. журн. 1958б. Т. 37, вып. 3. С. 415—429.
- Шмальгаузен И. И. Биологические основы организации кистеперых рыб // Палеонтол. журн. 1960. № 1. С. 3—15.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 272 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 1969. 491 с.
- Юдин К. А. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц // Зоол. журн. 1970. Т. 49. С. 371—421.
- Юдин К. А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1974. Т. 53. С. 5—29.
- Beer G. de. Embryology and Evolution. Oxford, 1930. 116 p.
- Beer G. de. Archeopteryx and evolution // Adv. sci. 1952. Vol. 42. P. 78—91.
- Cope E. D. The primary Factors of Organic Evolution. Chicago, 1904. 547 p.
- Hecht M. The role of Natural selection and evolutionary rates in the evolution of higher levels of organization // Proc. 16 Intern. Congr. Zool. 1963. Vol. 3. P. 305—308.
- Hecht M. The role of Natural selection and evolutionary rates in the evolution of higher levels of organization // Syst. Zool. 1965. Vol. 14, N 4. P. 301—317.
- Hennig W. Phylogenetic Systematics. Urbana: Univ. Ill. press, 1963. 263 p.
- Huxley J. Evolution: The Modern Synthesis. L., 1942. 652 p.
- Huxley J. Three types of Evolution // Nature. 1957. Vol. 18, N 4884. P. 454—455.
- Inger G. M. Ecological aspects of the origin of the tetrapods // Evolution. 1957. Vol. 11. P. 373—374.
- Jongh H. J. de. Activity of the body wall musculature of the African clawed toad, *Xenopus laevis* (Daud) during diving and respiration // Zool. meded., 1972. Bd. 47. S. 135—143.
- Jarvik E. On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians // Medd. Grønland. 1952. Bd. 144, N 12. S. 1—90.

- Jarvik E.* Aspects of Vertebrate phylogeny // *Curr. Probl. Lower Vertebrate Phylogeny: Proc. 4 Nobel Symp. Stockholm, 1967.* P. 497—527.
- Krogh A.* On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog // *Scand. Arch. Physiol.* 1904. Vol. 15. P. 328—469.
- Olson E. C.* *Vertebrate Paleozoology.* N. Y. etc.: Wiley Intersci., 1971. 764 p.
- Plate L.* Vererbungslehre und Deszendenztheorie // *Festschrift R. Hertwigs.* 1910. Bd. 2. S. 186—246.
- Poczopko P.* Respiratory exchange in *R. esculenta* in different respiratory media // *Zool. pol.* 1959. T. 10. S. 45—55.
- Poczopko P.* Oddychanie plazow // *Prz. zool.* 1963. N 1. S. 5—18.
- Rensch B.* *Evolution above the Species Level.* L., 1959. 419 p.
- Romer A. S.* Eurypterid influence on vertebrate history // *Science.* 1933. Vol. 78. P. 114—117.
- Romer A. S.* Review of the Labyrinthodontia // *Bull. Mus. Compar. Zool.* 1947. Vol. 99. P. 1—368.
- Romer A. S.* Tetrapod limbe and early tetrapod life // *Evolution.* 1958. Vol. 12, N 3. P. 365—369.
- Romer A. S.* *Notes and Comments on the Vertebrate Paleontology.* Chicago, 1968. 324 p.
- Schaeffer B.* Rhipidistian-Amphibian transition // *Amer. Zool.* 1955. Vol. 5. P. 267—276.

УДК 591.3:575.8

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ

М. А. Шишкин

Палеонтологический институт АН СССР

Дарвиновская теория естественного отбора имеет своим объектом целостные живые организмы, возникающие в ходе индивидуального развития и ведущие борьбу за существование на всем протяжении жизненного цикла. Поэтому решение ключевой для этой теории проблемы происхождения адаптаций неизбежно требует выяснения законов эволюции онтогенеза, т. е. законов становления тех механизмов, которые обеспечивают виду надежное осуществление его фенотипической нормы. С позиций сегодняшних знаний можно видеть, что многие возражения, выдвигавшиеся против классического дарвинизма, могли казаться существенными лишь потому, что вопросы эволюции индивидуального развития остались в этом учении не разработанными.

Совершенно новую основу имеет господствующая ныне генетическая («синтетическая») теория эволюции, означающая, по выражению И. И. Шмальгаузена (1968а, с. 20), замену дарвинизма генетикой. Абстрагирование от проблем онтогенеза лежит в самих ее предпосылках, поскольку материалом отбора здесь по существу мыслятся не организмы, а наследственные факторы или их комбинации, т. е. структуры, предшествующие развитию; их судьба и должна определять ход эволюции. Вопрос о влиянии фенотипической реализации этих факторов на характер отбора остается в стороне, если не считать того, что учитывается возможность их проявления или не проявления и число теоретически признается влияние на эти процессы генотипической среды. Такое положение дел достаточно хорошо иллюстрируется тем, что до недавнего времени можно было встретить работы с изложением генетической теории, в которых понятие онтогенеза вообще не употреблялось (Шеппард, 1970). С другой стороны, характерно, что множась в последние годы критические высказывания в адрес этой теории в первую очередь подчеркивают упрощенность и недостаточность ее предпосылок для понимания эволюционной роли процессов развития.

Между тем история дарвинизма знает две серьезных попытки понять взаимоотношения между естественным отбором и индивидуальным развитием — теорию зародышевой плазмы А. Вейсмана и учение о стабилизирующем отборе И. И. Шмальгаузена и К. Уоддингтона. Предложенные ими решения диаметрально противоположны. Если у Вейсмана эволюционные изменения онтогенеза составляют лишь пассивный результат отбора элементов зародышевой плазмы, то у Шмальгаузена, наоборот, материалом для селективного преобразования генотипа служат aberrации онтогенеза. Генетическая теория унаследовала от Вейсмана лишь его редуccionистское понимание наследственности — расчленение ее на независимые факторы (типичное для теорий наследственности XIX в.) и замену последними целостных организмов в качестве субстрата отбора. Глав-

ный же объединяющий принцип вейсмановской концепции, сделавший ее подлинно синтетическим построением, остался незамеченным. Он заключался в ясном понимании того, что механизм наследования свойств организма выражается в способе их онтогенетического осуществления, и потому признание передачи этих свойств независимыми носителями может означать только их независимую реализацию в онтогенезе. Иначе говоря, идея дискретной наследственной детерминации неизбежно предполагает мозаичное (преформированное) развитие. Вейсман построил такую модель развития (опираясь на гипотезу неравнонаследственного деления), и именно ее несостоятельность логически повлекла за собой крушение всей его теории. Однако выводы, казалось бы, следовавшие отсюда для понимания механизма наследственности, так и не были сделаны вплоть до появления теории стабилизирующего отбора.

Что касается этой последней теории, анализируемой дальше, то отношение к ней современного селекционизма неопределенно. Хотя в отечественной литературе она нередко характеризуется как высшее на сегодня достижение дарвинизма (Шварц, 1969; Галл, 1980), все же, как это верно отмечают (Жирпичников, 1974), ее признание зачастую носит чисто словесный характер. Причины этого в большой мере понятны. Теория стабилизирующего отбора с ее установкой на объяснение эволюции целостной организации является преемственной по отношению к классическому дарвинизму (ср.: Яблоков, 1981), но не к генетической теории. Их отношения с последней, как будет показано ниже, являются в действительности антагонистическими. Поэтому для господствующего направления современного селекционизма невозможно принять учение о стабилизирующем отборе по существу, не ревизовав при этом своих собственных основ.

Если удовлетворительная эволюционная теория должна быть по сути теорией эволюции онтогенеза и если дарвиновское учение содержит возможность для этого, то его основополагающие понятия необходимо должны быть выражены на языке индивидуального развития. Это касается наследственности, изменчивости, приспособления (как процесса), а также самого механизма естественного отбора. Такому же анализу должны подвергнуться и понятия генетики, используемые современным эволюционизмом, если описываемые ими явления имеют отношение к реализации фенотипов и их адаптаций. Речь идет о том, чтобы выяснить, действительно ли то, что носит название аллелей, гомо- и гетерозигот и т. д., суть «чистые» характеристики наследственной структуры, составляющей субстрат отбора, или же мы имеем дело с особенностями морфогенетических систем, созданных самим эволюционным процессом.

Прежде чем перейти к этим вопросам, необходимо выделить некоторые наиболее значимые в эволюционном плане особенности индивидуального развития. Эволюция есть прежде всего смена поколений, ведущая к смене адаптивных норм, и переход к каждой новой норме означает неизбежно то или иное нарушение предыдущей. Поэтому в эволюции популяций и видов должны существовать поколения с преобладанием устойчивых по своему результату индивидуальных циклов (формирующих норму) и поколения, характеризующиеся онтогенезами с более неопределенным исходом. Закономерности перехода от второго типа к первому должны объяснять механизм адапциогенеза (как это и трактуется теорией стабилизирующего отбора). Поэтому в онтогенезе нас будет в основном интересовать соотношение устойчивых и неустойчивых, или нормальных и абберрантных, путей развития.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ И ОРГАНИЗОВАННОСТЬ КАК ХАРАКТЕРИСТИКИ УСТОЙЧИВОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Характерным свойством живых существ является устойчивость их типичной морфофизиологической организации, обозначаемой как адаптивная норма (Шмальгаузен, 1940а). Это, собственно, и делает возможным существование таких типологических методов исследования, как сравнительная морфология, систематика и филогенетика. В ряду поколений это свойство организмов проявляется, кроме того, как их способность к самореализации, т. е. как устойчивость наследования адаптивной нормы. Эти две особенности иногда указывают в качестве самостоятельных характеристик живого (Кастлер,

1967), но в действительности они имеют одну и ту же основу — устойчивость осуществления нормы в ходе индивидуального развития.

В отношении нормальной организации как таковой эта основа самоочевидна, поскольку взрослое состояние организма, о котором идет речь, само является составной частью и итогом онтогенетического цикла. Столь же очевидна и связь между развитием нормы и ее наследованием, но здесь требуются некоторые разъяснения. В дарвиновской теории эволюции наследственностью называется передача фенотипических признаков в поколениях (Дарвин, 1951). Эта «передача» означает, конечно, воспроизведение признака заново, в ходе индивидуального развития, соединяющего в типичном случае гаметы родителей с фенотипом потомка; надежность результата этого процесса и определяет наследование. Поэтому, говоря о «наследственных» и «приобретенных» признаках, в действительности подразумевают лишь устойчивость или лабильность их онтогенетической реализации по отношению к условиям развития, и эти понятия предпочтительны, так как гораздо яснее передают суть дела (Woodger, 1953; Шмальгаузен, 1969, 1982; Шишкин, 1981, 1984а, б, в). Говоря словами А. Г. Гурвича (Gurwitsch, 1912; Гурвич, 1944), наследственность есть процесс осуществления типичного развития (ср.: Мейстер, 1934; Дубинин, 1973). Никакого иного содержания по отношению к фенотипам (для которых он и введен) термин «наследственность» не имеет. Обозначать им генетическую обусловленность признаков бессмысленно, так как все свойства организма являются продуктами взаимодействия генотипа и среды развития и в таком случае одновременно являются «унаследованными» и «приобретенными» (Johannsen, 1926; de Beer, 1963; Камшилов, 1972). Если же отнести понятие наследственности к генотипам и их элементам, то не только меняется его исходный смысл, но оно попросту превращается в «вещь в себе», не поддающуюся иному определению, кроме тавтологического («наследственность есть передача наследственных факторов»)¹. Этот важный момент приходится оговорить, поскольку вся история изучения наследственности несет на себе печать странного на первый взгляд дуализма, когда с одной стороны в ней видят свойство определенной категории признаков, а с другой — нечто существующее независимо от них и относящееся к зародышевой плазме (генотипу). Это противоречие исчезает лишь в одном случае — если полагать, что устойчивое воспроизведение (наследование) признаков обусловлено передачей через гаметы однозначно соответствующих им дискретных причинных факторов. Именно так и считала ранняя генетика, и это представление объективно остается фундаментом построенной на ней эволюционной теории, несмотря на стремление ее авторитетов (например, Майр, 1968, 1974) считать его изжитым.

Положение о том, что устойчивость организмов создается селективным процессом, является центральным для теории стабилизирующего отбора. Но если онтогенетическая устойчивость означает наследуемость, то очевидно, что и последняя есть продукт отбора. Этот вывод ясно формулируется указанной теорией в виде понятий о превращении лабильных изменений в наследственные, о создании отбором наследственных механизмов, замене внешних факторов развития внутренними (Шмальгаузен, 1940б, 1941, 1968б, 1982, с. 109, 110, 161, 214) и, наконец, представления о генетической ассимиляции адаптивных признаков (Waddington, 1953, 1957). Между утверждением, что наследственные изменения создаются отбором, и обычным представлением, что они создаются мутированием, лежит непроходимая мировоззренческая пропасть, которая должна остановить каждого, кто хотел бы согласовать суть учения Шмальгаузена—Уоддингтона с генетической теорией. Вдумаемся в смысл более привычного второго утверждения. Если речь в нем идет просто о генетических изменениях, то их объяснение мутациями представляет собой тавтологию. Если же имеются в виду изменения фенотипа, устойчиво сохраняемые в поколениях, то оно заведомо неверно. Из опыта экспериментальной генетики хорошо известно, что элементарные малые мутации не гарантируют

¹ Распространенное утверждение, что объектом наследования является индивидуальная «норма реакции» (Johannsen, 1926; Dobzhansky, 1947) равносильно признанию наследования индивидуальных генотипов. Но последние непрерывно преобразуются в каждом поколении за счет ошибок репликации (в общем случае) или в ходе рекомбинации (при половом процессе).

устойчивого эффекта (их проявление всегда лабильнее нормы) и, более того, могут вообще не проявляться. Сохранение фенотипической нормы при непрерывном рекомбинировании генов в ксеногамных популяциях особенно хорошо иллюстрирует последнее. Таким образом, наследственность (устойчивость) и генетическая обусловленность — это разные вещи (ср.: Камшилов, 1967)

Все сказанное неизбежно ведет к переоценке другого привычного постулата генетического селекционизма о «наследственной изменчивости» как материале естественного отбора. Фактически он также основан на отождествлении признаков и их наследственных факторов. Он подразумевает, что элементарные (неприспособительные) фенотипические вариации особей должны наследоваться, если они обусловлены их генетическими различиями. Но на самом деле, как уже сказано, наличие генетической гетерогенности особей само по себе ничего не говорит о характере ее фенотипического выражения. Она может или вообще не проявляться (под покровом нормального фенотипа, см.: Четвериков, 1926), или проявляться неустойчиво (как это типично для мутаций). Теория стабилизирующего отбора, исходящая из этих фактов и рассматривающая само свойство наследования как продукт эволюции, естественно, должна считать сырым материалом последней неустойчивые признаки, т. е. лабильные элементарные реакции (морфозы) индивидуально различающихся геномов (Шмальгаузен, 1982; Шишкин, 1981, 1984а, б). Именно совокупность таких реакций, осуществляемых на гетерогенной основе, соответствует дарвиновскому понятию неопределенной изменчивости, которое позволяет говорить об изменениях, не только не адекватных факторам среды, но и неупорядоченных по характеру воспроизведения у ближайшего потомства.

Эволюционное происхождение биологической устойчивости может быть рассмотрено еще в одном аспекте. Само это понятие имеет много синонимов, издавна используемых как раз для обозначения явлений, требующих эволюционного объяснения. К их числу относятся целесообразность, приспособленность (Эшби, 1959, 1962; Шмальгаузен, 1968а, с. 139) и уравновешенность со средой (Спенсер, 1899).

Все они означают свойство индивидуумов реагировать на внешние возмущения таким образом, чтобы сохранять свою нормальную жизнеспособность, включая успешное размножение. Адаптивная организация — это организация, способная к персистированию (Wake et al., 1983). Историческое выживание наиболее приспособленных означает сохранение и создание отбором все более устойчивых типов организации, способных противостоять максимально широкому спектру возмущений. Чем шире и разнообразнее этот спектр, тем большее число нейтрализующих ответных реакций требуется от организма, чтобы в итоге он мог реализовать одно из допустимых для него изоморфных нормальных состояний (закон необходимого разнообразия; Эшби, 1959). Эти реакции должны быть скоординированы, ибо устойчивость системы невозможна без взаимодействия ее частей (Bertalanffy, 1969). Таким образом, рост приспособленности (устойчивости) в ходе отбора неизбежно ведет к усложнению и повышению интегрированности морфофизиологической организации. Этот дарвиновский принцип, постоянно оспариваемый, начиная от К. Негели и вплоть до современных эволюционистов (Wright, 1964), логически вытекает из рассмотрения организма как целостной системы; но он и в самом деле становится необъяснимым, как только мы пытаемся заменить организмы в качестве объектов отбора мозаикой их наследственных факторов.

Все виды, поскольку они обладают адаптивной нормой, одинаково приспособлены к своей среде обитания (т. е. к своему спектру допустимых возмущений) и, следовательно, равноценны в том качестве, которое можно назвать их относительной устойчивостью. Однако они могут быть в принципе сопоставлены и по абсолютной устойчивости, т. е. степени того разнообразия внешних факторов, эффект которых они в состоянии релаксировать. Этот показатель, как видно из вышесказанного, является мерой их организованности, т. е. и мерой прогресса. Чем более хаотичны и непредсказуемы колебания факторов используемой среды обитания, тем выше требования к сложности самого организма, и, наоборот, чем среда однороднее, чем они меньше. Простыми (предсказуемыми) являются, в частности, колебания высокоупорядоченных внутриорганизменных сред, используемых паразитами, что и объясняет их тенденцию к дегенерации.

Поскольку установкой физиологического поведения организмов является регуляция

в сторону нормы, то оно направлено на противодействие необратимым изменениям, которые и составляют суть эволюции. Устойчивая система (истинно равновесная, или же квазиравновесная, какими являются живые организмы и вообще открытые системы), пока она остается таковой, по определению, «не запоминает» своих флюктуаций (модификаций) и, значит, не эволюирует. Причина эволюции лежит в нарушении устойчивости (Спенсер, 1899), т. е. в выходе значений динамических переменных системы за пределы, позволяющие регуляции целого. Восстановление устойчивости на новом уровне (т. е. нового равновесия с измененной средой) происходит лишь с помощью естественного отбора, который в силу этого, строго говоря, всегда является стабилизирующим. Он представляет собой механизм надорганизменной регуляции индивидуальной устойчивости.

Идеальная устойчивость, т. е. способность ответить флюктуацией на любое внешнее или внутреннее воздействие, остается, конечно, недостижимой для организмов, но чем более высок ее абсолютный показатель, тем менее они уязвимы для прямой элиминации (все более уступающей место дифференциальному размножению) и тем больше возрастает их способность предвдвять любое объективно необходимое элементарное эволюционное изменение соответствующей адаптивной модификацией, т. е. отчасти моделировать его из «наличных возможностей» своей морфогенетической системы. В этом смысл утверждения Г. Спенсера (1899) о том, что в процессе эволюции органического мира естественный отбор уступает место прямому приспособлению; хотя оно и неверно буквально, сама тенденция здесь понята правильно. В этой же возможности предварительного моделирования состоит и суть идеи «органического отбора» Моргана—Болдуина, обобщившей эволюционную роль модификаций (Шишкин, 1984б).

Поскольку рост абсолютной устойчивости, или приспособленности, сопряжен с усложнением организации, т. е. движением ко все менее вероятному состоянию, то эволюция уводит организмы все далее от термодинамического равновесия, что возможно лишь за счет все более высокого уровня потребления энергии извне. Таким образом, рост организованности (устойчивости) связан с увеличением энергетических затрат, и скорость продукции энтропии является ее существенным показателем (Goodwin, 1970). Эти затраты окупаются теми самоочевидными преимуществами, которые дает высокая приспособленность в борьбе за существование.

УСТОЙЧИВОСТЬ НОРМЫ И ПРИНЦИПЫ ТЕОРИИ НОРМАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Устойчивость развития типичной организации, обеспечивающая ее самоподдержание (приспособленность) и самореализацию (наследуемость), а также связь этого явления с регуляционными механизмами онтогенеза отмечены эмбриологией давно. Уже К. Бэр (Baer, 1828) сравнительным путем установил уменьшение эмбриональной изменчивости в ходе развития, показывающее, что свойством последнего является устремленность к определенному конечному состоянию. Для механики развития, возникшей в конце XIX в. и поставившей своей задачей экспериментальное установление и локализацию непосредственных действующих факторов морфогенеза, это свойство оказалось непреодолимым препятствием при попытках построить общую теорию развития на основе каузально-аналитического метода (Бляхер и др., 1935).

Результат процесса не поддавался интерпретации в качестве суммы эффектов определенных начальных причин, показывая значительную независимость от их вариаций. Устойчивость этого результата по отношению к способам его достижения (Roux, 1895), продемонстрированная многими экспериментами, сделала невозможным принятие мозаичной неопреформистской концепции В. Ру, сводящей развитие к независимой дифференциации начального набора зачатков. Теоретические следствия из явлений саморегуляции развития и принципиальной неразложимости последнего на независимые причинно-следственные цепи были осознаны Г. Дришем (Driesch, 1908, Дриш, 1915), который охарактеризовал зародыш как «гармоническую эквипотенциальную систему», т. е. комплекс частей с одинаковыми возможностями (перспективными потенциями), управляемый как целое в своих преобразованиях внутренним нематериальным упорядочивающим фактором — энтелехией. Этот неразложимый фактор определяет фактическую судь-

бу (перспективное значение) зачатков в соответствии с их положением в целом и контролирует согласованность их изменений в течение всего развития, в том числе и на этапах самодифференцировки, когда экспериментально между зачатками не обнаруживается взаимозависимостей. В этой концепции важно, конечно, не конкретное «решение» проблемы (которое просто заменено символом энтелехии), а ясное понимание того факта, что развитие есть целостный процесс, свойства которого сверхсуммативны и устойчивы по отношению к составляющим его элементам. Это было началом системного подхода к развитию, в основе которого лежит аристотелевский принцип «целое существует раньше частей». Его правомерность была показана еще ранее в таком сугубо эмпирическом обобщении, как закон Бэра (Baer, 1828), который буквально утверждает то же самое (общее в развитии возникает раньше специального); но лишь начиная с Дриша он стал использоваться как основа теории развития. На нем строится современное учение об эмбриональной детерминации, которое, однако, в отличие от теории Дриша признает фактор целостности материальным и познаваемым (Gurwitsch, 1910, 1912; Светлов, 1964, 1978; Белоусов, 1963).

Таким образом, поиски причинного объяснения помехоустойчивости нормального развития привели эмбриологию к рассмотрению этого процесса как иерархической системы (целое и его части), управляемой своим верхним уровнем, т. е. свойствами целого. Позднее (и по существу на той же самой основе) было получено и историческое объяснение указанного свойства развития. Мы снова имеем в виду теорию стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1940б, 1941, 1968б, 1982), опирающуюся на понятие адаптивной нормы. Последняя (т. е. нормальный фенотип) исторически меняется много медленнее, чем способ ее онтогенетической реализации, который непрерывно преобразуется отбором в сторону повышения его надежности. Тем самым повышаются возможности варьирования процессов, составляющих развитие, без ущерба для устойчивого осуществления нормы. Последняя выступает здесь как фактор целостности, управляющий (через отбор) изменением своих морфогенетических механизмов и определяющий допустимое пространство индивидуального варьирования их элементов (Шишкин, 1981). Принципиальное тождество эмбриологического и исторического объяснений устойчивости представляется здесь самоочевидным.

Нас, однако, интересует вначале эмбриологическое объяснение, т. е. схема причинно-следственных отношений, пригодная для описания отдельного цикла развития. Но сперва необходимо остановиться на общих теоретических требованиях, которым должно удовлетворять это описание.

Устойчивость результата нормального развития означает целенаправленность этого процесса. Оба эти определения характеризуют одно и то же — способность к саморегуляции конечного состояния. Целеполагающее (телеономическое) поведение устойчивой материальной системы проявляется в том, что, будучи выведена из состояния равновесия, она реагирует так, что в конечном итоге возвращается к нему. Соответственно для описания таких процессов в физике и химии используются финалистические формулировки (принцип Ле-Шателье и т. п.). Для закрытых систем состояние устойчивости соответствует термодинамическому равновесию, а в открытых, включая живые организмы, находится на удалении от него и характеризуется как «проточное равновесие» (Bertalanffy, 1949), или «устойчивое неравновесие» (Бауэр, 1935), или же как стационарное состояние. Движение к любому типу равновесия, или «поиск цели», осуществляется через замкнутые циклы событий с обратной связью, когда, например, элемент А при возмущении воздействует на Б таким образом, что последний своим изменением корректирует состояние А в сторону значения, вызывающего уменьшение дальнейшей его коррекции. Система «управляется своей ошибкой» (Эшби, 1962), и ее устойчивость зиждется на взаимодействии ее элементов. В открытых системах циклы коррекции осуществляются постоянно; в закрытых же амплитуда взаимодействий затухает по мере роста энтропии и устанавливается «устойчивость по отношению к точке» (Goodwin, 1970).

Представление о целенаправленном поведении системы не означает, конечно, признания зависимости протекающих событий от будущих условий. Оно лишь отражает тот факт, что конечные результаты элементарных изменений в системе определяются общими свойствами ее самой и не могут быть сведены к прямым механическим следствиям этих

изменений. Система как целое или вообще не реагирует на элементарное воздействие, или переходит в одно из своих альтернативных состояний (модификаций). Другими словами, телеономическая зависимость обнаруживается при сопоставлении событий или свойств, отвечающих разным иерархическим уровням системы, а именно при сопоставлении ее медленно меняющихся параметров (характеризующих ее целостное поведение) и быстро варьирующих значений ее элементов (динамических переменных). Финалистическая форма описания таких соотношений отражает принципиальную невозможность их каузального описания, ибо свойства целого несводимы однозначно к состояниям его элементов. «То, что представляется как устойчивая структура определенного уровня, на самом деле удерживается непрерывным обменом компонентов ближайшего нижнего уровня» (Bertalanffy, 1969), т. е. одно и то же свойство целого сохраняется при разных комбинациях элементарных взаимодействующих причин. Другими словами, для межуровневых отношений характерна резкая асимметрия причин и следствий (Белоусов, Чернавский, 1977), не свойственная процессам, поддающимся каузальному описанию¹. Поэтому нельзя согласиться с распространенным представлением, что финалистическая и каузальная формулировки — это лишь два равноправных способа описания изменений в одних и тех же циклических причинных цепях. Иерархически равноправные элементы таких циклов не имеют асимметричных соотношений между собой и, наоборот, свойства разных уровней системы не связаны каузальной зависимостью.

Все сказанное имеет прямое отношение к пониманию механизма индивидуального развития. Мы приходим к выводу, что его каузальное объяснение возможно лишь в том случае, если вся цепь причинных событий, ведущих к целостному конечному результату (нормальной организации) будет представлена как последовательность равноправных (одноуровневых) целостных состояний. Наличие в ходе развития цепи таких состояний с устойчивыми характеристиками есть не только теоретическое требование, но и экспериментально установленный факт. Здесь действительно обнаруживаются последовательные периоды, характеризующиеся внутренней целостностью (топологической изоморфностью) и направленностью преобразований, при пониженной чувствительности к экспериментальным нарушениям (Светлов, 1960; Белоусов, 1979). В то же время индивидуальное развитие, так же как и любое другое необратимое изменение, должно быть связано с движением через фазы нарушения устойчивости (Bertalanffy, 1969; Волькенштейн, 1981б). Эти фазы так же обнаруживаются в индивидуальном развитии в виде «чувствительных периодов», характеризующихся лабильностью детерминации и трансформацией топологических рисунков. Следовательно, общая теория нормального онтогенеза должна минимально включать в себя следующие предпосылки.

1. Развитие есть цепь обуславливающих друг друга структурно целостных состояний.
2. Каждое из них на период своего существования определяет ход и согласование отдельных морфогенетических процессов (т. е. действует как «энтелехия» по Дришу).
3. Реализация этих процессов каждый раз имеет следствием определенное нарушение устойчивости целого и восстановление ее затем на новом уровне, контролирующем дальнейшую дифференциацию.
4. Поскольку в ходе развития организация зародыша усложняется, каждое новое состояние целостности стабилизируется на все большем удалении от истинного равновесия.

По-видимому, единственной концепцией развития, согласующейся в основе с этими предпосылками, является на сегодня теория биологического поля, выдвинутая А. Г. Гурвичем (Gurwitsch, 1922; Гурвич, 1944). Понятие физического поля, т. е. пространства, свойства которого определяют поведение находящихся в нем частиц, хорошо отвечает представлению об искомом материальном факторе целостности, контролирующем всю совокупность процессов развития. Как верно отметил П. Г. Светлов (1964), принцип поля ясно выражен уже в концепции Дриша, указавшего, что проспективное значение отдель-

¹ С этой точки зрения виталистическая концепция развития Дриша предстает как характерная реакция естествоиспытателя, констатирующего отсутствие привычной для него однозначной причинной зависимости между связанными явлениями и не видящего другой альтернативы для описания их связи, кроме введения нематериальных факторов.

ного элемента в развитии есть функция от его положения в целом¹. Теория Гурвича, если отвлечься от ее дальнейшей детализации (1944), связанной с идеей клеточного поля, позволяет приблизиться к пониманию простых и общих законов, лежащих в основе онтогенетического процесса. Принимается, что, начиная с яйцеклетки, зародыш образует вокруг себя анизотропное векторное поле, структура которого предопределяет результат развития на ближайшем бесконечно малом его этапе. После заполнения пространства поля последнее «изживает себя» и реорганизуется в поле с новыми параметрами, обусловленными конечным состоянием зародыша, достигнутым на предыдущем этапе. Этим создается установка развития на новый ближайший отрезок и т. д. В ходе процесса происходит также формирование полей отдельных зачатков, подчиненных полю целого. В этой концепции фактор целостности (поле), непрерывно направляя развитие, сам в то же время является непрерывной функцией от пути, пройденного субстратом его воздействия. Мы имеем здесь «закон Дриша в дифференциальной форме» (Белоусов, 1979), т. е. направляющее целое рассматривается уже не как конечная цель, а как свойство последовательных стадий, преобразуемое по законам причинности². Развитие предстает как лавинообразный процесс с положительной обратной связью между зачатком и его полем при целенаправленном поведении зачатка по отношению к каждому новому установившемуся состоянию поля. Хотя доказательства теории относятся скорее к частным морфогенезам и касаются в основном пространственной стороны изменений как наиболее доступной для изучения, они представляются очень вескими. На многих примерах показано (Гурвич, 1944), что детерминация целого зачатка осуществляется при неопределенном состоянии слагающих его элементов. Последние лишь статистически детерминированы как совокупность («нормированы» по Гурвичу), подчиняясь полю целого. К числу хорошо известных примеров относится случайный характер пространственно-временного распределения отдельных митозов по отношению к осям симметрии в таких зачатках, как развивающийся корешок лука или сетчатка глаза; общий результат этих случайных событий остается упорядоченным. Реальность поля наглядно доказывается явлением «динамической преформации» зачатка, когда ориентировка клеток его стенки определяется не фактической конфигурацией последней, а силовой поверхностью вне ее, соответствующей ее проспективным очертаниям, приобретаемым на ближайшей следующей стадии.

Хотя построение общей теории онтогенеза — дело будущего, она, несомненно, не сможет обойтись без системных принципов, положенных в ее основу Гурвичем. В пользу этого говорят уже простейшие соображения. 1. Развивающийся организм есть целостная динамическая система, исключая однозначное состояние составляющих ее процессов или лежащих в их основе начальных элементов. 2. В каждый момент развития не существует иной целостности, чем та, которая свойственна зародышу на этой стадии. Поэтому идея преобразуемого целого становится неизбежной.

МНОЖЕСТВЕННОСТЬ НАЧАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ КАК ОСНОВА УСТОЙЧИВОСТИ НОРМЫ

В устойчивой системе сохранение ее параметров основано на непрерывном изменении ее взаимодействующих частей. Тем самым регуляция этих параметров при каждом возмущении и, следовательно, процесс их достижения из начального неравновесного состояния, составляющий телеономическую модель индивидуального развития, осуществляются одинаково эффективно при множестве вариантов исходных значений элементов системы. Эту независимость конечных свойств динамической системы от ее начального состояния называют эквифинальностью в широком значении термина (Bertalanffy,

¹ Это представление Дриша вступало в очевидное противоречие с его определением фактора целостности как «неэкстенсивной» величины, не имеющей пространственных характеристик.

² Отчасти такой ход событий осознавался уже Дришем (1915), указывавшим, что выполнение каждого этапа развития ведет к «изменению очередной задачи энтелехии». По существу речь здесь идет об изменении свойств самого фактора целостности.

1969)¹; но для наших задач удобнее называть ее принципом множественности начальных состояний. В развитии организмов эта закономерность имеет множество очевидных проявлений; особенно наглядны случаи, когда для вида возможны разные способы размножения (например, половое и вегетативное у асцидий, кишечнорастворимых и т. д.), при которых начальные стадии развития не имеют между собой ничего общего, хотя результат его тождествен. Сюда же относятся и все экспериментальные факты по онтогенетической регуляции, в частности случаи регенерации целого организма из фрагментов специализированных тканей (плоские черви, немертены и т. д.) или явления самосборки зародыша (например, гастролы морских ежей) из изолированных клеток с последующим восстановлением нормального развития (Светлов, 1964, 1972). Вообще, не только реализация целого организма, но и выполнение любого морфогенетического акта в нормальном развитии основаны на известной независимости его результата от начальных условий. Например, нормальная индукция выполняется при значительных колебаниях в массе и времени взаимодействия членов индукционной системы, вариациях в чувствительности реактора, концентрации и составе активизирующих веществ и т. д. (Шмальгаузен, 1964, 1982). Иными словами, все развитие построено на относительно устойчивых актах с «множественным обеспечением», если понимать под этим термином любые, а не только качественные различия в осуществлении одного и того же морфогенеза. В общей системе развития эти относительно устойчивые события составляют промежуточный иерархический уровень (или уровни) между однозначно детерминированным целым (взрослой нормой) и лежащими в основании системы статистически обусловленными элементарными процессами, например, клеточными делениями в «регуляционных» онтогенезах. В этом и состоит принцип нормировки Гурвича: детерминация и формирование отдельного зачатка не связаны с жесткой фиксацией начального состояния его элементов.

Принцип множественности начальных состояний имеет далеко идущие следствия для теории нормального развития, относящиеся уже к той ее области, которая исторически выделилась в учение о наследственности. Двигаясь в глубь развития вплоть до зиготы, мы должны будем заключить, что устойчивость реализации взрослой нормы (т. е. ее наследуемость) не может быть сведена к фиксированной совокупности состояний каких-либо клеточных единиц, в том числе и единиц хромосомного аппарата (генома) зиготы или яйцеклетки. Эта совокупность должна быть детерминирована лишь статистически (нормирована), т. е. должна сохранять неопределенность в пределах, допускающих нормальное (эквивалентное) завершение развития. Именно это и утверждается теорией стабилизирующего отбора. Согласно Шмальгаузену (1982, с. 84, 174), устойчивость организации не есть свойство элементов наследственной субстанции, а выражение взаимодействия частей, участвующих в развитии. Организм «устойчивее своего генотипа» (если понимать последний как набор определенных состояний хромосомных единиц). Этот один из важнейших выводов теории, основанный на обобщении эмпирических данных, является в то же время дедукцией из положения, что свойства системы несводимы к свойствам ее элементов. Адаптивная норма детерминируется лишь целостной видоспецифичной структурой зародышевой клетки, которой соответствует множество взаимозаменяемых вариантов генома, способных реализовать данную норму в типичных условиях

¹ Эквивалентность понималась Дришем (1915) как способность особей одного вида к различным путям регенерации целого организма при одном и том же экспериментальном повреждении, т. е. речь шла о явлении, близком к тому, которое в сравнительной эмбриологии именуется «окольным развитием» (сходство начала и конца типичного развития у разных форм при различии путей в промежуток). В значении независимости итога процесса от начального состояния это понятие было использовано Л. Берталанфи (Bertalanffy, 1949, 1969), который считает такое поведение свойством лишь открытых систем. Это представляется верным лишь в том смысле, что для открытой системы теоретически возможно сохранение любого параметра, тогда как в закрытой возмущение извне ведет к определенным необратимым изменениям. Но на деле для открытых систем способность к регуляции распространяется каждый раз не на все их свойства; например, развитие морских ежей из изолированных бластомеров или регенерация асцидий из оперированных особей ведет к формированию хотя и нормальных, но уменьшенных организмов (Дриш, 1915). С другой стороны, эквивалентность закрытых систем в отношении максимума энтропии всегда является абсолютной.

развития. Для этой совокупности вариантов можно ввести понятие «генотипической нормы».

Какие факты подтверждает рассмотренный вывод? Прежде всего, установленная С. С. Четвериковым (1926) генетическая гетерогенность («насыщенность мутациями») природных амфимиктических популяций, скрытая под покровом адаптивной нормы и выявляемая инбридингом. Непрерывное перераспределение элементов индивидуальных геномов в ходе рекомбинации в поколениях не меняет исхода их фенотипической реализации в основной массе. Однако принцип множественности начальных состояний не содержит запретов, которые ограничивали бы вариабельность начальных факторов развития разрешающей способностью гибридологического (менделевского) анализа. Мы вправе предположить, что и в сообществах, представляющихся на этом уровне однородными (в чистых линиях самоопылителей и клональных популяциях), в действительности всегда существует скрытое генетическое разнообразие. В том, что это так на самом деле, убеждают многочисленные опыты по выращиванию в экстремальных условиях жестко отселектированных сортов автогамных растений (злаков, бобовых) и партеногенетически размножающихся насекомых (тли). При этом всегда обнаруживается разнообразие индивидуальных физиологических реакций, среди которых наиболее жизнеспособные варианты поддаются закреплению отбором, что сопровождается появлением у них устойчивых морфологических особенностей (Самохвалова, 1951; 1954; Шапошников, 1961, 1966; Агаев, 1978). Хотя эти опыты толкуются по-разному, кажется совершенно очевидным, что речь идет о генетической изменчивости, получившей фенотипическое выражение вследствие выхода условий среды за рамки, допускающие нормальное (эквивалентное) развитие¹. Результаты этих опытов принципиально ничем не отличаются от результатов, полученных при генетической ассимиляции (стабилизации) индивидуальных структурных и физиологических морфозов у ксеногамных организмов, таких, как дрозофила (Камшилов, 1941; Waddington, 1957). Из этого можно заключить, что при любом способе размножения адаптивная норма действительно реализуется на основе множественности допустимых состояний генома зародышевой клетки (или вегетативного зачатка).

Эта вырожденность соответствия между вариациями генетической основы и результатом нормального развития составляет, как уже сказано, один из важнейших принципов теории стабилизирующего отбора. По ее представлениям, устойчивость нормы выражается в создании отбором регуляторного эпигенетического механизма, способного в широких пределах нивелировать (канализировать) вариации генетических факторов и условий среды. Таким образом, формируя адаптивную норму, отбор неизбежно должен повышать и допустимую генетическую вариабельность в ее основании, как это и наблюдается в действительности. Итог нормального развития не сводим к фиксированной сумме начальных причин. Напротив, для генетической теории эволюции, пытающейся описывать фенотипы в терминах конкретных генов, логически ожидаемым результатом отбора является создание в популяциях максимальной однородности по всем отбираемым аллелям или их сочетаниям. Несоответствие этого ожидания реальной генетической структуре нормы вынуждает прибегать к различным дополнительным гипотезам (о балансе отбора и мутационного процесса, разнонаправленном или частотно-зависимом отборе и т. д.), само обилие которых (Кожима, 1971; Солбриг, Солбриг, 1982; Айала, 1981) говорит о непреодолимости возникающих затруднений.

¹ Эти факты противоречат обычному мнению о невозможности отбора в чистых линиях, основанному на классических опытах Иогансена (1933) с фасолью. Ученые о генетической ассимиляции неустойчивых признаков позволяют теперь дать этим опытам новую интерпретацию. Для того чтобы лабильная реакция могла быть закреплена отбором, недостаточно одной лишь скрытой гетерогенности ее носителей. Необходимо также: а) чтобы последние осуществляли эту реакцию в одних и тех же уклоняющихся условиях и б) чтобы отбор вначале велся в этих же самых условиях. Оба эти требования в опытах Иогансена не соблюдались, и индивидуальные причины одинаковых модификаций размеров зерен не контролировались. Приблизительным подобием такого опыта была бы попытка закрепить какой-либо термоморфоз у дрозофилы с помощью его проявлений, полученных при противоположных отклонениях температуры развития, и ведя отбор среди непосредственных потомков, выращенных при нормальных условиях.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА КАК ВЫРАЖЕНИЕ СВЯЗИ ГЕНОТИПА И ФЕНОТИПА

Адаптивная норма не исчерпывает возможностей развития индивидуальной зародышевой клетки. Вокруг нормального фенотипа лежит область разнообразных неустойчивых уклонений (морфозов), возникающих при нарушениях условий развития. Совокупность таких реакций, реализуемых на основе гетерогенной совокупности зигот (способных в обычных условиях к нормальному формообразованию), образует «мобилизационный резерв» популяции, т. е. скрытую изменчивость, составляющую, по теории Шмальгаузена (1941, 1968б), потенциальный материал эволюционных преобразований (Шишкин, 1981, 1984а, б). Но наряду с этими уклонениями существует на первый взгляд и другой их источник — мутационные вариации генома зародышевой клетки, нарушающие развитие адаптивной нормы даже в обычных для нее условиях. Именно эта категория aberrаций и рассматривается большинством эволюционистов как материал естественного отбора. Возникает вопрос: действительно ли речь здесь идет о двух разных категориях уклонений и как они соотносятся с нормальным развитием? В чем состоит общность функционирования «нормальных» и «мутантных» геномов, позволяющая рассматривать их как варианты единого видового генотипа? Ведь если единичные мутационные нарушения не выводят развитие за пределы видоспецифической области аномалий (Дубинин, 1966б, с. 240; Майр, 1968), то это с тем большей очевидностью относится к нарушениям, вызванным внешними факторами. Напрашивается мысль, что ограничения в обоих случаях одни и те же. В самом деле, параллелизм фенотипического проявления мутационных и модификационных изменений, наблюдаемый как в природе, так и экспериментально, а также параллелизм между наследственными (устойчивыми) и модификационными признаками у близких рас и видов составляет хорошо известный факт, положенный в основу ряда исторически связанных, хотя и глубоко различных эволюционных теорий (неоламаркистские концепции, идея «органического отбора» Моргана—Болдуина и теория стабилизирующего отбора). Эта общность дает нам право полагать, что вся присущая виду совокупность возможных путей онтогенетической реализации есть проявление устойчивых свойств целостной системы развития и что эволюционный процесс ведет к изменению структуры всей этой системы.

Если каждому виду действительно свойствен ограничен набор вариантов онтогенетического осуществления, то очевидно, что он составляет специфическое «пространство возможностей», характеризующее поведение данной системы. Для отдельной зиготы это пространство дефинитивных состояний может быть выражено на плоскости полем (разорванным на дискретные участки), а пути его реализации — пучком расходящихся траекторий, из которых в типичном случае лишь одна (с ее конечными ответвлениями) соответствует адаптивной норме, понимаемой как более или менее узко ограниченный участок поля (рис. 1, а, б). Для всех зародышевых клеток вида указанное пространство является одинаковым (эквивинальным), и индивидуальные различия между ними (и прежде всего их геномами) заключаются лишь в относительной вероятности осуществления различных траекторий развития при данных внешних условиях. Все те варианты генома, для которых нормальный фенотип составляет наиболее вероятный (устойчивый) итог развития (рис. 1, б, p_1 — p_3), могут быть выделены как генотипическая норма; остальные же составляют то, что обычно именуется мутациями, хотя на самом деле все геномы в популяции являются мутантами по отношению друг к другу. Любое возмущение системы развития, не разрушающее ее (т. е. позволяющее закончить развитие), может в таком случае лишь изменить выбор конкретной траектории, но не в состоянии дать результат, лежащий за пределами видоспецифического пространства возможностей. Иначе говоря, реакция системы на возмущение будет всегда в конечном счете отражать специфику ее самой независимо от того, имело ли место внешнее воздействие на ход развития или же нарушение структуры самой зародышевой клетки.

Подобная теория системы развития, описывающая соотношения между индивидуальной структурой зиготы, условиями развития и конечным результатом, далеко еще не создана. И все же главные ее принципы ясны уже давно. Можно утверждать, что основу для нее заложило представление Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1938, 1940) о сводимости

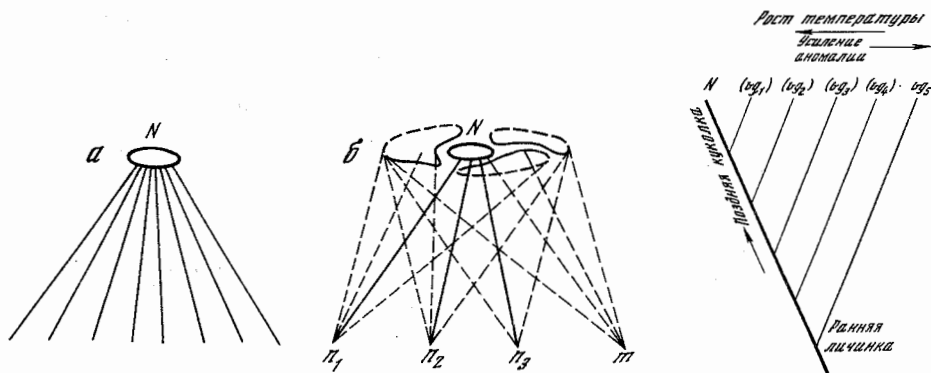


Рис. 1. Соотношения между зиготами и типами развития

а — эквивалентность типичного развития нормальных гетерогенных зигот; б — ограниченность видоспецифического пространства возможностей развития при любых вариациях зародышевого генома. Сплошные линии — стабильный путь, прерывистые — лабильные пути развития; n_1 — n_3 — нормальные зиготы, m — аномальная, N — адаптивная норма

Рис. 2. Зависимость аллельных изменений фенотипа от количественных градаций фактора, управляющего переключением путей развития (на примере крыловой мутации *vestigial* у дрозофилы). Усиление теплового воздействия на личиночное развитие ведет к изменению фенотипа мутантов в сторону более слабых аллелей, вплоть до совпадения с нормой: момент уклонения развития от нормального пути смещается на все более поздние стадии

N — норма, vg_1 — vg_5 — фенотипы аллельной серии

всех фенотипических уклонений независимо от их начальных причин к количественным сдвигам внутри системы развития. Другим важным элементом является учение К. Уоддингтона (Waddington, 1957) об эпигенетическом ландшафте как структуре этой системы и о генетической ассимиляции как способе его перестройки. Мы попытаемся связать эти взгляды в одну непротиворечивую концепцию и проследить наиболее очевидные выводы из них, согласующиеся с экспериментальными данными генетики. Понятие видоспецифической системы развития используется нами вслед за указанными авторами наряду с такими синонимами, как «реактивная система» или «эпигенетическая система». Сходное значение имеет и общеупотребляемое понятие «нормы реакции» (Johannsen, 1926), обозначающее возможности эпигенетической реализации индивидуального генотипа.

Представления Гольдшмидта о системных свойствах индивидуального развития исходят из уже упомянутого факта параллелизма мутационных и модификационных изменений (впервые экспериментально показанного с генетическим контролем Н. В. Тимофеевым-Ресовским в 1926 г.). Как следует из опытов с дрозофилой и другими организмами, эффект практически любой мутации, включая и его плейотропные проявления, может быть получен в виде морфоза (фенокопии) с помощью шоковых воздействий на тот или иной из чувствительных периодов развития. Отсюда Гольдшмидтом был сделан вывод, что оба типа явлений имеют одну и ту же физиологическую основу — неспецифические нарушения нормальной координации событий развития, а именно рассогласования скоростей морфогенетических реакций и изменения количеств, концентраций и времени взаимодействия реагирующих веществ. Возможности таких нарушений, допускающих завершение развития, имеют ограничения в рамках системы, а тем самым ограничен и набор осуществимых для нее фенотипических уклонений. Мутации в данной системе способны вызвать лишь те аномалии, которые могут быть получены и внешними воздействиями, приводящими к аналогичным количественным сдвигам в ней. Мутационные эффекты, включая и все их плейотропные проявления, являются не свойством гена, а эмбриологическим следствием времени, места и типа первичного нарушения развития, вызванного мутацией (Гольдшмидт, 1933; Goldschmidt, 1938, 1940, 1955; Камшилов, 1940; Шмальгаузен, 1982). Характер аномалий в итоге отражает целостные свойства самой системы, а не специфику действия того или иного хромосомного локуса.

Все это обосновывается многочисленными данными по фенотипическому анализу мутаций, например, таких, как *Var* или *vestigial* у *Drosophila melanogaster*. Фенотипы всего ряда аллелей (вплоть до нормы) для каждой из них могут быть получены градицией температурных воздействий на личинку. Очевидно, что специфические аллельные изменения фенотипа выявляются здесь реакцией системы развития на чисто количественные изменения какого-то фактора, чувствительного к температуре среды. При этом чем меньше отклонение фактора от нормы (оно нейтрализуется у названных мутаций повышением температуры), тем позднее нарушается развитие (рис. 2). Так, при максимальном выражении эффекта *vestigial* дефект проявляется уже на стадии имагинального диска крыла, и оно не развивается дальше основания; при минимуме же редукции крыло формируется полностью, и лишь затем его пластинка частично лизируется у куколки (Goldschmidt, 1938, 1955). В ряде случаев природа количественного фактора, детерминирующего характер качественной фенотипической аномалии, может быть определена несколько более конкретно. Например, им может быть скорость роста и сегментации зачатка, как это показано для мутации *aristopedia* (у дрозофилы), связанной с превращением перистого отдела антенны (аристы) в структуру, подобную лапке конечности. У мутанта скорость роста имагинального диска повышена до уровня, свойственного в норме зачатку конечности; но при задержке роста с помощью колхицина развитие остается в рамках нормального пути (Балкашина, 1928; Goldschmidt, 1938, 1955). У мышей действие мутации *Dh*, вызывающей полидактилию задних конечностей, основано на замедлении гибели клеток апикального эктодермального гребня, вследствие чего пролонгируется его индуктивное действие на почку конечности. Напротив, мутация *Os*, ускоряющая отмирание гребня и сокращающая срок индукции, ведет к олигодактилии или даже редукции самой почки (Конюхов, Нончев, 1981). Примеры подобного рода заставляют многих исследователей признавать неспецифическое и не прямое воздействие генов на выбор реализуемого фенотипа (Wolpert, 1976; Alberch, 1982).

Если характер аномалии действительно не определяется прямо спецификой начального нарушения, то очевидно, что это должно обнаруживаться и при разных способах внешнего воздействия на развитие. Эксперименты с фенотипиями подтверждают это. Многие типы шоков, направленные на один и тот же чувствительный период развития, дают одинаковый результат, и, наоборот, один и тот же шок может вызвать качественно разные аномалии в зависимости от затронутой им фазы развития, а также его силы и продолжительности (Goldschmidt, 1955). С другой стороны, мы должны ожидать, что и разные по своей природе генетические нарушения будут приводить к тождественным аномалиям. Это действительно имеет место. Весь опыт экспериментальной генетики говорит о том, что уникальных по своему эффекту мутаций, по-видимому, не существует (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966), и это означает лишь иную формулировку тезиса Гольдшмидта о неспецифичности воздействия мутаций на систему развития. Соответственно исследователями выделяются более или менее обширные «гетерогенные группы генов», имеющих различную локализацию, но вызывающих сходные или идентичные аномалии при мутировании. Характерный пример — группа *minute* у дрозофилы (укорочение торакальных щетинок), охватывающая около 60 локусов в трех хромосомах (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). Точно так же фенотип *bithorax* (удвоение среднегруди) может быть получен мутацией одноименного локуса в III хромосоме, комбинацией мутаций в трех разных хромосомах и, наконец, на основе «нормального» генома — с помощью шокового воздействия на личинку (Waddington, 1966). То же самое обнаруживается и при анализе природных фенотипических отклонений, где одни и те же их типы оказываются связанными с мутациями в разных хромосомах или просто с внешними воздействиями (например, фенотип *Abnormal abdomen* у дрозофилы; Голубовский и др., 1974). Наконец, хорошо известно, что одинаковые нормальные или аберрантные признаки у близких видов или географических рас одного вида очень часто реализуются на разной генетической основе; к таким обычным примерам относятся параллели в окраске лепестков у видов хлопчатника (Харланд, 1937) или крыльев у бабочек, в частности, желтая окраска у германской и итальянской форм *Callimorpha dominula* или белая — у английской и канадской форм *Biston betularia* (Goldschmidt, 1940; Шеппард, 1970). При генетическом анализе эти

аналоги дают разные типы расщепления. В случае разных видов, где такой анализ обычно затруднен, подобные примеры принято связывать с параллельными, или гомологичными, мутациями; но на самом деле мы должны подразумевать здесь не наличие «того же гена», а сходство эпигенетических систем, допускающих осуществление одного и того же пути развития при разной генетической структуре (Goldschmidt, 1945).

Все эти факты ясно указывают на неопределенный в целом характер соответствия между первичными элементарными нарушениями процесса развития и его тем или иным конкретным итогом. Совокупность таких итогов сохраняет в пределах вида устойчивость по отношению к вариациям условий развития, т. е. ни один фенотипический признак не детерминирован фиксированной комбинацией состояний хромосомных локусов и внешних факторов. Этот контраст (асимметрия) между множественностью возможных условий развития и ограниченностью спектра его возможных исходов показывает, что здесь сопоставляются события, относящиеся к разным иерархическим уровням одной целостной динамической системы, обладающей устойчивым поведением. По существу фенотипический анализ мутантных аномалий вскрывает то же самое системное свойство развития, с которым столкнулась ранее экспериментальная эмбриология, — принципиальную невозможность сведения итога развития к определенной сумме начальных причин. Но вдобавок становится очевидным, что это касается не только нормального хода онтогенетического процесса, но и всего пространства его аберраций.

Все это, разумеется, не означает отрицания специфики первичной функции геномных локусов. Речь идет лишь о том, что ее изменения сами по себе не детерминируют признаков фенотипа, а выражаются в количественных нарушениях определенных параметров системы развития, на которые она реагирует качественным образом, изменяя выбор реализуемого в ней фенотипического результата. Тем более не имеется в виду идентичности первичных продуктов различных элементарных нарушений, вызывающих одинаковые аберрации. Различен должен быть и механизм их действия. При геномных изменениях — это те или иные цепи реакций, ведущие к нерегулируемым сдвигам в определенной фазе развития; внешние же стимулы нарушают эту фазу более прямым путем (Goldschmidt, 1955).

Изложенные представления подразумевают, что параметры морфогенетических процессов, составляющих развитие, характеризуются в каждой эпигенетической системе определенным рядом пороговых значений, в зависимости от достижения которых происходит выбор той или иной траектории развития. Необходимо уточнить, как этот выбор осуществляется, и попытаться понять, в чем состоит различие между нормальным и аберрантными путями развития в пределах одной системы. Ответ на эти вопросы в значительной мере проясняет предложенная Уоддингтоном (1947, 1960, 1970a; Waddington, 1957, 1966) модель эпигенетического ландшафта, описывающая общие свойства системы развития в виде серии ветвящихся наклонных долин, дивергирующих из общей начальной точки (рис. 3, 7). Эта модель имеет двоякий смысл. Во-первых, она отражает обычную интерпретацию развития как иерархию этапов все более специфической дифференциации зачатков, ведущей к последовательному ограничению их дальнейшей формативных возможностей. При этом система траекторий, или долин, по которым «движутся» отдельные процессы, символизирует ограниченность и определенную дискретность путей дифференциации, возможных для дериватов данного зародыша или зачатка. Это свойство развития составляет хорошо известный факт, демонстрируемый, например, поведением эмбриональных тканей в эксплантатах (Светлов, 1964). Другой и более существенный смысл модели Уоддингтона состоит в том, что она позволяет изобразить путь нормального развития отдельного зачатка (и в пределе — всего организма) на фоне всего поля потенциальных возможностей его развития в пределах эпигенетической системы, свойственной данному виду. В этом случае нормальному пути соответствует глубокая долина, или креод (буквально — «необходимый путь»), а альтернативным возможностям — ее более пологие ответвления. Уклонение на любое из них связано с преодолением более или менее высокого порога (отделяющего эту долину от дна креода) и означает нарушение нормального хода развития. Но поскольку точки ответвлений соответствуют понижениям стенок крео-

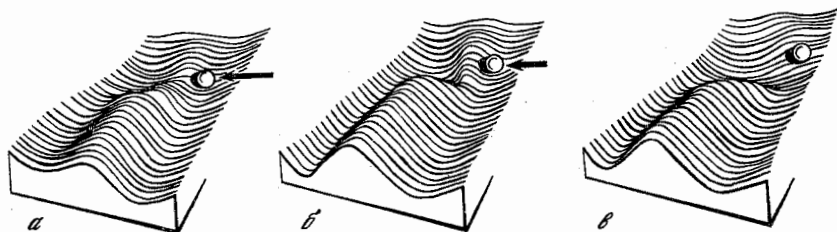


Рис. 3. Соотношения между строением эпигенетического ландшафта и характером повреждающего воздействия

a — уклонение развития на боковую долину за счет сильного внешнего воздействия (длинная стрелка); *в* — такое же уклонение под действием сильной мутации, вызывающей нарушение креода; *б* — промежуточное состояние (по Уоддингтону, 1957, интерпретация изменена)

да (рис. б), то они обозначают моменты относительной неустойчивости в выборе детерминации, т. е. чувствительные периоды, с воздействием на которые связано получение экспериментальных aberrаций.

Устойчивое (канализированное) развитие, или движение по креоду, ведущее к адаптивной норме, обеспечивается его регуляцией. Последняя выражается в том, что процесс, будучи отклонен тем или иным воздействием, снова «скатывается» в русло долины, если смещение не вышло за пределы ее склонов. Поскольку с течением нормального развития способность его к регуляции обычно падает, то это означает постепенное выполаживание креода. При наличии нескольких адаптивных норм система развития имеет несколько альтернативных креодов, выбор среди которых контролируется или факторами среды (при модификационном полиморфизме), или закономерным рекомбинированием хромосомного аппарата (например, детерминация пола). В отличие от нормы aberrантные пути развития, представленные выположенными долинами, имеют ограниченные возможности регуляции и их итог относительно лабилен (что является общим правилом для мутаций и неадаптивных морфозов; Шмальгаузен, 1968б, Уоддингтон, 1944, 1970а). Другими словами, дискретность этих путей по отношению к норме не означает их устойчивости. В свою очередь и сама эта дискретность не абсолютна и проявляется тем слабее, чем позже в развитии наступает необратимое уклонение. Например, она минимальна или отсутствует у слабых выражений таких мутаций у дрозофилы, как *eyeless* или *vestigial* (Goldschmidt, 1938; Рапопорт, 1943).

Таким образом, эпигенетический ландшафт характеризует видоспецифичное пространство возможностей развития, охватывающее области устойчивого течения процесса (креоды), области наиболее вероятных aberrаций (боковые долины) и зоны с минимальной вероятностью осуществления (водоразделы между долинами, которые траектория развития всегда стремится покинуть). Эта структура отражает свойства целостной динамической системы, показывая, что ее реакция на возмущения зависит от того, какая точка ее пространственно-временного протяжения подвергалась воздействию. Чем ближе она к области креода, тем более вероятно, что весьма различные по своей природе воздействия будут одинаково забуферены и, наоборот, в зонах неустойчивости сходные причины могут иметь глубоко различные последствия. В более общей форме ход всего развития как многокомпонентной системы может быть описан движением точки в многомерном (фазовом) пространстве, где ее координаты в каждый момент времени соответствуют мерам отдельных взаимодействующих элементарных компонентов (Waddington, 1957). Креоды соответствуют наиболее устойчивым траекториям, способным притягивать к себе близлежащие точки; вся же совокупность возможных траекторий в этом пространстве составляет «фазовый портрет» системы (Белоусов, 1979; Белоусов, Чернавский, 1977), наглядным отображением которого и является трехмерная модель эпигенетического ландшафта. Демонстрируемая ею относительно простая упорядоченность системы развития есть «свойство высшего порядка» по отношению к функциям элементарных геномных единиц (Waddington, 1957, с. 34) и основывается на взаимодействии всей их совокупности.

Рассмотрим теперь характер реакций эпигенетической системы на элементарные возмущения. Очевидно, что такие воздействия не могут преобразовывать саму систему, а лишь меняют ее состояние. Они либо изменяют выбор траектории в пределах ее ландшафта, либо поддаются регуляции и вообще не меняют исхода развития. В обоих случаях конечный результат определяется свойствами самой системы.

В случае воздействий, интенсивность которых превышает возможности регуляции канализированного развития, их эффект, очевидно, может иметь две количественных интерпретации. Либо уровень какого-то критического фактора, способного отклонить развитие в боковую долину, перерастает порог, допустимый в данной временной точке для нормального хода процесса, либо исчезает сам этот порог, отделяющий креод от данной долины (т. е. повышается чувствительность к переключающему фактору). Наконец, возможны оба типа изменений вместе. Очевидно, в этом и состоит суть тех количественных сдвигов, к которым, как показал Гольдшмидт, неизбежно должны сводиться последствия всего разнообразия элементарных воздействий на систему развития.

Исходя из сказанного, можно описать возможные результаты воздействия отдельного повреждающего фактора на индивидуальные циклы развития в нормальной гетерогенной популяции. Все зиготы одного вида принадлежат вариантам одной и той же эпигенетической системы; их генетические различия при одних и тех же условиях развития обуславливают индивидуальные детали моделировки ландшафта (разную высоту порогов между отдельными долинами, различия в степени выраженности последних). Для нормальных зигот эти различия минимальны, т. е. путь, ведущий к нормальному фенотипу, является для них наиболее устойчивым (канализированным) и обнаруживает в этом отношении лишь частные вариации, выражаемые как локальные различия в высоте защитных порогов креода.

Для элементарных воздействий, способных вызвать здесь отклонения развития от нормы, возможны три основных ситуации (Шишкин, 1984а, б). 1. Резкое изменение генома, приводящее к столь сильному снижению защитного порога на определенном участке креода, что независимо от вариаций его прежней высоты развитие неизменно уклоняется на один и тот же боковой путь (рис. 3, в). Это — идеальная мутация, наиболее удобная для генетического анализа, т. е. такое локусное изменение, которое при введении в любой вариант генома вызывает с максимальной вероятностью определенную аномалию развития. Однако на деле результат все же должен оказаться не вполне устойчивым, поскольку сглаженность аберративных долин ландшафта сама по себе исключает эффективную регуляцию ими онтогенетических траекторий. И действительно, на практике выражение даже сильных «сырых» мутаций остается изменчивым (Уоддингтон, 1970а). 2. Противоположная ситуация — предельное сильное внешнее воздействие на ход развития, преодолевающее любой порог его устойчивости в данной временной точке и приводящее в данном цикле развития к тому же результату, что и сильная мутация (рис. 3, а). 3. Между этими двумя крайними случаями лежит огромная область промежуточных состояний, когда характер и сама возможность отклонения зависят от конкретного соотношения между особенностями эпигенетического ландшафта и условиями развития (рис. 3, б). Действие одной и той же мутации будет либо лежать ниже порога нарушения, либо преодолевать этот порог в различных точках креода — в зависимости от индивидуальных особенностей ландшафта (определяемых исходной конституцией генома) и колебаний факторов среды. И наоборот, одни и те же отклонения должны возникать при различных комбинациях внешних и внутренних условий развития. В этих случаях говорят о мутациях с неустойчивым выражением и проявлением, т. е. не показывающих при анализе правильного менделевского наследования.

Эта последняя, наиболее типичная ситуация соответствует реальной картине неопределенной изменчивости, наблюдаемой в природных популяциях. Общеизвестен факт отсутствия или редкости в них той категории аберраций, которая может быть охарактеризована как доминантные мутации с хорошим проявлением (Гершензон, 1941). При этом даже крупные однотипные аберрации при анализе оказываются связанными с разными хромосомами или частью индуцированными извне (например, Abnormal ab-

domen у дрозофилы; Голубовский и др., 1974). При наличии достаточно больших выборок таких фенотипов они показывают самые различные градации по устойчивости наследования — от соотношений, близких к менделевским, до полной потери проявления (например, фенотип «пятнистые глаза» у дрозофилы; Дубинин и др., 1937). Поэтому внутри таких групп изореагентов авторы часто вообще не решаются провести границу между наследственными (мутационными) и ненаследственными (модификационными) изменениями (Балкашина, Ромашов, 1935) или же ищут ее между линиями с минимальным наследованием абберации и линиями с полным его отсутствием. Вполне очевидно, что речь здесь идет о границе, которой нет в природе. Все фенотипы одного класса представляют собой варианты реализации одной и той же онтогенетической траектории, различающиеся по степени устойчивости в силу того, что они обусловлены самыми различными сочетаниями индивидуальной генетической конституции и факторов среды. Понятия «мутации» и «модификации» на деле совершенно несопоставимы, так как первое относится к сравнению особей, а второе — к сравнению возможностей развития одной и той же особи. Все одинаковые фенотипы (как и любые другие) всегда генетически не идентичны и потому могут рассматриваться как скрытые мутанты по отношению друг к другу безотносительно к результатам гибридного анализа. С другой стороны, любой фенотип, оцениваемый на основе такого анализа как мутантный, представляет собой лишь одну из возможностей развития в пределах эпигенетической системы данной зиготы, т. е. одну из альтернатив (модификаций) по отношению к нормальной для вида траектории. Последнее особенно очевидно для тех случаев, когда возвращение на эту траекторию практически легко осуществимо путем изменения условий развития (например, мутации *pennant*, *vestigial*, *Abnormal abdomen* и др. у дрозофилы; Шмальгаузен, 1968).

Итак, гетерогенность однотипных аномалий развития, предсказываемая моделью эпигенетического ландшафта, подтверждает реальную картину их наследования в природных популяциях. Точно так же подтверждается и другой вывод из этой модели — что одни и те же внешние возмущения будут, как правило, вызывать разнонаправленные отклонения от нормального развития в соответствии с индивидуальной конституцией затрагиваемых ими зигот. Усиление изменчивости при нарушении нормальных условий, отмеченное еще Дарвином, составляет хорошо известный факт, сравнимый с разложением луча света при прохождении через призму (Лобашев, 1947). Переход популяции под действием экстремальных условий от фенотипического единообразия к проявлению разнонаправленных вариаций был обозначен как вскрытие «мобилизационного резерва» изменчивости (Шмальгаузен, 1941; Гершензон, 1941). Это явление означает, что канализирующие механизмы развития, забуферивающие индивидуальные генетические отличия особей, оказываются нарушенными при достижении некоторого порога внешних воздействий, в результате чего эти отличия проявляются в виде фенотипических аббераций. Все нормальные зиготы в популяции различаются как по ширине интервала условий, допускающих канализированное развитие, так и по характеру морфозов, осуществляемых ими в одних и тех же запредельных условиях (рис. 4, 5).

На основе представления об эпигенетическом ландшафте возможны и другие предсказания, доступные экспериментальной проверке. Если нарушение нормального развития органа А, обусловленное мутацией (или любым повреждающим воздействием), сводится к изменению меры какого-то фактора, дестабилизирующего траекторию А, то можно ожидать, что при искусственном переключении развития данного зачатка в направлении органа Б его новая траектория будет независима от указанного фактора, т. е. окажется «вне досягаемости» мутаций, воздействующих только на орган А. И наоборот, мутации, задевающие развитие органа Б, должны действовать и на любой другой зачаток, детерминированный в направлении Б, т. е. чувствительность зачатков к тем или иным нарушениям должна определяться не столько их нормальной детерминацией, сколько выбором фактического пути их развития. Эти закономерности действительно были установлены И. А. Рапопортом (1941), показавшим, что у дрозофилы эффект доминантной мутации *Met*, ведущей к поглощению презумптивного материала крыла мезотораксом, не подвергается каким-либо изменениям при введении

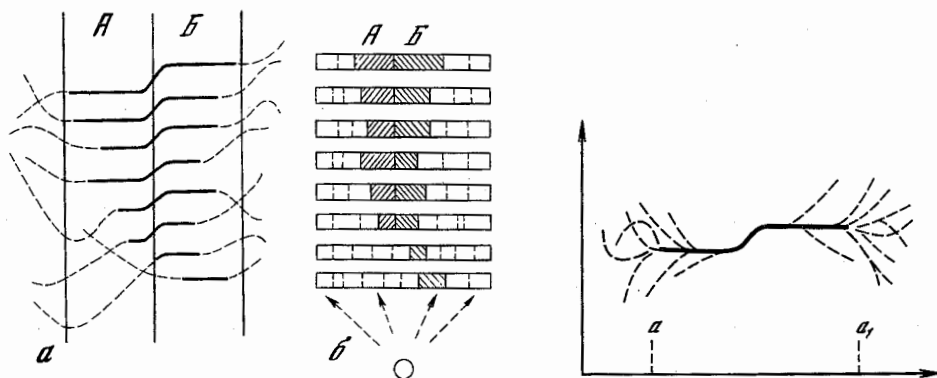


Рис. 4. Индивидуальные внутривидовые различия в устойчивости нормального формирования

a — кривые зависимости фенотипической реализации отдельных геномов от внешних условий; сплошные участки соответствуют норме (с модификациями *A* и *B*), пунктирные — неадаптивным морфозам; *b* — модификационные спектры, контролируемые этими геномами в одном и том же интервале условий, выходящем за пределы нормальных. Участки спектров, соответствующие модификациям *A* и *B*, заштрихованы

Рис. 5. Зависимость формирования от условий развития

Сплошная линия соответствует общей для популяции адаптивной норме (с двумя модификациями); пунктиры соответствуют индивидуальным морфозам. По горизонтали — изменение среды, по вертикали — результат развития: *a* — *a*₁ — интервал условий, допускающих нормальное развитие

в геном различных крыловых мутаций. С другой стороны, мутации, в норме влияющие на строение спинных щетинок, но не задевающие крыло, оказывают такое же действие и на гигантский мезоторакс, измененный мутацией *Met*.

Из рассмотренных представлений следует еще один вывод — что дискретность изменений фенотипа, вызываемая мутациями одного хромосомного локуса, выражает свойства целостной системы развития, а не непосредственно самих этих мутаций. Еще ранними работами Гольдшмидта (1916—1917 гг.) по механизму определения пола и С. Райта (Wright, 1916) по фенотипу мутаций альбинизма было показано, что в основе аллельных изменений лежат градации одного и того же фактора (например, количества вещества или скорости реакции), действующие с пороговым эффектом. С точки зрения модели эпигенетического ландшафта эта дискретность реагирования (убывающая в поздних стадиях развития) является неизбежным следствием того, что устойчивость канализированной траектории к колебаниям уровня тех или иных морфогенетических факторов снижается во времени прерывисто, образуя перепады в точках «чувствительных периодов», соответствующих ответвлениям аберративных долин (рис. 6, *a*). Чем больше уровень данного фактора выходит под действием мутаций за регулируемые пределы, тем более раня из этих критических фаз оказывается заделой, т. е. реализуется траектория, все более глубоко дивергентная по отношению к нормальной. Колебания фактора между двумя пороговыми уровнями (рис. 6, *b*, уровни *B* и *C*), определяющими предельные возможности осуществления данного отклонения, не получают фенотипического выражения, и все вызывающие их однолокусные мутации будут расцениваться как один и тот же аллель. Выход фактора за один из порогов приведет к дискретному изменению фенотипа, т. е. переключению развития на более раннее или более позднее ответвление нормальной траектории.

Едва ли нужно пояснять, что концепция эпигенетической системы объективно лежит в основе теории стабилизирующего отбора. Представление о развитии как системе с ограниченным набором наиболее вероятных траекторий (фенотипических состояний) позволило разрушить непроходимую грань между мутационными и экзогенными изменениями, существовавшую для классической генетики (Dobzhansky, 1947, с. 209), сведя и те и другие к дискретным реакциям целостной системы на количественные изменения переключающих эпигенетических факторов (Шмальгаузен, 1982, с. 82, 89, 103, 170—173). Установление этой закономерности открыло путь к пониманию того, что устойчивость наследования представляет собой не свойство отдельных хромосом-

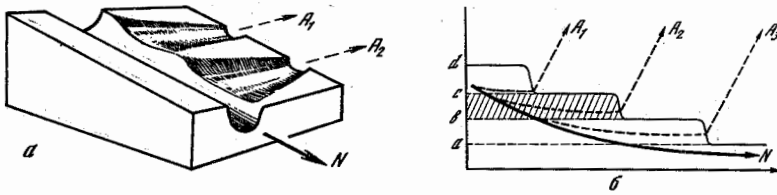


Рис. 6. Дискретность aberrаций как выражение ступенчатого снижения помехоустойчивости канализированного развития

a — участок эпигенетического ландшафта, показывающий перепады высоты стенок (порогов устойчивости) креста в местах ответвления aberrативных долин; *b* — зависимость характера aberrации от соотношения между уровнем повреждающего морфогенетического фактора и устойчивостью креста. В промежутке между двумя порогами устойчивости (заштрихован) колебания меры фактора не меняют типа развития; *a*, *b*, *c*, *d* — пороговые уровни устойчивости последовательных отрезков креста, $A_1 - A_3$ — aberrативные пути развития, *N* — нормальный ход изменений уровня фактора и типичный путь развития. По вертикали — уровень фактора, по горизонтали — время

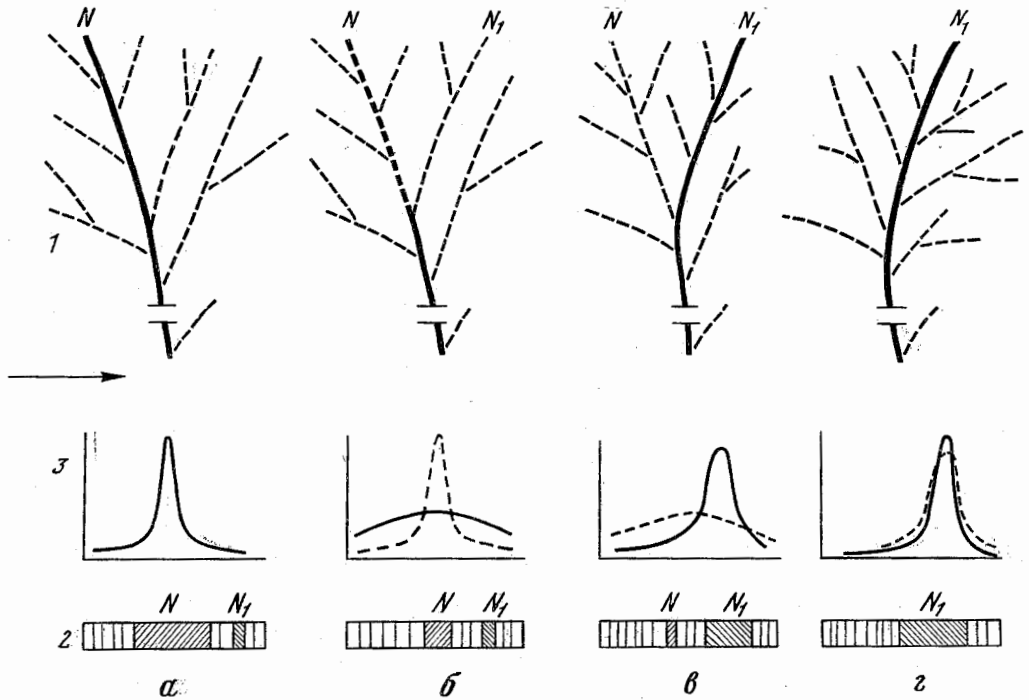


Рис. 7. Перестройка системы развития в ходе становления новой элементарной адаптации

1 — изменения эпигенетического ландшафта, *2* — типичные изменения модификационных спектров, *3* — изменения дисперсии преобразуемого адаптивного признака в популяции: *a* — канализированное развитие фенотипа *N* (соответствующего главной полосе в спектрах и пику вариационной кривой); *b* — дестабилизация развития, ведущая к снижению частоты фенотипа *N* и уменьшению его роли в спектрах; *в*, *г* — две последовательные стадии канализации онтогенетической траектории N_1 с развитием вокруг нее новой сети aberrативных долин. Фенотип N_1 из неустойчивого морфоза превращается в новую адаптивную норму; прежняя норма становится морфозом или исчезает. Жирными линиями выделены кресты; заштрихованы типы развития, соответствующие последовательным нормам. По вертикали — частота встречаемости признака, по горизонтали — изменение признака

ных генов, а результат создания отбором новой организации генотипа, обеспечивающей канализированное развитие прежде лабильного (ненаследственного) признака. Наследственность превратилась тем самым в целостное и исторически обусловленное свойство, определяемое как устойчивость результата эпигенетических взаимодействий (Шмальгаузен, 1982; Waddington, 1957), а естественный отбор из сортировщика независимых от него наследственных единиц превратился в механизм создания наследуемых изменений.

Представления Шмальгаузена (1968а, 1982) об историческом становлении новых адаптивных признаков легко интерпретируются как описание преобразований видо-специфичного эпигенетического ландшафта. Весь процесс, согласно этим взглядам, начинается каждый раз с лабилизации развития прежней нормы (рис. 7, а, б; N) и отбора одной из возникающих при этом элементарных неадаптивных реакций. Это означает, что в новых условиях индивидуальные варианты ландшафта реализуют различные аберрантные траектории, из которых одна ведет к наиболее жизнеспособному фенотипическому отклонению (рис. 7, б, N_1). По мере отбора в его пользу прежняя нормальная траектория все более теряет устойчивость безотносительно к условиям развития, т. е. ее долина сглаживается, что означает стирание различий в стабильности между прежней нормой и отбираемым отклонением (рис. 7, б, N , N_1). Постепенная селективная стабилизация новой адаптивной траектории превращает ее в креод (рис. 7, в, г, N_1); вместе с этим вся зона ландшафта вокруг нее превращается из области маловероятных событий в область наиболее обычных отклонений, т. е. она расчленяется новыми долинами. Таким образом, постепенно изменяется весь рисунок ландшафта (рис. 7, а—г). Другими словами, происходит изменение аберративного пространства эпигенетической системы.

Итак, на любом этапе своих эволюционных изменений система обнаруживает специфический набор возможностей развития, свойственный ей лишь в данный период ее истории. Поэтому утверждение, что материал эволюции составляют случайные генотипические вариации, является, по выражению Уоддингтона, «пустым» (Waddington, 1957, p. 188). Сколько бы случайными ни были нуклеотидные изменения хромосомной ДНК, их возможные воздействия на фенотип всегда ограничены исторически сложившейся структурой (ландшафтом) эпигенетической системы. Изменение этой структуры выражается на популяционном уровне как изменение характера неопределенной изменчивости (Камшилов, 1967). Поэтому указание Дарвина (1952) о том, что изменчивость не вызывается отбором, должно быть правильно понято. Независимым от отбора является лишь само ее наличие, но не характер ее фенотипического выражения.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА И ПОНЯТИЕ МЕНДЕЛЕВСКОГО ФАКТОРА

Изложенные представления неизбежно подводят нас к проблеме онтогенетической интерпретации менделевского наследования. Понятие менделевского фактора означает наличие двух устойчивых альтернативных (аллельных) состояний признака, каждое из которых наследуется в соответствующей «чистой линии» однозначно, а у гибридов (второго поколения) — в определенных числовых соотношениях. С эпигенетической точки зрения это означает, что развитие признака у сравниваемых групп особей канализировано в двух различных направлениях, причем помехоустойчивость каждого из них основана на взаимодействии всех элементов генотипа и выражается в нечувствительности к эффекту рекомбинаций, возникающих при скрещивании внутри данной группы (линии). При межлинейном скрещивании оба направления (креода) объединяются в одном эпигенетическом ландшафте как стабилизированные разветвления одной траектории, и исход развития в принципе может колебаться между двумя крайними ситуациями. При одной из них реализуется та или иная промежуточная-аберрантная траектория, что нередко дает не вполне устойчивый результат, который в практике менделевского анализа описывается как отсутствие единообразия гибридов первого поколения (Филипченко, 1924). Во втором случае (рис. 8) развитие направляется к

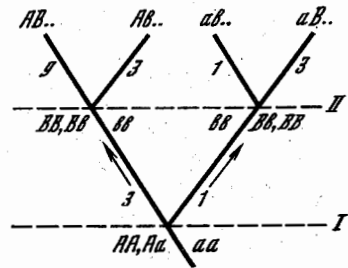
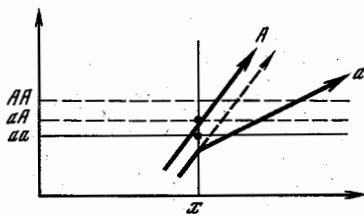


Рис. 8. Онтогенетический механизм менделевского наследования

Выбор пути развития у второго поколения гибридов стабилизированных линий с фенотипами A и a . Если к критическому моменту развития X уровень переключающего морфогенного фактора не превышает порогового значения aa , то развитие отклоняется от креода A на путь, соответствующий рецессивному фенотипу a . В случае превышения этого порога развитие продолжается в направлении более устойчивого (доминантного) фенотипа A . По горизонтали — время, по вертикали — мера переключающего фактора и направление развития. Aa , AA — надпороговые значения фактора, реализуемые у гибридов.

Рис. 9. Дигибридное расщепление как результат двух последовательных выборов между дихотомизирующими креодами в эпигенетической системе гибридов второго поколения. В первый критической фазе два реализуемых варианта развития дают соотношение 3:1 в зависимости от того, превышает или нет пороговое значение: (aa) фактора I . Во второй критической фазе, где выбор определяется уровнем фактора II (с пороговым значением bb), каждый из вариантов дифференцируется на два новых — также в соотношении 3:1. В итоге возникают четыре класса фенотипов в отношении 9:3:3:1. AA , Aa , aA , BB , Bb , bb — уровни переключающих факторов, определяемые рекомбинацией двух пар локусов; $AB..$, $Aa..$, $aB..$, $aa..$ — классы осуществляемых фенотипов

одной из двух имеющихся областей притяжения (креодов), т. е. имеет место выраженное доминирование. При любом варианте выбор пути развития зависит от неспецифического сдвига в фазе неустойчивой детерминации (точке разветвления креодов), связанного в конечном счете с функцией той или иной пары гомологичных геномных единиц. Последняя отождествляется моргановской хромосомной генетикой с аллельными состояниями менделевского гена. Как уже отмечено, феногенетический анализ аллельных серий фенотипов показывает, что их дискретность отражает не свойства самого детерминирующего фактора, а пороговую реакцию системы развития на его количественные изменения. С этой точки зрения действие пары локусов, ответственных при данном состоянии системы за переключения пути развития, может контролировать в ней три градации фактора — две крайних (родительских) — AA и aa и одну промежуточную (гибридную) — Aa , обозначаемые генетикой соответственно как гомо- и гетерозиготное состояния. Между ними лежат либо два критических порога, либо в случае доминирования только один (между уровнями aa и Aa — рис. 8). При этом кажется очевидным, что для упорядоченного осуществления каждого из родительских фенотипов не требуется совершенно одинаковой интенсивности действия «изоаллельных» локусов-переключателей (или тем более идентичности их нуклеотидной структуры). Достаточно лишь, чтобы суммарный эффект любой индивидуальной их пары, взятой из линии aa , не превышал порога, допускающего развитие в направлении соответствующего фенотипа (рис. 8). Как в общем случае, так и при доминировании это — порог между градациями aa и Aa . При скрещивании гибридов первого поколения в соответствии с законами расхождения хромосом в мейозе возникают, как известно, зиготы с локусными комбинациями всех трех типов в количественных соотношениях 1:2:1, что означает реализацию в тех же пропорциях трех соответствующих мер переключающего фактора и определяемых ими вариантов развития, т. е. происходит менделевское расщепление по фенотипам. При наличии в системе лишь одного порога переключения (доминировании) возникают лишь два исходных стабилизированных варианта в соотношении 3:1.

Любая упорядоченность биологических явлений должна рассматриваться как продукт естественного отбора (Майр, 1981), и в отношении правил менделевского наследования эта связь совершенно очевидна. Упорядоченность результата развития основана здесь на наличии в эпигенетической системе родителя соответствующих

креодов, которые могут возникать лишь в результате стабилизирующего действия отбора. Геномные мутации, как и другие единичные воздействия на систему, могут, как показано, лишь нарушать креоды, но сами по себе не создают помехоустойчивых путей развития. В соответствии с этим выражение «сырых» мутационных аномалий, как природных, так и экспериментальных, весьма изменчиво и в целом плохо подчиняется менделевским правилам (Дубинин и др., 1937; Гершензон, 1941; Камшилов, 1940; Шмальгаузен, 1968б), что и привело к возникновению понятий генотипической среды гена, а также экспрессивности и пенетрантности мутантного признака. Лишь эффекты наиболее крупных геномных нарушений показывают относительно малую зависимость от вариаций генотипа, т. е. такие мутации достаточно однозначно детерминируют определенный тип аномалии; но это соответствие все же никогда не бывает вполне стабильным¹.

Обусловленность правильного наследования предварительной стабилизацией скрещиваемых фенотипов очевидна уже из того факта, что законы Менделя были установлены именно на жестко отселектированных (стабилизированных) линиях носителей альтернативных признаков. О специфичности условий, при которых выполняются эти законы, особенно наглядно говорит содержание второго из них — закона независимой рекомбинации, указывающего, что при наследовании каждая пара аллельных факторов «ведет себя как единственная» (Филипченко, 1924), т. е. всегда дает во втором поколении гибридов расщепление на два родительских фенотипа на фоне любых вариантов рекомбинации всех остальных факторов. С точки зрения хромосомной генетики признание универсальности этого правила было бы равносильно неприемлемому для нее утверждению, что характер выражения гена не зависит от вариаций генотипической среды. Очевидно, что такая независимость возможна лишь при условии, что влияние рекомбинации на ход развития сублимировано предшествующим отбором, так что при любом ее варианте сохраняется лишь выбор из двух возможностей, определяемый в какой-то критический момент развития состоянием только одной пары локусов. В соответствии с этим действительно признается, что необходимой предпосылкой генетического анализа, опирающегося на менделевские правила наследования, является предварительный отбор линий по анализируемым признакам (Лобашев, 1966); и, в частности, с этого начинается анализ мутантных фенотипов. В представлениях генетики результатом такого отбора является создание чистой линии носителей мутантного аллеля, т. е. гомозигот по тому локусу, с которым отождествляется данный аномальный признак. С эпигенетической же точки зрения эта процедура означает стабилизацию прежде неустойчивой траектории развития признака, основанную на реорганизации всего генотипа данной линии (Waddington, 1957). Возникает вопрос: в чем же состоит «решающая» роль одной локусной пары в определении такого признака, выявляемая анализирующим скрещиванием? Прежде всего, она характеризует только его упорядоченное развитие, созданное селекцией, а не исходное состояние, при котором он был лишь неустойчивой аномалией. Во-вторых, эта определяющая роль относится не к **однозначному** каналу развитию признака, наблюдаемому в родительских линиях, а к **гибридному варианту**, где в одной эпигенетической системе совмещены две разные возможности такого развития. Сущность онтогенетического действия «детерминирующей» локусной пары в системе гибрида заключается в том, что на временном отрезке, соответствующем выбору между двумя траекториями, ее эффект выходит за рамки регуляции одного из альтернативных креодов, но остается в пределах нормы для второго, так что все равно осуществляется один из стабилизированных вариантов развития. От переключателя здесь зависит лишь **выбор** пути развития, но не само его **осуществление**, определяемое всем генотипом. Что же касается гомозиготности родительской линии по одному из членов «детерминирующей» пары, то, как уже сказано, это понятие означает не отсутствие вариабельности локуса,

¹ Последнее, в частности, касается крупных генетических аномалий у человека, которые, даже будучи доминантными, могут иногда не проявляться в гомозиготе и показывают в целом изменчивость выражения (например, полидактилия; Гершкович, 1968).

а ограниченность ее теми пределами, при которых действие его двойной дозы не нарушает устойчивого развития признака, маркирующего данную линию (рис. 8). Подобные пределы variability, ограничивающие возможности канализированного развития, существуют в данной системе для любой пары локусов, т. е. все они являются в этом смысле «детерминантами» признака.

Таким образом, понятие менделевского гена подразумевает определенное состояние видовой эпигенетической системы, при котором в ней благодаря отбору становятся возможными два устойчивых варианта развития признака, выбираемых в зависимости от сочетания состояний определенной пары хромосомных локусов. Поэтому законы их рекомбинации, определяемые поведением хромосом при мейозе и оплодотворении (расхождение и независимое комбинирование гомологов) получают при такой организации системы однозначное выражение в наследовании альтернативных признаков, и эта однозначность составляет сущность законов Менделя, т. е. менделевский ген — это показатель определенной упорядоченности эпигенетической системы, а не сам хромосомный локус. Последний получает свойства переключателя аллельных признаков лишь постольку, поскольку в системе развития гибридов существует сама возможность переключения, выражающаяся в наличии в ней двух стабилизированных креодов. Только в этих условиях приобретают смысл понятия гомо- и гетерозиготности, ибо они обозначают те градации эпигенетического эффекта локусной пары, которые в данной системе определяют выбор дискретных путей развития; положение же порогов между этими градациями, как и наличие самих включаемых ими путей, характеризуют систему, а не участок генома. При отсутствии в системе второго креода (т. е. при существовании у признака только одной нормы) любое геномное изменение (рекомбинация, мутация) может иметь лишь два эффекта — либо оно не задевает нормального развития, либо приводит к неустойчивым aberrациям, не показывающим правильного наследования (как это и наблюдается в отношении природной неопределенной изменчивости). Это свойство aberrаций означает, что для однокреодной системы понятие аллеля вообще теряет содержание, так как в ней просто нет альтернативной возможности устойчивого развития, поддающейся включению при каком-либо локусном изменении.

Из сказанного следует, что менделевский фактор — это не материальная частица, а отношение между двумя устойчивыми альтернативными состояниями эпигенетической системы («чистыми линиями»), выявляемое в гибридном анализе. Это отношение не существует вне сравнения указанных состояний. Число менделевских генов, которым определяется анализируемый признак в данной системе скрещиваний, означает не что иное, как число двоичных выборов между последовательными ветвлениями канализированных траекторий, которое должно быть сделано в системе развития гибрида, чтобы получить в итоге один из родительских фенотипов (рис. 9). Легко видеть, что если каждый такой выбор зависит в данной системе от одной пары локусов, дающей соотношение 3:1 при реализации двух соответствующих траекторий (креодов), то итоговое число возможных результатов развития (т. е. различающихся фенотипов) будет составлять 2^n , а их количественное соотношение $(3+1)^n$ где n — число последовательных критических фаз, соответствующих развилкам между дочерними креодами, или, что то же самое, число «детерминирующих генов» (рис. 9). Эти соотношения и составляют суть менделевского наследования.

Все это делает очевидным, что понятие менделевского аллеля и геномной мутации обозначают совершенно различные явления, относящиеся к разным иерархическим уровням системы. Менделевский ген с его аллельными состояниями характеризует такой способ организации системы, при котором широкий спектр вариаций генома как целого не выводит развитие за пределы ограниченного набора дискретных устойчивых путей; выбор среди них зависит каждый раз лишь от суммарного уровня активности одной определенной пары гомологических локусов. Напротив, геномная мутация означает элементарное возмущение в системе, которое может лишь нарушить ее упорядоченность, но не в состоянии создать новой. Отождествлять менделевский ген с участком хромосомы, а аллельное изменение с мутацией этого участка — значит наделять элемент системы свойствами самой системы.

Это отождествление, принятое, хотя и не без колебаний, моргановской хромосомной генетикой (Морган, 1937), заставляет нас вернуться к вопросу о возможности изменения гена под действием отбора. Такая возможность, как будто бы вытекавшая из ряда опытов (Castle, 1916), энергично отвергалась ортодоксальным моргановским учением, видевшем в гене локус, способный лишь спонтанно мутировать. Но даже если иметь в виду собственно локусы, то в сегодняшних представлениях — это полинуклеотидная матрица, чувствительность которой к отбору признается в известной степени даже нейтралистской теорией молекулярной эволюции. Тем более нет сомнений в отношении селективной обусловленности менделевских факторов (которые и выявляются методами классической генетики), ибо, как показано выше, они представляют собой просто символы эпигенетических соотношений, созданных отбором. Проще говоря, **менделевский ген есть продукт отбора** (Шишкин, 1984в).

Наиболее ясным экспериментальным доказательством этого являются опыты К. Уоддингтона по генетической ассимиляции (стабилизации) лабильных признаков (Waddington, 1957). Здесь отбирались крыловые морфозы у дрозофилы, такие, как *dumpy* или *bithogax*, полученные путем теплового воздействия на личинку, после чего потомство их носителей снова подвергалось тепловому шоку на той же стадии и отбору по той же дефинитивной аномалии. После нескольких поколений отбора указанные фенотипы стали появляться без действия шока, и из них были получены чистые линии. Таким образом, признаки стали устойчивыми (наследственными). При скрещивании их носителей с исходной нормальной культурой они выщеплялись с той или иной степенью пенетрантности (высокой у *bithogax*), что позволило рассматривать их как проявления соответствующих мутантных аллелей. Поскольку в исходной линии этих фенотипов заведомо не было, то возникает вопрос: откуда появился новый ген? Возможности ответа с традиционных позиций здесь весьма ограничены. Во-первых, допускается, что полученные стойкие фенотипы суть эффекты скрытых мутаций, лежащих при обычных условиях ниже порога проявления; отбор же объединил их в полиген с более сильным эффектом. Это наиболее обычное объяснение (Шеппард, 1970; Майр, 1974; Рьюз, 1977), вынужденное апеллировать к допущениям, лежащим за пределами анализа; однако и оно признает, что детерминирующий комплексный фактор есть продукт отбора. Другая возможность — это допустить существование гипотетического эффекта Болдуина, т. е. появление в ходе каждого эксперимента мутаций, совпадающих по выраженности с исходным морфозом; но тогда сама неизменность их появления в процессе отбора вырастает в очередную загадку¹.

Напротив, эпигенетическое объяснение эксперимента не встречает никаких трудностей, так как результаты здесь прямо соответствуют ожиданиям. Менделевский ген в общем случае обнаруживается лишь там, где есть два устойчивых альтернативных состояния признака; эти два состояния означают наличие в системе развития гибридов двух креодов; креоды же создаются стабилизирующим отбором. Стабилизация первично неустойчивого морфоза в рассмотренных опытах привела к созданию линии, в которой путь его развития приобрел свойства креода. Совмещение последнего в одной системе с прежним креодом, характеризующим нормальную линию (гибридный анализ), привело к осуществлению двух альтернативных вариантов признака, т. е. к менделевскому расщеплению. Отсутствие полного проявления ассимилированного признака указывает лишь на недостаточную стабилизированность его траектории.

¹ Интерпретация этих опытов самим Уоддингтоном вскрывает дуализм его представлений, отражающих стремление совместить эпигенетическое объяснение устойчивости фенотипа с идеей дискретной наследственности. Как эмбриолог-феногенетик Уоддингтон сознает, что получение наследственного признака, вызываемое генетической ассимиляцией, означает канализацию его развития, обусловленную всем генотипом и не зависящую от определенного локуса, т. е. поиски последнего заведомо непромерны. Но, как генетик, он тем не менее задается вопросом: откуда возник ген, определяющий включение ассимилированного признака? При этом понятие переключателя креодов у гибридов бессознательно подменяется понятием гена, детерминирующего признак в ассимилированной линии. В рассматриваемых случаях (фенотипы *dumpy* и *bithogax*) Уоддингтон, естественно, не находит удовлетворительного «генетического» ответа и вынужден допускать здесь появление случайных мутаций в направлении отбора (эффект Болдуина) вопреки собственному определению механизма генетической ассимиляции (Waddington, 1957, с. 166, 176, 180—182).

Таким образом, возможность строго упорядоченных эпигенетических переключений, составляющая сущность менделевского гена, возникла в результате отбора. Речь здесь идет в первую очередь не о создании отбором нового состояния локуса, а о приобретении этим локусом свойств переключателя.

Из всего сказанного легко понять, какой смысл должен вкладываться концепцией эпигенетической системы в процедуру менделевского анализа. Последний раскрывает нам не «генетическую основу» исследуемых признаков, а структуру целостной видоспецифичной системы развития, которую мы «проявляем» шаг за шагом с помощью стабилизации различных альтернативных траекторий, иерархически строящих эту систему и характеризующих ее потенциальные возможности. В зависимости от условий отбора одни и те же признаки могут быть стабилизированы различными путями, в результате чего выбор между их траекториями у гибридов будет зависеть каждый раз от разных локусов (что воспринимается исследователями как обусловленность данного признака в этих случаях неидентичными генами). Другими словами, подлинными инвариантами, определяющими выбор в признаковом пространстве данной системы, являются не состояния хромосомных локусов, а иерархические последовательности развилок (чувствительных точек) онтогенетических траекторий, упорядоченное переключение которых можно организовать с помощью отбора разными способами. Совокупность этих разветвлений и составляет ландшафт системы.

Инвариантность общего рисунка траекторий системы по отношению к их потенциально возможным «пусковым факторам» особенно наглядно выявляется в экспериментах по детерминации пола. У большинства ксеногамных организмов альтернативные комбинации половых признаков имеют простой хромосомный механизм переключения, т. е. наследуются как гетерозигота и рецессивная гомозигота по одному менделевскому фактору. При этом определение пола (например, у рыб и амфибий) в принципе можно полностью извратить с помощью гормональных воздействий или межрасового скрещивания таким образом, что зигота с генетической конституцией самца развивается в фенотипическую самку с нормальной репродуктивной способностью и наоборот; иногда удается с помощью отбора перенести механизм определения пола с половых хромосом на аутосомы; наконец, в ряде случаев у разных природных рас одного вида детерминация пола может осуществляться на основе противоположных вариантов гетерогаметности, т. е. мужского — XY и женского — WZ (Астауров, 1966). Все это ясно показывает, что способность гомологичных геномных элементов переключать развитие есть выражение структуры самой системы, допускающей такие переключения, и что в роли диспетчеров эти гомологи могут меняться ролями, а также могут быть заменены множеством других агентов с тем же неспецифическим эффектом, определяющим выбор одной из наличных канализированных возможностей. Подлинная причина, определяющая возможности выбора в такой системе, — это организация соответствующего ей целостного генотипа.

Рассмотренные взгляды на соотношение хромосомных единиц, менделевских генов и признаков фенотипа находятся не в столь уж резком несоответствии с теоретическими представлениями хромосомной генетики, как это может показаться. Несоответствия следует скорее искать внутри самих этих представлений, которые объединяют редукционистское истолкование числовых соотношений наследования в группах особей («признаки определяются дискретными генами») и вполне системное понимание роли геномных единиц в определении итога развития **отдельной** особи («каждый признак определяется всем геномом»). Основой первого из этих положений считается менделевский анализ; основу второго составляют данные экспериментальной генетики, показывающие, что один и тот же признак может нарушаться множеством разнородных мутаций и, следовательно, его нормальное развитие зависит от функции множества локусов (Морган, 1924, 1937а, б, в; Уоддингтон, 1947). Это последнее представление получило свой законченный вид в теории генного баланса (Bridges, 1922; Морган, 1937д), согласно которой каждый признак есть выражение равновесия, создаваемого в развитии действием всех генов, а изменение в любом из них (мутация) приводит к новому равновесию, дающему иной конечный продукт. Поэтому ген не создает признака, а лишь склоняет общий баланс взаимодействия к тому или иному фенотипическому

исходу. Таким образом, теория признает, что конечный эффект отдельной хромосомной единицы выражает не ее собственные свойства, а свойства всей системы взаимодействий, в рамках которой данная единица функционирует. Все это по существу очень близко к признанию идеи о неспецифическом влиянии гена на итог развития, сформулированной позднее Гольдшмидтом.

Идея генного баланса составляет основу представлений хромосомной генетики об онтогенетическом («физиологическом») действии гена (Морган, 1937д; Лобашев, 1963; Майр, 1968, 1974; Дубинин, 1976; и др.). Соответственно представления об односторонней связи между генами и признаками формально отвергаются генетической теорией; их характеризуют как ошибку Вейсмана (Дубинин, 1966а, с. 238; Морган, 1937а, б, в), или как «генетику горохового мешка», отражающую позиции раннего менделизма (Майр, 1968, с. 216), или, наконец, как некомпетентное мнение, ошибочно приписываемое генетике (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966, с. 116). Роль отдельных генов сводится лишь к смещению путей развития (Мюнтцинг, 1967, с. 73).

Однако принятие такой позиции обязывает ответить на вопрос: как в таком случае должны интерпретироваться результаты менделевского анализа, составляющего основной познавательный инструмент классической генетики? Последний, как известно, построен именно на однозначном проецировании генов на признаки (Шмальгаузен, 1982; Столетов, 1967; Майр, 1968), и это позволяет понять, почему принцип определения признака всем генотипом иногда называют чисто теоретической декларацией генетики, не меняющей ее редуccionистских представлений (Светлов, 1964). В самом деле, можно ли согласовать оба подхода? Если, например, различия двух константных (чистотипных) фенотипов сводятся по результатам анализа к различию в одном гене, понимаемом как хромосомный локус, то перевести этот вывод на язык балансовой гипотезы можно только одним способом — признать, что геномы всех особей обеих линий абсолютно идентичны, за исключением единственного участка, который сдвигает генное равновесие к одному из двух вариантов. Но это предположение неприемлемо, так как в действительности геномы любой лабораторной линии или природной расы всегда переменчивы по многим локусам (ср.: Камшилов, 1939; Дубинин, 1966а). На практике этих противоречий обычно даже не замечают, т. е. в истолковании менделевского анализа не усматривают особой проблемы. Указывается, правда, что его конкретный результат не следует понимать как выявление всей генетической основы нормального признака, которая всегда очень сложна. Анализ каждого простого расщепления вскрывает лишь отдельный ее элемент; полное же представление о ней дает исследование всех возможных мутационных аномалий признака. Но очевидно, что такое толкование несовместимо с балансовой гипотезой, поскольку в ее представлениях любой признак особи имеет всегда одну и ту же генетическую основу, а именно весь геном. Таким образом, очевидно два вывода. 1. Хромосомная генетика не содержит объяснения менделевского анализа, согласуемого с балансовой теорией. 2. Сведение монофакторного различия между двумя чистыми линиями к изменению в одном хромосомном локусе не отражает фактических различий их генотипов.

Итак, вопрос состоит в том, можно ли вообще избежать совмещения в генетической теории двух взаимоисключающих принципов: «ген (группа генов) — признак» и «геном (или генотип) — признак»? Для этого логически есть только одна возможность: признать, что ген балансовой гипотезы (хромосомный локус) и ген менделевского анализа — это **не одно и то же**. Другими словами, менделевский фактор должен выражать такое различие между двумя вариантами генотипа, которое принципиально несводимо к свойствам или состояниям их отдельных элементов. Именно к этому выводу мы и пришли выше, опираясь на теорию эпигенетической системы и отвечающую ей реальную феноменологию наследования. Правильное менделевское расщепление выражает взаимоотношение двух состояний системы, соответствующих двум альтернативам канализированного развития. Выбор между ними определяется у гибридов количественным уровнем активности одной гомологичной пары локусов, которая играет в этом случае роль «дифференциатора». Эта роль, выражаемая символом менделевского гена, обеспечивается исключительно свойством гибридных генотипов осуществлять два устойчивых варианта развития; при потере этого свойства исчезает и

сама упорядоченность наследования, позволяющая выделять его контролирующий фактор.

Это представление о сущности гена в основе своей не является для генетики новым. Примерно таким же оно было и у автора термина «ген» Иогансена (Johannsen, 1926), который понимал под ним не частицу наследственного вещества, а единицу различия двух генотипов (Ваг, 1922). Достижения хромосомной теории наследственности в глазах многих исследователей, особенно фенетиков, не отменяли основы такого представления о гене. Последний, даже будучи отнесен к хромосоме, мыслился ими как причина различия в развитии, не существующая вне свойств целостного генотипа (Промптов, 1934; Камшилов, 1934); допущение о самостоятельном действии гена приравнивалось к возможности «изолированного существования дырки от бублика» (Промптов, 1934). Согласно Камшилову (1935, с. 141), ген — это не локус, а отличие двух целостных генотипов, «выявляемое в своеобразном типе развития». Даже для Моргана признание хромосомной локализации гена было сопряжено с некоторыми колебаниями, и одно время им допускалось, что речь идет лишь об абстрактном свойстве, каким-то образом связанном с данным участком хромосомы (Морган, 1937г). В наше время с развитием биохимических методов генетического анализа, где локус выступает как единица матричного синтеза, его нетождественность менделевскому гену вновь становится для генетиков все более очевидной (Грант, 1980, с. 290; Голубовский, 1982).

Признание системной обусловленности «генных» свойств локуса отчасти нашло выражение и в гипотезе Фишера (Fisher, 1930) об эволюции доминантности. Согласно последней, способность локуса детерминировать признак в присутствии своего неидентичного по свойствам гомолога (т. е. в гетерозиготе) есть результат его взаимодействия с системой модификаторов, созданной отбором. Тем самым признается, что по крайней мере классическая картина менделевского расщепления по фенотипам (3:1) не является свойством гомологичных хромосомных единиц и возникает лишь как продукт реорганизации отбором всего генотипа. Отсюда остается лишь шаг до распространения этого вывода на любое упорядоченное соответствие между локусом и признаком; выявляемое гибридным анализом.

С другой стороны, первый шаг к осознанию того факта, что в основе выбора между аллельными состояниями лежат какие-то **количественные** различия, был сделан еще ранними менделистами, получив выражение в известной гипотезе «присутствия—отсутствия» Бэтсона—Пеннета, выдвинутой для объяснения доминирования (доминантный признак определяется наличием фактора в гаметах, рецессивный — его отсутствием). Критика со стороны моргановской школы, указавшей на несовместимость этого взгляда с явлением множественного аллелизма и представлением о линейном расположении генов в хромосомах, привела к новой формулировке гипотезы, в которой еще более определенно говорилось о количественной природе аллельного различия (рецессивный фактор есть нечто утративший по сравнению с доминантным; Пеннет, 1930). И наконец, Гольдшмидт, независимо обосновавший идею о «количестве гена» как основе аллельных изменений, развил ее в представлении о пороговых уровнях морфогенетического эффекта, определяющих выбор фенотипа в критических точках развития (Goldschmidt, 1927, 1938, 1940).

Как показано выше, наличие у хромосомной единицы свойств менделевского фактора означает, что данная структура генотипа допускает несколько устойчивых путей развития признака. При отсутствии такого выбора, т. е. возможности переключения стабилизированных траекторий, не может быть и локуса-переключателя, т. е. гена, «определяющего» признак. Следовательно, в общем случае роль отдельного локуса в детерминации свойств фенотипа остается неопределенной и может быть описана лишь как элемент в сложной системе функционирования всего генотипа в процессе развития.

Но если отдельный локус не имеет самостоятельного выражения в фенотипе и последний в каждом своем признаке определяется всей зародышевой плазмой (генотипом), то в чем тогда заключается принцип корпускулярной (дискретной) наследственности, лежащей в основе хромосомной теории? Актуальность этого вопроса стала очевидной для

Моргана еще в 1918 г., до появления балансовой гипотезы, и его ответ заслуживает внимания. Он заключает, что если указанные соотношения между признаками и зародышевой плазмой действительно имеют место, то последняя все же в любом случае остается построенной из элементов, независимых в отношении мутирования, кроссинговера, а также расхождения гомологов и комбинирования их пар в процессе созревания половых клеток (Морган, 1924, с. 232, 235). «В этом, и только в этом смысле мы вправе говорить о корпускулярном строении плазмы и корпускулярной наследственности» (Там же, с. 235). Эти признания поразительны. Из них следует, что морганинская теория наследственности описывает лишь закономерности перераспределения **хромосомных элементов**, но при этом не знает, каким образом они могут быть связаны с **наследованием признаков**! И тем самым вновь косвенно признается, что менделевские правила наследования признаков описывают нечто совсем иное, нежели элементарные свойства хромосомных единиц.

Отсутствие метода для интерпретации итога развития в терминах дискретных хромосомных генов, неявно признанное Морганом, не является следствием неполноты знаний, как часто полагают. Оно носит принципиальный характер. Данные эмбриологии не оставляют сомнений, что развитие есть неразложимый эпигенетический процесс, основанный на взаимодействии всех его элементарных факторов и непрерывном увеличении качественного многообразия. Явления цитоплазматической прелокализации зачатков и связанных с нею фаз преформированного (мозаичного) развития составляют здесь лишь частные эпизоды, обусловленные эпигенетическими взаимодействиями в оогенезе и вновь сменяемые в ходе развития регуляционными процессами (Шпеманн, 1925; Дэвидсон, 1972; Светлов, 1978). Детерминация частей определяется в развитии лишь детерминацией целого, и признаки взрослого организма не могут иметь коррелятов в зиготе или ее геноме (Гурвич, 1944; Светлов, 1964, 1978). Как мы видели, любой итог развития — нормальный или аберрантный — всегда является эквивиальным по отношению к вариациям значений его элементарных причинных факторов. Устойчивость признаков «не свойство генов, а выражение взаимозависимостей частей в корреляционных системах развивающегося организма» (Шмальгаузен, 1982, с. 174). Эта несводимость процесса развития к преформационной модели, рассматривающей организм как сумму следствий из независимых начальных причин, давно понята экспериментальной эмбриологией (Бляхер и др., 1935; Белоусов, 1979), формально признается также и хромосомной генетикой, видящей в этом одно из главных своих отличий от вейсмановской теории зародышевой плазмы (Морган, 1937а, б; Дубинин, 1966а).

Как уже говорилось, отсутствие специфической роли индивидуальных хромосомных генов (локусов) в определении свойств фенотипа, наиболее аргументированно было показано Гольдшмидтом, и он оказался, одним из тех немногих ведущих генетиков, кто ясно увидел, к каким последствиям это ведет для теории развития (а тем самым и наследственности). «Факты генетики, конечно, могут описываться в терминах генов, но теория зародышевой плазмы должна полностью освободиться от концепции генов как единиц» (Goldschmidt, 1938, p. 311), т. е. генотип является неразложимой основой развития фенотипа. «Зародышевая плазма как целое контролирует определенную реактивную систему, которая есть не мозаика отдельных эффектов, но единая система развития, управляемая как целое одним фактором... Для многих генетиков явно трудно мыслить в таких понятиях, поскольку большинство их настолько связаны аксиоматической верой в атомистическую генную теорию, что не в состоянии думать иначе; но эмбриологи, физиологи и, возможно, систематики не найдут трудностей в принятии этой концепции» (Goldschmidt, 1940, p. 218).

Предвидения Гольдшмидта в отношении принятия генетикой этих взглядов (к которым она, казлось бы, подошла вплотную) вполне оправдались, и причины этого понятны. Системные обобщения генетики, в которых не остается места для генов как детерминантов признаков, целиком относятся к ее теоретическим представлениям об индивидуальном развитии, т. е. той области, где она не имеет особенно больших успехов. Напротив, редукционистский подход к изучению наследственности, связанный с применением менделевского анализа, является основой всех тех огромных и очевидных практических достижений, которые позволили генетике претендовать на роль точной науки и завоевали

ей небывалый авторитет в биологии XX в. Не удивительно, что в этих условиях, когда главной повседневной задачей остается установление связей между геномными единицами и признаками организма, кажется неуместным вспоминать о том, что в теории за генами не признается таких детерминирующих свойств и что их следует относить только к генотипу. Сама очевидность выявляемых дискретных связей и возможность их экспериментальной проверки обычно мешают задуматься над тем, какова в действительности их природа и при каких условиях они возникают. Свойство локуса переключать пути развития при скрещивании двух стабилизированных отбором фенотипов абсолютизируется как его постоянное свойство, а сама его функция **переключателя**, выявляемая лишь у гибридов, рассматривается как доказательство его особой **детерминирующей роли** в отношении данного признака. Одним из красноречивых свидетельств торжества этого редуccionистского стиля мышления является хрестоматийное утверждение, что принцип «чистоты гамет» сам по себе обеспечивает дискретность наследования (несмешиваемость) признаков, т. е. что законы расхождения хромосомных гомологов должны всегда прямо отражаться в свойствах фенотипов, независимо от устойчивости их развития.

Необходимость увязать эти представления с системными требованиями балансовой гипотезы на практике выливается в «компромиссное» решение, т. е. концепцию генотипической среды. Участие всего генотипа в реализации признака понимается здесь как взаимодействие «основного» гена (или генов), определяющего признак, с остальными наследственными элементами, модифицирующими его специфическое действие и играющими по отношению к нему роль «шумов». Такое понимание соотношений гена и признака утвердилось в умах многих исследователей как типичное для хромосомной генетики независимо от того, отвергают ли они его (Goldschmidt, 1940) или считают приемлемым (например, Астауров, 1971, с. 218; Bertalanffy, 1969, р. 73). Вполне очевидно, что эта интерпретация целиком остается в рамках преформистских представлений о дискретной (мозаичной) детерминации признаков. По существу она мало отличается от концепции Вейсмана, в которой возможность проявления каждого детерминанта подобным же образом зависела от общего исхода борьбы наследственных зачатков. Эта, казалось бы, постоянно отвергаемая, но на деле прочно укоренившаяся вера в независимое определение признаков хромосомными генами косвенно обнаруживается даже там, где на словах подчеркивается существование у видового генотипа и контролируемой им эпигенетической системы особых целостных свойств, не нарушаемых элементарными мутациями. Ибо, когда речь заходит о сравнении таких генотипов, то их различия на самом деле оцениваются не в целостных свойствах, а лишь в количестве неидентичных генов (Dobzhansky, 1947, с. 106, 110, 337, 338; Майр, 1968, с. 432). Сущность генотипа как целого, выражаемая только через индивидуальное развитие (Камшилов, 1934), по-прежнему сводится здесь к сумме хромосомных элементов.

* * *

В историческом плане появление каждой новой области естествознания обычно начинается с ощупывания предмета исследования аналитическими методами и, как следствие этого, с преобладания редуccionистского подхода к его описанию; время системных обобщений приходит позднее. Так было и в истории традиционных экспериментальных областей биологии — механики развития и генетики, из которых последняя прошла путь от типичной «механики наследственности» (Вейсман и ранние менделисты) до системных построений Гольдшмидта, Шмальгаузена и Уоддингтона. Естественно поэтому, что появление и бурное развитие нового фронта исследований — молекулярной генетики, изучающей строение и функции матричных структур клетки, снова привели к возрождению редуccionистских представлений о связи гена и признака, выраженных теперь в формуле «один ген — один фермент». Это внесло новый элемент дуализма в мировоззрение классической генетики, многие представители которой, отрицая в теории прямую детерминацию генами признаков фенотипа, в то же время вынуждены допускать ее возможность в отношении первичных генных продуктов (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966; Waddington, 1966); последние (прежде всего белки) рассматриваются как признаки, наиболее адекватно отражающие свою генетическую основу (Гершензон, 1974). Все это не могло способствовать укреплению системных взглядов в классической генетике, влия-

ние которых и без того было ограниченным. Однако и в молекулярной биологии тем временем начинают слышаться новые ноты. Давно высказанное мнение, что принцип «ген — фермент» представляет крайнее упрощение реальных соотношений (Haldane, 1954), находит теперь все больше подтверждений. Явления полиморфизма ферментов и сходство пространственной структуры их гомологов у разных организмов уже сами по себе заставляют думать, что именно эта структура играет главную роль в определении функциональных свойств белка, тогда как образующие его аминокислотные последовательности (во всяком случае в участках, лежащих вне активных центров) могут при этом варьировать. Таким образом, имеется вырожденность соответствия не только между нуклеотидным кодом ДНК и линейной структурой белка, но также и между последней и характером его функции (Уоддингтон, 1970б; Волькенштейн, 1981а, б). Более специальные исследования показывают, что весь многоступенчатый процесс, ведущий от цистрона к ферменту, т. е. транскрипция — процессинг (посттранскрипционная редукция и РНК) — трансляция и посттрансляционные изменения — является поливариантным на каждом своем этапе (Инге-Вечтомов, 1976; Михайлова, Симаров и др., 1981). Одним из ярких проявлений этой поливариантности является тот факт, что в норме с одного и того же сегмента ДНК могут считываться в разных тканях или на разных стадиях онтогенеза различающиеся транскрипты и соответственно образуются разные белки (Голубовский, 1985). В целом такая неоднозначность может быть обусловлена воздействиями самой различной природы, что создает, с одной стороны, возможность отклонения конечного продукта синтеза от нормы, а с другой — создает основу для его регуляции («фенотипической супрессии» мутаций) при ошибках кода. Такая регуляция, в частности, показана у дрожжей-сахаромикетов для посттранскрипционных этапов синтеза, где ее можно вызвать изменением температуры, рН, осмотического давления и действием других внешних агентов (стрептомицина, глицерина и т. д.). Эти процессы предотвращают потери в структуре полипептидной цепи и облегчают ее функциональную регуляцию на посттрансляционном уровне (Михайлова, Симаров и др., 1981). Последняя может экспериментально индуцироваться теми же агентами, что и посттранскрипционная регуляция, но во многих случаях она наблюдается как естественный процесс, приводящий к сохранению мутантом нормальной биохимической функции. При этом часто имеет место не исправление ошибок в аминокислотных последовательностях, а нивелирование их эффекта. Наиболее известный механизм этой регуляции, изучавшийся у различных организмов — взаимодействие продукта активности мутантного локуса с нормальными или мутантными субъединицами того же белка («межаллельная комплементация»). Оно приводит либо к восполнению утрат в первичной структуре одной полипептидной цепи за счет других, либо к восстановлению функции целого за счет конформационных изменений мутантных субъединиц, т. е. такому объединению имеющихся фрагментов, которое позволяет их комплексу приобрести нормальную пространственную структуру путем самосборки. При этом аминокислотные изменения вне активных центров не нарушают нормальной функции (Инге-Вечтомов, Сойдла, 1978).

Явления комплементации продуктов синтеза, нарушающие коллинеарное соответствие между цистроном и ферментом, проливают свет на эволюционное значение посттрансляционных изменений вообще. Тот факт, что активные центры белков сохраняют относительную автономность и нередко могут функционировать независимо от их связи (например, две неидентичные субъединицы триптофансинтазы, разделенные у кишечной палочки, но кодируемые как одно целое у нейроспоры), заставляет исследователей полагать, что многие мультифункциональные белки могли возникать путем объединения ферментов, кодируемых разными генами, и, наоборот, что мультиферментные комплексы в ряде случаев являются продуктами эпигенетического расчленения мультифункциональных белков-предшественников, как это прямо наблюдается у некоторых вирусов (Инге-Вечтомов, Сойдла, 1978). Здесь уже не приходится говорить о правиле «ген—фермент». Необходимость учитывать возможный эффект посттрансляционных модификаций становится все более очевидной для исследователей, заставляя воздерживаться от прямого отождествления рядов изоферментов с продуктами изоаллельных мутаций (Солбриг, Солбриг, 1982, с. 256).

Все эти факты показывают, что, несмотря на большое различие в дистанции, разделя-

ющей локус и фенотип в классической и молекулярной генетике, их взаимоотношения в принципе сходны. Функциональную устойчивость конечного продукта синтеза невозможно свести здесь к устойчивости самих матриц (ДНК и РНК). Она основывается на регулирующих эпигенетических взаимодействиях, охватывающих всю систему синтеза и способных забуферивать определенные ошибки генетического кода, а также нарушения процессов транскрипции и трансляции. Как и в «макроонтогенезе», регуляторные возможности этой системы чувствительны к внешним факторам. Синтезированная молекула в такой же мере является продуктом цистрона, как и всех не зависящих от него элементов системы синтеза (ферментов, РНК и т. д.), и не обязательно коллинеарна цистрону. Все это заставляет полагать, что и эволюционный механизм становления белков в принципе является тем же, что и у других элементов адаптивной нормы. Белковая молекула также имеет «фенотип», частично определяемый средой, и его соответствие субстрату своего действия должно быть исторически стабилизировано (Уоддингтон, 1970б). Очевидно, что первым шагом эволюционного становления нового типа белка должно быть его возникновение в качестве одной из неустойчивых посттрансляционных модификаций существующего фермента. Если последняя оказалась в новых условиях адаптивно ценной, то путь ее осуществления преобразуется отбором в сторону максимальной помехоустойчивости. Очевидно, это выражается прежде всего в постепенном спрямлении и упрощении всей последовательности этапов синтеза, т. е. установлении все большей коллинеарности между новой молекулой и исходной для нее матрицей. С этой точки зрения случаи упорядоченных посттрансляционных превращений ряда нормальных белков можно истолковывать как промежуточные этапы стабилизации их морфогенеза, «рекапитулирующие» ход первично неустойчивых преобразований. К таким примерам относится, в частности, образование у млекопитающих инсулина путем протеолиза гигантской молекулы-предшественника и разделения ее на две субъединицы или же образование основного белка у фага Т4, где около 900 одинаковых полипептидных цепей сначала спонтанно агрегируют, а затем отщепляют N-концевые участки (Стент, Кэлиндар, 1981). Вероятно, также и вырезание неактивных (интронных) последовательностей из матричной РНК, составляющее обычный этап белкового синтеза, представляет собой отражение преобразований, происходивших некогда на посттрансляционном уровне. Все это заставляет считать, что матрица ДНК, лежащая в основании стабильно синтезируемого белка, исторически является не причиной его возникновения, а, наоборот, следствием стабилизации его морфогенеза, первично основанного на модификации продукта, кодировавшегося другим вариантом матрицы. Если это верно, то мы должны заключить, что связывать историческое появление новых гомологичных белковых субъединиц, например β -гемоглобина, с дубликацией соответствующего гена (как это обыкновенно делают) — значит менять местами причины и следствия; онтогенетическая и историческая причинность не тождественны. К отчасти сходным выводам пришел Ю. М. Оленев (1977), указавший, что необходимость в новом продукте возникает раньше, чем удаивается соответствующий ген, и что эта проблема в эволюции решается сначала обходными путями. Возможность того, что расширение функций гена может предшествовать его дубликации, признает также Т. Р. Сойдла (1983).

Таким образом, механизм матричного синтеза может быть описан в своей основе как система, регулируемая к определенному конечному состоянию и, очевидно, преобразуемая в эволюции «сверху вниз» (от конечного продукта к матрице), т. е. в соответствии с теорией стабилизирующего отбора. Можно согласиться с Б. М. Медниковым (устное сообщение), считаящим, что белок есть в сущности орган, к развитию которого приложимы все закономерности, справедливые для обычных органов.

Следует добавить еще одно соображение. Эффект биохимических мутаций может фенотипироваться (Goldschmidt, 1955), и если это правило так же универсально, как в отношении обычных фенотипов, то надо заключить, что любой продукт синтеза, получаемый на основе единичной мутации данного генотипа, может быть в принципе получен на той же основе и без мутации, с помощью подбора внешних воздействий, определенным образом нарушающих транскрипцию, трансляцию или поздний эпигенез. Обычно подобные случаи индуцированного синтеза объясняют дерепрессией оперонного механизма, содержащего необходимую матрицу, в соответствии со схемой Жакоба и Моно (Уоддинг-

тон, 1964; Волькенштейн, 19816); но в свете соображений, изложенных выше, допустимо полагать, что это явление имеет более общую основу — ограниченность спектра потенциальных возможностей первичного синтеза, допустимых для данного генотипа как целостной видовой системы при всех его элементарных мутационных изменениях.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Выше подчеркивалось, что вопрос о происхождении нормальной (адаптивной) организации, составляющий главную проблему эволюционной теории, сводится к объяснению того, каким образом новые свойства организмов приобретают устойчивость, становясь необратимыми. Это объяснение в общей форме дает концепция эпигенетической системы, в рамках которой элементарное эволюционное изменение означает переход индивидуального развития на одну из аберрантных траекторий с последующим преобразованием ее в канализированный путь развития (креод). Теория стабилизирующего (канализирующего) отбора, рассматривающая такой ход событий как основу всего эволюционного процесса, может быть названа эпигенетической теорией эволюции (Шишкин, 1984а). Это название оправданно, во-первых, потому, что иницирующим фактором эволюции здесь признаются нарушения хода онтогенеза. Во-вторых, оно позволяет избежать ошибочного представления, согласно которому стабилизирующий отбор есть лишь один из частных эволюционных механизмов наряду с «ведущим», «дизруптивным» и другими формами отбора, а учение Шмальгаузена—Уолдингтона составляет просто раздел синтетической теории, рассматривающий изменения в устойчивой или колеблющейся среде. Хотя отличия эпигенетической теории от традиционных взглядов и подчеркивались ее авторами, они все же никогда не обобщались, а само ее изложение осталось в большой мере засоренным чуждыми для нее понятиями. Поэтому вначале необходимо кратко охарактеризовать ее содержание.

В основе эпигенетической теории лежит представление об адаптивной норме, или типичной организации, как объекте эволюционных изменений. Под адаптивностью, или целесообразностью организации, понимается ее способность к самоподдержанию и самовоспроизведению (наследованию), т. е. ее **устойчивость**. Последняя, в свою очередь, выражается в способности нормального индивидуального развития релаксировать в широких пределах внешние и внутренние возмущения на пути к осуществлению данной взрослой организации. Объяснение этого свойства развития и должно составлять ключевую задачу эволюционной теории.

Эпигенетическая концепция решает эту проблему, исходя из представления, что видоспецифичное индивидуальное развитие есть целостная динамическая система с ограниченным и структурированным пространством возможных конечных состояний, среди которых нормальный (адаптивный) финал соответствует равновесию системы, а вся область потенциальных фенотипических отклонений — ее более или менее неустойчивым флюктуациям. Любое отклонение итога развития от равновесия в ответ на повреждающее воздействие всегда представляет собой системную реакцию, выбор которой определяется не спецификой повреждающего фактора (например, типом мутации), а лишь мерой, местом и временем возмущения, вносимого им в ход развития.

Вся совокупность возможных состояний системы (рис. 1, 7), или ее фазовое пространство (эпигенетический ландшафт), составляет ее целостную характеристику, определяемую общей организацией (генотипом) зародышевой клетки и неразложимую на независимые эффекты действия каких-либо элементарных факторов внутри этой клетки или ее онтогенетических производных (Гурвич, 1944; Goldschmidt, 1940; Waddington, 1957). Иначе говоря, возможные альтернативные состояния видового фенотипа — это параметры системы развития, а состояния ее отдельных взаимодействующих элементов (начиная с элементов структуры генома) — динамические переменные, характеризующие нижний иерархический уровень системы. Огромному многообразию комбинаций значений элементарных составляющих (варьирующих в каждом индивидуальном цикле развития) соответствует на верхнем уровне ограниченное пространство вариаций фенотипических параметров, т. е. последние образуют по отношению к этому многообразию инвариантную (эквивифинальную) совокупность. При этом чем выше относительная ус-

тойчивость (вероятность осуществления) данной фенотипической аберрации, тем шире спектр возможных состояний нижнего уровня, в рамках которого она реализуется. Нормальный фенотип, соответствующий равновесию системы, по степени эквифинальности резко превосходит все остальные, т. е. в нормальных условиях он реализуется подавляющим большинством индивидуальных вариантов зигот, существующих в природных популяциях.

Эти представления о системном механизме индивидуального развития опираются на опыт экспериментальной эмбриологии, популяционной генетики и феногенетики, показавший высокую устойчивость нормального развития по отношению к вариациям морфогенетических процессов и генетической структуры зародышевой клетки, а также взаимозаменяемость различных комбинаций внешних и внутренних факторов при осуществлении одних и тех же аберрантных фенотипов. Единственной альтернативой такому пониманию развития может быть представление, согласно которому каждая особенность (или состояние) фенотипа детерминирована в онтогенезе своим особым причинным фактором или их суммой. Это — преформистская модель развития Ру—Вейсмана, несостоятельность которой была доказана экспериментальной эмбриологией.

Изложенные взгляды на природу индивидуального развития предполагают ряд неизбежных следствий.

1. Ни одно возмущение в системе развития, вызванное внутренним или внешним агентом (мутация, воздействие среды) не в состоянии изменить свойств самой системы. Оно либо релаксируется в ходе индивидуального развития, либо приводит к изменению выбора онтогенетической траектории в пределах, определяемых пространством возможностей данной системы. Таким образом, мутация не может быть приравнена к эволюционному изменению (преобразованию системы).

2. Мутация (как и вообще любое возмущение) не детерминирует определенного фенотипа, поскольку каждый из них есть целостная реакция системы, осуществляемая при разных комбинациях значений элементарных взаимодействующих причинных факторов. В свою очередь, каждое из этих значений может при тех или иных условиях соучаствовать в осуществлении любого из фенотипов, «разрешенных» данной системой. Поэтому никакое фенотипическое изменение не может быть описано в редукционистских понятиях (в частности, и в терминах аллельных состояний генов).

3. Все индивидуальные исходы развития, реализуемые данной видоспецифичной системой, основаны на более или менее неидентичных комбинациях элементарных причинных факторов (как в случае ксеногамных популяций, так и клонов). Поэтому любая группа изореагентов (циклов развития с одинаковым фенотипическим результатом) всегда представляет собой **генетически неоднородную** выборку.

4. Любое отклонение развития от равновесной траектории, независимо от вызвавшей его элементарной причины (мутация или внешнее воздействие), есть нарушение устойчивости данной индивидуальной системы. Это означает большую или меньшую нестабильность воспроизведения (наследования) соответствующего аберрантного фенотипа в ряду потомков данной особи и в конечном счете — его вытеснение или поглощение более устойчивой нормой (т. е. релаксацию отклонения на популяционном уровне).

Итак, подлинно эволюционное изменение — это **изменение структуры системы развития** (характеризуемой определенным рисунком допустимых для нее онтогенетических траекторий), но отнюдь не флюктуирование в пределах существующей структуры, к которому сводится эффект элементарных мутаций. Именно понимание этой сути проблемы привело в свое время Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940) к идее «системных мутаций», предполагающей реорганизацию системы путем скачкообразной перестройки всего хромосомного аппарата зародышевой клетки. По существу это был неудачный ответ на правильно поставленный вопрос о механизме эволюционного преобразования пространства возможностей развития.

Эпигенетическая концепция решает эту проблему иначе. Прежде всего подчеркнем, что перестройка системы развития означает изменение ее равновесного состояния (адаптивной нормы) и тем самым — появление новой канализированной онтогенетической траектории, реализующей это состояние. Положение последней в фазовом пространстве системы, в свою очередь, определяет свойства самого этого пространства, поскольку все

существующие в нем аберрантные пути развития суть ответвления канализированной траектории. В переводе на язык традиционных понятий это означает, что характер адаптивного фенотипа определяет собой спектр аберративной изменчивости.

Таким образом, сдвиг адаптивной нормы есть всегда показатель перестройки структуры (эпигенетического ландшафта) системы. При этом очевидно, что между каждыми двумя последовательными историческими состояниями этой структуры (соответствующими минимальному сдвигу нормы) должна существовать прямая преемственность. Новая траектория равновесия не появляется на пустом месте и должна соответствовать одному из аберрантных онтогенетических путей, существовавших в рамках прежней структуры (рис. 7). Его стабилизация рассматривается теорией как результат естественного отбора в пользу соответствующей фенотипической аберрации (морфоа), осуществляемой частью зигот в экстремальных условиях развития. Процесс отбора должен вести к постепенному росту надежности реализации данного уклонения в ряду поколений, т. е. к повышению его наследуемости. Этот эффект получил название «генетической ассимиляции признаков» (Waddington, 1953, 1957). Таким образом, перестройка системы развития, начинаясь каждый раз с выбора одного из фенотипических вариантов, неустойчиво реализуемых в рамках наличной организации видового генотипа, приводит в конце концов к преобразованию самой этой организации, т. е. система перестраивается в направлении от взрослого фенотипа к зиготе (Шишкин, 1981, 1984а, б). «Не изменения генотипа определяют эволюцию и ее направление. Напротив, эволюция организма определяет изменение его генотипа» (Шмальгаузен, 1940б, с. 57). В сумме эволюция рассматривается как процесс репарации устойчивости нормы, периодически расшатываемой историческими изменениями среды; эта репарация достигается каждый раз ценой селективного преобразования самой нормы вместе с реализующей ее системой развития.

Остановимся теперь подробнее на механизме установления нового равновесия системы, или, что то же самое, на стабилизирующем действии отбора. Всякое необратимое изменение внешних условий в сторону предела, ограничивающего возможности канализированного развития в рамках данной системы, ведет к реализации разнонаправленных уклонений, спектр и относительная частота которых определяются свойствами этой системы. Любое различие этих фенотипов по жизнеспособности в данных условиях дает селективное преимущество определенному их классу. Но поскольку этот фенотип, как и все другие реализуемые классы аберраций, относится к неравновесным состояниям системы, то его воспроизведение на первых стадиях селекции оказывается крайне нестабильным, т. е. принадлежащие к нему изореагенты практически повторяют в своем потомстве весь тот спектр уклонений, из которого они сами были перед этим отобраны. Отбор на этом этапе как бы черпает решетом воду. Сохранение адаптивно ценной аберрации в ряду поколений обязано здесь не столько большей эффективности ее индивидуального наследования по сравнению с другими морфоаами, сколько ограниченности самого аберративного пространства данной системы, в результате чего отбираемый вариант вновь неизменно воспроизводится ею в числе остальных.

Каждый элементарный шаг отбора, охватывающий два поколения, означает преимущественное сохранение особей, сумевших воспроизвести фенотип своих ранее отобранных родителей, несмотря на комбинирование их гамет при скрещивании (у ксеногамных организмов) и различные другие генетические изменения в процессе самого гаметообразования (мейотическая рекомбинация и ошибки репликации). Поэтому история любого фенотипа, сохраненного длительным отбором, — это цепь последовательных испытаний его носителей на способность воспроизводить самих себя в условиях непрерывного изменения пространства вариаций их геномов. В результате чем большим числом поколений отбора отделены такие носители от исходной группы изореагентов, давшей им начало, тем больший размах генетических изменений данная линия оказалась способной выдерживать, не меняя своего фенотипа. Это означает, что генотип вновь созданной («ассимилированной») линии перестраивается отбором в направлении все более помехоустойчивого осуществления данного фенотипа. В соответствии с этим последний начинает все эффективнее поглощать в скрещиваниях остальные аберрации, свойственные данной системе развития, т. е. реагирует на гибридизацию с ними как на регулируемые онтогенетические

помехи. Сохраняемое отклонение становится, таким образом, все более однозначно наследуемым, превращаясь в новую норму.

Это преобразование нормы посредством отбора по существу представляет собой выражение общей способности системных объектов релаксировать вызванные в них возмущения, т. е. изменяться целенаправленно. Восстановление равновесия, или «поиск цели» (Эшби, 1962), осуществляется системой путем последовательной коррекции ее состояния, ведущей к затуханию исходного возмущения. Именно такая ситуация, но только связанная с качественным изменением самой системы, возникает в процессе эволюционного сдвига нормы. При переходе популяции в экстремальные условия ее система развития дестабилизируется и вместо реализации прежней нормы переходит к беспорядочным и неустойчивым индивидуальным флюктуациям. Дальнейшее выживание системы в новых условиях зависит от того, удастся ли ей стабилизироваться в каком-либо из этих изменчивых состояний. Этот поиск нового равновесия осуществляется системой посредством преимущественного сохранения (отбора) индивидуальных вариантов развития, реализующих наиболее жизнеспособную флюктуацию. Процесс отбора является здесь не чем иным, как цепью затухающих циклов коррекции с обратной связью, приводящих к стабилизации новой нормы. Каждый акт сохранения отбором носителей адаптивно ценной аберрации есть сдвиг состояния системы в сторону будущего равновесия; «шумы» при воспроизведении этого фенотипа в следующем поколении означают новое отклонение от равновесия; очередной акт просеивания снова сдвигает облик популяции в направлении будущей нормы и т. д. до тех пор, пока каждое вновь воспроизводимое поколение не станет фенотипически однородным и подобным родительскому. Адаптивно ценное изменение становится устойчивой характеристикой системы.

Все это показывает, что созидательная роль отбора, как и каждого творческого процесса, заключается в конечном счете в «запоминании случайного выбора» (Кастлер, 1967), которое выражается в данном случае в выборе одной из относительно равновероятных флюктуаций системы развития и превращении ее в стабильно осуществляемую новую норму. Последняя на всем протяжении своего становления играет роль «цели», определяющей направление коррекции свойств системы в ходе ее преобразования отбором.

Эти представления коренным образом отличаются от традиционного истолкования отбора как механизма просеивания и комбинирования «наследственных изменений», понимаемых как специфические эффекты определенных генов и их сочетаний. При таком подходе объяснение наследуемости эволюционных новшеств становится излишним, поскольку в ней видят просто имманентное свойство соответствующих генов, не зависящее от отбора. Вся процедура «создания» отбором элементарного изменения по существу приравнивается здесь к одноактному выбору его причинного фактора, за которым должно следовать автоматическое воспроизведение нового признака в поколениях. Напротив, для эпигенетической теории устойчивость воспроизведения (наследуемость) — это и есть то, что требует объяснения на основе принципа естественного отбора.

Этапы элементарного сдвига адаптивной нормы, отражающие перестройку видоспецифичной системы развития (размывание старой и стабилизацию новой равновесной траектории и связанное с этим преобразование фазового пространства системы) специально рассмотрены выше (рис. 7). Но этот процесс может быть описан и несколько иначе — с точки зрения изменений, претерпеваемых совокупностью индивидуальных онтогенетических циклов, принадлежащих данной системе (рис. 10).

Поскольку вероятность осуществления одних и тех же путей развития для разных зигот одного вида всегда неодинаковы в силу их генетических различий, то в любом конкретном диапазоне условий, выходящих за рамки обычных, каждая из них обнаруживает свой собственный спектр реализуемых фенотипических отклонений (морфозов). С этой точки зрения популяция нормальных зигот может быть представлена как серия разнородных модификационных спектров, в которых основную часть всегда составляет адаптивный фенотип, а краевые отрезки — различные сочетания морфозов (рис. 4; 10, I). В обычных условиях все зиготы развиваются эквивиально, реализуя норму (рис. 10, I). По мере изменения среды в сторону критического порога канализированное развитие сменяется разнонаправленным, т. е. возникает все большее число морфозов в соответствии со специфической индивидуальной спектров (рис. 10, II). При сохранении таких условий в ряду

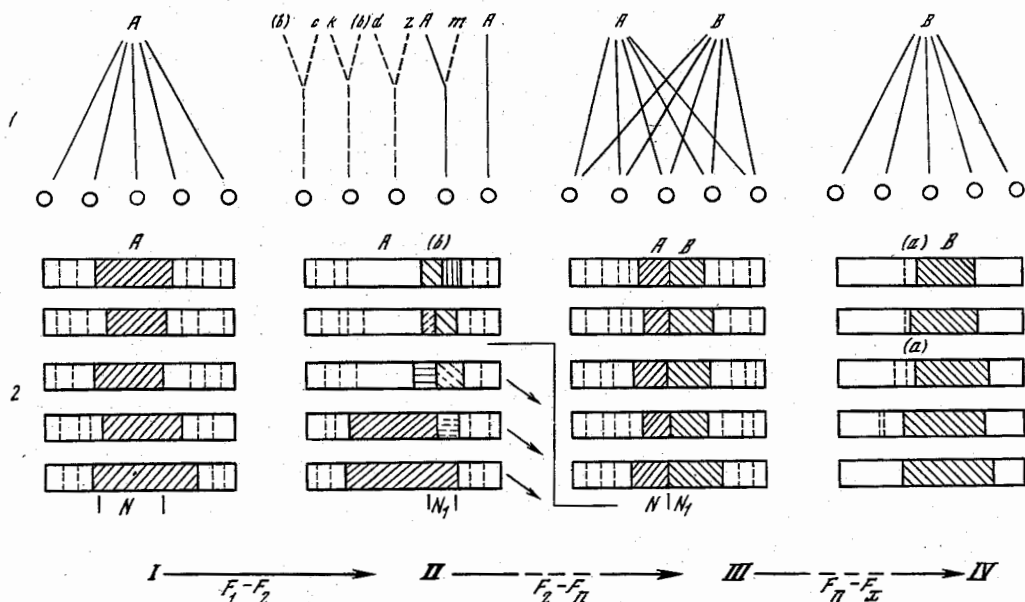


Рис. 10. Преобразование индивидуальных модификационных спектров в ходе элементарного сдвига адаптивной нормы

1 — соотношение между зиготами и реализуемыми фенотипами; 2 — модификационные спектры, характеризующие серию зигот в одном и том же интервале условий. I — стабильное (эквивалинтное) осуществление группой зигот исходной адаптивной нормы A в средних допустимых для нее условиях N ; II — дестабилизированное развитие таких же зигот в интервале экстремальных условий N_1 , где среди реализуемых уклонений (b) , c , d , k , m , z морфоз (b) имеет адаптивное преимущество; III — стабилизация морфоза (b) и превращение его в адаптивную модификацию B в рамках новой полиморфной нормы AB ; IV — дальнейшая стабилизация фенотипа B на фоне утраты прежней нормы или сохранения ее в качестве неустойчивого морфоза (a) . $F_1 - F_2 - F_n - F_x$ — смена поколений; заштрихованы осуществленные типы развития; их элиминируемые варианты показаны нисходящими стрелками. $F_1 - F_2$ — вскрытие изменчивости; $F_2 - F_n$, $F_n - F_x$ — этапы стабилизирующего отбора

поколений начинается отбор в пользу наиболее жизнеспособного морфоза, ведущий к постепенному росту его устойчивости и дестабилизации прежней нормы (рис. 10, III). Элиминация остальных типов aberrантных реакций вначале малоэффективна, поскольку они вновь возникают в потомстве отбираемого варианта ввиду его слабой онтогенетической устойчивости. Но по мере стабилизации отбираемого фенотипа его наследование становится все более однозначным, и он (в случае ксеногамного размножения) все более поглощает в скрещиваниях остальные aberrации, остающиеся неустойчивыми. Это закрепление адаптивной цепной реакции, превращающее ее в новую норму, приводит к тому, что в модификационных спектрах последовательных поколений зигот она занимает все большее место за счет старой нормы. Таким образом, обе нормы сосуществуют на определенном этапе в индивидуальных спектрах как две адаптивные модификации, реализуемые в зависимости от колебаний условий (рис. 10, III), пока, наконец, новая полностью не возобладает. Возможность реализации прежнего нормального фенотипа в установившихся новых условиях если не исчезает совсем, то низводится до уровня aberrантной атактической вариации (рис. 10, IV).

Таким образом, каждый элементарный шаг в селективном преобразовании нормальной организации сводится к экстремальному разнонаправленному модифицированию (дестабилизации) существующей нормы и последующему фиксации наиболее оптимального из выявившихся вариантов индивидуального реагирования. Модифицирование и стабилизация «непрерывно кооперируются» (Шмальгаузен, 19686, с. 315). Первая фаза этого шага означает индивидуализацию фенотипического выражения отдельных геномов (рис. 10, I—II), вторая — его унификацию, т. е. создание механизма канализированного развития новой адаптации, нивелирующего частные генетические различия (рис. 10, III—IV). Первая из этих фаз есть период неустойчивости, разделяющий каждые два последовательных устойчивых состояния нормы.

Все это позволяет осознать, что, говоря о движущей функции отбора, мы подразумеваем конечный результат этого процесса, а не его механизм. Первичное нарушение прежней нормы, как мы видели, вообще связано не с отбором, а с нарушением условий развития, ведущим к проявлению скрытой изменчивости; создание же новой нормы не сводится к одному лишь выбору оптимального варианта изменения. Отбор не может непосредственно сохранять неустойчивые реакции, составляющие скрытый резерв изменчивости. Сдвиг нормы в пользу одной из них осуществляется не за счет непосредственной элиминации других (ибо вначале они возникают в поколениях вновь и вновь), а за счет стабилизации оптимальной реакции, которая становится вследствие этого все более универсальной для всей совокупности развивающихся особей. Таким образом, движущего отбора как особого процесса по отношению к стабилизирующему не существует. Это понятие описывает общий итог длинного ряда чередующихся фаз вскрытия резерва изменчивости и стабилизации определенных вариантов изменений (Шишкин, 1984а, б). Если, по Дарвину (1952, с. 139), естественный отбор есть «сохранение полезных индивидуальных изменений», то это означает не что иное, как приобретение ими онтогенетической устойчивости. Указание Шмальгаузена (1968б) о неразрывной связи движущей и стабилизирующей форм отбора (к сожалению, оставшееся неконкретизированным) нуждается в уточнении. Речь идет не только о двух сторонах, но о двух разнокачественных и разномастных измерениях одного процесса.

В том, что движущий отбор действительно основан на стабилизации частных аберраций нормы, убеждает широкий круг наблюдений над ходом ее преобразования в различных природных и экспериментальных условиях. Наиболее строгое подтверждение дают рассмотренные выше опыты по генетической ассимиляции структурных морфозов (Waddington, 1957), поскольку здесь не остается сомнений в предельно неустойчивом характере исходного класса реакций, формирующих новую норму. Другую важную категорию факторов составляют многочисленные эксперименты по ассимиляции физиологических морфозов, т. е. по принудительному селективному адаптированию различных групп организмов (обычно насекомых) к новым факторам среды, например, опыты М. М. Камшилова (1941) по воспитанию холодоустойчивости у дрозофилы, И. В. Кожанчикова (1941) по выращиванию жуков-листоедов на непривычном корме, подобные же опыты Г. В. Самохваловой (1951, 1954) и особенно Г. Х. Шапошникова (1961, 1965) по смене хозяина у тлей и т. д.¹

Первой реакцией на резкую смену условий является, как правило, высокая смертность или снижение плодовитости и, несомненно, экстремальное физиологическое состояние выживающих особей. В ходе отбора на устойчивость этого состояния оно из сублетального превращается в одно из обычных или даже оптимальное. Совершенно очевидно, что эта толерантность к ранее вредному фактору возникает здесь как новое качество, созданное отбором и не существовавшее внутри прежней нормы в виде готовой наследственной вариации. Например, в опытах с охлаждением личинок дрозофилы в исходной популяции не было особей, устойчиво резистентных к холоду или предпочитающих умеренно пониженную температуру для развития (Камшилов, 1941, 1979), а в опытах с тлей *Dysaphis anthrisci majkopica* вплоть до 8—11 поколений воспитания на новом хозяине не существовало особей, предпочитающих его старому (Шапошников, 1961, 1965). Последовательность изменений, наблюдаемых в подобных случаях (в частности, в опытах с *Dysaphis*), хорошо соответствует теоретически ожидаемому ходу событий. Вначале фенотипически однородная популяция, попавшая в необычные условия, показывает резкое повышение изменчивости, включая дифференциальную плодовитость и жизнеспособность. Это — фаза вскрытия мобилизационного резерва изменчивости (рис. 10, I—II). Далее наблюдается все большая унификация фенотипов в пользу новой

¹ Наблюдаемое при этом развитие новых стойких адаптаций нередко приписывают «длительным модификациям» в тех случаях, когда используются партеногенетические клоны (например, в ряде опытов с тлями), поскольку их принято считать наследственно однородными. Но пестрота их индивидуального реагирования в экстремальных условиях и весь последующий ход преобразований явно указывают на скрытую гетерогенность. Последняя возникает за счет ошибок репликации генома, которые неизбежны при любом способе формирования генеративных клеток.

адаптивной нормы, причем сначала ряд поколений не оказывает предпочтения старому или новому варианту условий. Это — переходная фаза сосуществования обеих норм в одних и тех же индивидуальных спектрах в качестве двух адаптивных модификаций (рис. 10, III). Наконец, новая норма окончательно стабилизируется в качестве единственной адаптации (ср. рис. 10, IV). Ее обособление от носителей прежней нормы может достигать уровня репродуктивной изоляции (Шапошников, 1978).

Для описанных преобразований известно огромное количество природных аналогий, в большинстве относящихся к случаям «привыкания» различных форм насекомых к пестицидам. Генетическая природа возникающей при этом резистентности к определенному фактору может быть в разных случаях различной (Дубинин, 1966а). В итоге возникают новые расы, показывающие при скрещивании с исходными разные типы расщепления (Dobzhansky, 1947). Нет никаких оснований полагать, что процесс их становления отличается от вышеописанного и что новое свойство существовало в устойчивой форме у единичных мутантов до начала отбора.

Между тем, как уже говорилось ранее, именно это предположение составляет основу господствующих представлений о механизме движущего отбора. В нем видят лишь процесс накопления мутаций с наследуемым фенотипическим эффектом, т. е. считается, что последний не создается отбором, а лишь подхватывается им. В частности, появление устойчивой к пестицидам расы насекомых, если она отличается от исходной одним менделевским фактором, рассматривается как самоочевидный результат распространения единичной мутации резистентности (Dobzhansky, 1947, с. 190). Не касаясь пока теоретической стороны этих взглядов, остановимся на их соотношении с наблюдаемыми фактами. Во-первых, они противоречат опыту экспериментальной генетики, показывающему, что эффекты «сырых» мутаций, в особенности малых (составляющих потенциальный материал эволюции), неустойчивы по сравнению с адаптивной нормой и в той или иной степени поглощаются ею. Во-вторых, заслуживает внимания сам характер используемых доказательств. Последние обычно сводятся к демонстрации изменений частоты определенного признака в разных популяциях, расах или других группах, прослеживаемых либо в пространстве (вариации типов окраски тела, жилкования крыльев и т. п.; Zimмерманн, 1933; Тимофеев-Ресовский и др., 1965), либо даже в геологическом времени (например, изменения морфотипов зубов в эволюции млекопитающих; Simpson, 1953). При этом подразумевается, что минимальные частоты признака соответствуют его существованию в виде мутаций, а более высокие — его вхождению в состав нормы. Но если между мутантным фенотипом и его адаптивным аналогом не предполагается различий в онтогенетической устойчивости, то тем самым мы заранее приравниваем акт мутирования к созданию элементарной адаптации вместо того, чтобы это доказать.

На самом деле задача состоит как раз в том, чтобы выяснить, какова была фактическая наследуемость «мутантной» аберрации до начала ее экспансии и каково вообще ее происхождение. Была ли она всегда устойчива или же представляла сначала лабильную реакцию, постепенно стабилизированную и усиленную отбором? В большинстве случаев мы этого проверить не можем, и, говоря о распространении «мутаций», исследователи подразумевают сложившиеся адаптивные экотипы (как, например, в случае меланизма у хомяков; Гершензон, 1946), внутри которых обычно выявляется наследственная пестрота (Дубинин, 1966а, с. 280). Но там, где предыстория таких форм хотя бы отчасти известна, мы не находим доказательств их изначальной устойчивости. Примером может служить эволюция индустриального меланизма у березовой пяденицы *Biston betularia*, представляющая, казалось бы, хрестоматийный случай «включения полезной мутации в норму». Современная меланистическая морфа этой бабочки в Англии, преобладающая в большинстве популяций, доминирует над светлой морфой и дает с ней монофакторное расщепление. Но ни одно из этих свойств не является исторически первичным. У более ранних меланистов (как полагают, гибридов), пойманных полтора века назад, окраска была светлее современной, т. е. доминирование было неполным, даже несмотря на то, что уже тогда темная окраска, очевидно, входила в полиморфную норму, давая адаптивное преимущество на темноствольных деревьях (Kettlewell, 1956). Ни доминирования, ни правильного расщепления не обнаруживается также и при скрещивании английской темной морфы *Biston* со светлой из Канады (где меланистов еще нет); вместо этого имеет

место промежуточное наследование (Шеппард, 1970). Доминирование есть выражение устойчивости фенотипа (Шмальгаузен, 1982, 19686), и оно, несомненно, усиливалось в ходе становления темной морфы *Biston*. Экстраполируя от двух известных ее последовательных состояний (в Европе) к начальному моменту ее адаптивной истории, мы можем с большим основанием считать, что исходным для нее материалом послужили слабо выраженные отклонения от светлой окраски, чувствительные к колебаниям внешних факторов и генетической конституции особей, т. е. однотипные морфозы нормы, которые отбор стабилизировал и усиливал шаг за шагом. Потенциальная способность к такой меланистической реакции вообще широко распространена у бабочек (Дубинин, 1966а), и ее можно вызвать искусственно, например, охлаждением гусениц (Standfuss, 1902). Ясно, что нет никаких оснований приписывать свойства современных нормальных меланистов элементарным мутациям с устойчивым эффектом, возникшим у их предков.

Еще один общий источник предполагаемых доказательств появления стойких адаптаций путем единичных генетических изменений составляют биохимические мутации у низших организмов, в частности у бактерий. При пересеве той или иной культуры на неполноценную среду (например, штамма кишечной палочки, сбраживающего галактозу, на среду с лактозой) выживают лишь отдельные мутантные клетки, причем методом реплик можно показать, что адаптивно ценное изменение не индуцировано новыми условиями, а существовало в исходной культуре (Дубинин, 1966а, 1976). Налицо как будто бы спонтанное появление новой адаптации. Но нетрудно увидеть, что здесь отбирается не стойкое приспособление, а просто одна из элементарных модификаций. Так, в нашем примере способность сбраживать лактозу проявляется у мутантных клеток (в той или иной степени) только на соответствующем провокационном фоне, тогда как на исходной галактозной среде они осуществляют свою прежнюю нормальную функцию; иначе такие клетки погибли бы до пересева. В модификационных спектрах мутантов данного типа обе реакции присутствуют одновременно, и выбор между ними определяется только внешними условиями. Устойчивое же закрепление новой реакции, очевидно, может происходить лишь в ходе размножения измененного штамма в новой среде по мере отбора среди множества индивидуальных клеток. Последняя возможность допускается для многих случаев, когда ясно видна постепенность приспособления бактерий к растущим дозам вредного фактора (Дубинин, 1976). Но, по-видимому, не всегда осознается, что в этом и состоит общая закономерность становления новых адаптаций. Нужно учитывать, что при высокой скорости размножения бактерий стабилизация отобранных морфозов в новой среде происходит крайне быстро, затемняя их исходную неустойчивость.

Таким образом, представление об эволюции как отборе фенотипически стабильных генотипов строится на фактах, которые не могут его доказать. Эти факты характеризуют не процесс адаптогенеза как таковой, а либо его исходную основу (проявления биохимических мутаций), либо конечный результат, т. е. изменения частот уже сложившихся компонентов полиморфных систем. В действительности же становление новых приспособлений невозможно без стабилизации индивидуальных реакций, дающих им начало.

Но если материал эволюции составляют лабильные реакции (модификации), осуществляемые нормообразующими генотипами лишь в уклоняющихся условиях, то ясно, что они, по определению, не подчиняются менделевским правилам. Скрещивание двух элементарных морфозов нормы не может дать стойкого результата, несмотря на генетические различия их носителей. В случае же скрещивания такого морфоза с устойчивым нормальным фенотипом первый будет, естественно, поглощаться вторым (при развитии потомства в нормальных условиях). Единственная природная ситуация, где правильное менделевское расщепление имеет место (если исключить наиболее грубые мутационные нарушения), — это скрещивание вариантов нормы, т. е. стабилизированных фенотипов, составляющих полиморфную систему. Только в этом случае в эпигенетических системах гибридов возникают альтернативные пути устойчивого развития (креоды), между которыми осуществляется упорядоченный выбор. Коротко говоря, менделируют лишь продукты **канализированного развития** (адаптивные морфы), но не продукты его **дестабилизации** (морфозы). Поэтому для эпигенетической теории эволюции мир природной изменчивости как целое не описывается в менделистских терминах. Его составляют не аллели

(в которых теория видит лишь отношения между определенными типами развития), а только сами фенотипы, т. е. **варианты нормы и их aberrации**. Поведение отдельных фенотипов в скрещиваниях зависит исключительно от их принадлежности к этим двум классам, характеризующим тип индивидуального развития, а также от самих условий развития. Дарвиновская неопределенная изменчивость есть совокупность aberrаций нормы и тем самым — это область фенотипов, не имеющих упорядоченного наследования. Различие, описываемое в менделевских аллелях, это результат отбора по альтернативным фенотипам, а не просто любое проявление генетического различия.

С этих позиций коренным образом меняется объяснение причин, по которым полезные элементарные изменения не растворяются в скрещиваниях и могут сохраняться отбором. В истории критики дарвинизма предположение о таком растворении известно как «кошмар Дженкина», и на протяжении всего нашего столетия эволюционисты не устают повторять, что этот аргумент устранен открытием менделевских законов с их принципом «чистоты гамет». Но эти законы универсальны для хромосом, а не для признаков и неприменимы к неопределенной фенотипической изменчивости. Истинная причина действительности отбора заключается не в высокой наследуемости и строгой дискретности используемых им элементарных изменений, а в принадлежности их к ограниченному пространству aberrаций, свойственных данной фенотипической норме. В результате эти малоустойчивые сами по себе вариации суммарно повторяются в поколениях, обеспечивая стабильность потенциального субстрата отбора без стабильности индивидуального наследования. Отбор в пользу одной из них ведет не к сохранению ее «несмешиваемых факторов», а лишь к увеличению численной роли гамет, оставляемых ее носителями независимо от их индивидуальной генетической конституции, меняющейся в каждой генерации. На первых этапах процесса эти гаметы способны воспроизводить отбираемый фенотип лишь в числе других вариантов, составляющих исходную гамму aberrаций; однако каждый раз их комбинирование повышает вероятность его дальнейшего осуществления. По мере продолжения отбора на устойчивость самовоспроизведения этого фенотипа (т. е. в результате преимущественного сохранения в каждом поколении тех его потомков, которые сумели его повторить) постепенно возрастает его индивидуальная наследуемость. Этот процесс основан на непрерывной перестройке генотипа гамет в поддерживаемой отбором линии.

Достигнутая таким путем высокая наследуемость фенотипа, основанная на его стабилизации, проявляется теперь в его подавляющем доминировании при скрещиваниях с различными случайными вариациями, чем и демонстрируется его «нерастворимость». Если же подобным образом из начального спектра отбирается сразу несколько фенотипических вариантов, то в последовательных поколениях их гибридизация будет приводить ко все более упорядоченному их наследованию в определенных соотношениях. Таким образом, менделевское расщепление по фенотипам — это не причина сохранения эволюционных новшеств, а результат их стабилизации в ходе отбора.

* * *

Изложенные представления об эпигенетическом механизме эволюционного процесса позволяют оценить сущность понятий, лежащих в основе синтетической теории эволюции. Анализ последней затрудняется тем, что со временем все больше нарастает разрыв между ее фактическими представлениями и теми, которые принимаются декларативно, без использования в ее построениях. Очевидно, что предметом рассмотрения должна быть именно первая категория понятий.

Исходным здесь является положение, что субстрат отбора составляют мозаичные менделевские аллельные факторы, отождествляемые с хромосомными локусами. Эволюция есть изменение генного состава популяции, и скорость ее определяется скоростью замещения аллелей (Dobzhansky, 1947; Грант, 1980). Для хромосомных генов подразумевается упорядоченное фенотипическое выражение, оцениваемое количественно как относительный вклад в приспособленность. Устойчивость фенотипов или признаков рассматривается чисто преформистски как свойство контролирующих их генов, и потому ее объяснение не входит в задачи теории. Понятие устойчивости имеет здесь лишь индивидуальный смысл и выражает либо фиксацию определенных частот аллелей (гене-

тическое равновесие), либо, в более прямом значении, гомозиготизацию по тому или иному из них, т. е. достижение аллелем 100%-ной частоты в популяции. Последнее происходит за счет устранения альтернативных аллелей — в результате отбора или же генетического дрейфа (при ограничении размеров популяции), когда случайные отклонения частот от равновесия могут приобрести необратимый характер. Соответственно предмет рассмотрения теории составляет не организация генотипа и управляемого им индивидуального развития, а организация генофонда популяции.

Понятия генетической обусловленности и наследственности (устойчивости) отождествляются рассматриваемой теорией, т. е. всякое генетическое изменение понимается как фенотипически наследуемое, хотя и признается, что его эффект может искажаться генотипическими и внешними влияниями. Поэтому наследственные изменения рассматриваются как не зависящие от естественного отбора; последний лишь оперирует ими, но не создает их. Ненаследственные, или модификационные, отклонения понимаются как шумы, затемняющие действие генов и тормозящие отбор генетических изменений (Дубинин, 1966а; Майр, 1968; Грант, 1980). Поскольку между последними, по определению, не признается различий в степени устойчивости их эффекта, то понятия фенотипической нормы и аберрации лишаются в теории какой-либо функциональной роли. Для них нет иных характеристик, кроме частот соответствующих фенотипов и генов в популяции. По той же причине представление об эволюционном поглощении одних фенотипов другими через систему скрещиваний является здесь совершенно бессодержательным; речь может идти лишь об их замене путем вытеснения, выражающей замену соответствующих аллелей. Это замещение означает уменьшение генетической дисперсии популяции по приспособленности и соответственно уменьшение генетического груза. Чем большее число генов одновременно затрагивается отбором, тем больше величина груза и тем медленнее должны идти изменения (при условии сохранения достаточной численности популяции).

Поскольку всякая мутация рассматривается теорией как аллельное изменение, контролирующее устойчивый признак, то это означает фактическое признание скачкообразной эволюции, хотя на словах ее часто отрицают (Майр, 1968; Рьюз, 1977; и др). Ограничения, налагаемые на скачкообразность, носят здесь технический, а не принципиальный характер. Там, где между морфами или расами устанавливается простое аллельное различие, это считается указанием на возникновение одной формы из другой путем единичной мутации (Dobzhansky, 1947, с. 50, 190; Грант, 1980, с. 88, 174); там же, где предполагается множество таких различий (например, между преемственными видами), эволюционное преобразование рассматривается как последовательность мутаций (Dobzhansky, 1947, с. 52). Именно мутация выступает здесь как созидательный фактор, тогда как творческая роль отбора сводится лишь к гомозиготизации рецессивных генов, выявляющей новые фенотипы, или же к комбинированию генных эффектов, или, наконец, к созданию оптимальной генотипической среды для выражения гена. Эволюция рассматривается здесь как диалог между средой и генами (Новинский, 1978).

Эти редуccionистские принципы теории, в особенности отбор генов и наделение их коэффициентами приспособленности, все меньше удовлетворяют ее сторонников и уже давно характеризуются как «сверхупрощения» (Dobzhansky, 1947, с. 106). Но отсюда не следует большой ясности в вопросе о том, что же в таком случае составляет подлинный субстрат отбора. В качестве него указываются генотипы и генные комбинации (Шепард, 1970), или же только фенотипы (Майр, 1968), или же все это вместе (Грант, 1980). Все это отражает скорее намерение отойти от старых представлений, чем подлинный отход от них. Поэтому не удивительно, что механизм движущего отбора по-прежнему сводят к замещению одного аллеля другим (Грант, 1980, с. 144). По признанию Р. Левонтина (Lewontin, 1970), современная популяционная генетика, на которой строится синтетическая теория, все еще исходит из представления о чисто мозаичном комбинировании генов, даже не учитывая их организацию в группы сцепления.

Наиболее ясным указанием на сохранение редуccionистского понимания сути отбора является характер представлений о результате его действия, свойственный синтетической теории. Всякий эффективный отбор должен приводить к гомогенизации своего субстрата, и, предполагая отбор аллелей, мы, естественно, должны ожидать (в пределе) их перехода в гомозиготное состояние. Но именно это и предполагается синтетической теорией по

сегодняшний день (Шеппард, 1970; Айала, 1981; Солбриг, Солбриг, 1982). Несоответствие реальной картины этим ожиданиям (гетерогенность природных популяций) считается указанием на наличие факторов, действующих, «несмотря на силы отбора» (Айала, 1981, с. 51). Даже когда делаются попытки объяснить гетерогенность отбором комплексов модификаторов, выравнивающих приспособленность для максимума вариантов генетического фона (Майр, 1974), речь все равно идет о сохранении суммы генов, ответственной за этот эффект.

Косвенным свидетельством подобного понимания отбора является и сам факт появления нейтралистской гипотезы эволюции (Kimura, 1968), выдвинутой как альтернатива синтетической теории. Одним из ее оснований является, как известно, наличие природного полиморфизма по изоферментам, указывающего на множественность соответствующих аллелей, которая рассматривается здесь как нечто не согласующееся с идеей отбора. Другими словами, благодаря синтетической теории дарвиновский отбор настолько прочно отождествился в умах эволюционистов с отбором аллелей, что отсутствие последнего выглядит для них равнозначным отсутствию отбора вообще и заставляет их говорить о «недарвиновской» эволюции. Это красноречиво показывает, что, несмотря на формальное признание синтетической теорией отбора по фенотипам, «ее идеалы остались прежними» (Новинский, 1978).

Таким же неизменным остается для синтетической теории и признание фиксированных соотношений между геном и признаком (формально отрицаемых хромосомной генетикой). Подчинять природную изменчивость менделевским правилам — это и значит признавать, что законы мейотической рекомбинации хромосомных локусов имеют однозначное выражение в изменении фенотипов — хотя бы оно и затемнялось внешней или генотипической средой. Далее, поскольку давление отбора измеряется единственно по изменению частоты форм в поколениях (Шеппард, 1970), очевидно, что все суждения об изменении генного состава на этой основе возможны лишь при наличии четкого соответствия между генами и фенотипами. Точно так же и представление о закреплении аллелей (путем отбора или дрейфа) как источнике эволюционных новшеств предполагает ту же самую связь.

С точки зрения эпигенетической концепции исходным пунктом всех этих построений является сведение целостных свойств организма, созданных естественным отбором, к изначальным характеристикам геномных единиц, существующим независимо от отбора. Это выражается не только в наделении генов вкладом в приспособленность и устойчивым фенотипическим эффектом, но прежде всего в самом понимании гена. Менделевский фактор, который объективно выражает различие двух созданных отбором вариантов организации гено типа (контролирующих соответствующие креоды), отождествляется здесь с участком хромосомы, т. е. различие в свойствах двух систем переносится на их элементы. Локус, определяющий переключение креодов в данной системе скрещиваний, превращается в носителя неизменных характеристик, сохраняемых им во всех рекомбинациях. Соответственно мутация локуса превращается в механизм создания менделевского различия, т. е. результат исторического процесса заменяется одноактным событием. Это совершенно та же логика, которая заставляет многих эволюционистов-эмбриологов видеть в расхождении типов онтогенеза у разных групп организмов (онтогенетической дивергенции Бэра) доказательство их скачкообразного происхождения друг от друга путем одноактной девиации (Шижкин, 1981). Для эпигенетической концепции реальный природный мир менделевских соотношений — это лишь совокупность стабилизированных фенотипов, характеризующая полиморфную систему вида и объединенная свободным скрещиванием. С этой точки зрения модель эволюционных событий, принимаемая синтетической теорией, исходит из перенесения на неопределенную изменчивость свойств адаптивной полиморфной системы, т. е. сырой материал эволюции подменяется ее продуктами — мозаикой стабилизированных форм. Отбор здесь «вводится в действие» в условиях, когда его работа уже сделана. Представлению о смене частот аллелей соответствует в природных популяциях лишь одна реальность — изменение концентраций устойчивых морф, дающих в скрещиваниях менделевские расщепления.

Поэтому исходить из конкуренции аллелей как двигателя эволюции — значит оперировать одними адаптивными нормами, тогда как неопределенные aberrации, вызывае-

мые нарушениями развития и составляющие подлинный субстрат отбора, в этом случае вообще устраняются из рассмотрения. Только при подобном ограничении материала скрещиваний вариантами нормы или искусственно стабилизированными формами (чистые линии) имеет место ситуация, когда фенотипы не поглощают друг друга, а лишь меняют частоты в ответ на кратковременное действие отбора. И если принять, что устойчивые различия этих фенотипов, выражаемые в менделевских факторах, создаются мутациями, а не отбором, то на долю последнего не останется ничего, кроме распространения или уничтожения фенотипических результатов мутирования. В таком случае действие отбора действительно не должно принципиально отличаться от результатов случайных частотных флуктуаций (дрейфа) аллельных фенотипов, и это объясняет причины самого возникновения идеи дрейфа.

Таким образом, при сравнении двух изложенных систем взглядов на природу эволюционного процесса обнаруживается их диаметрально различие. Если для синтетической теории отбор — это перераспределение аллельных факторов, возникающих помимо него и понимаемых как состояния хромосомных локусов, то для эпигенетической теории результатом отбора, если использовать тот же язык, является **создание и размывание** аллельных свойств фенотипов в процессе смены адаптивных норм. Иначе говоря, аллели **создаются и уничтожаются отбором**. Если, например, два фенотипа, описываемые менделевским анализом как гомозиготы AA и aa , дают в скрещиваниях третий фенотип Aa , имеющий селективное преимущество, то для синтетической теории его фиксация в природе не означает ничего большего, чем установление баланса аллелей, при котором численность таких гибридных форм уравнивается элиминацией менее приспособленных гомозигот. Напротив, для эпигенетической теории отбор в пользу фенотипа Aa означает его стабилизацию по отношению к двум другим, т. е. такую перестройку его генотипа и системы развития, в результате которой он все более эффективно поглощает в скрещиваниях исходные варианты, а значит, и перестает закономерно расщепляться на формы AA и aa . Вместе с канализацией его развития и размыванием (у потомства) альтернативных креодов, соответствующих исходным чистым линиям, утрачивается и сама возможность интерпретации этого фенотипа в терминах аллелей A и a . Если искать аналогии этим взглядам в генетическом мышлении, то можно сказать, что идея «отбора в пользу фенотипа лучшей из гомозигот», принимаемая фишеровской гипотезой эволюции доминантности (Fisher, 1930), расширяется здесь в представление об отборе на доминирование лучшего фенотипа вообще.

Итоговое сравнение двух эволюционных концепций приводит к заключению, что первая из них (эпигенетическая) является по существу гораздо более «генетической», чем та, с которой связывают это определение. Такие фундаментальные эмпирические обобщения генетики, как устойчивость нормы («дикого типа») по сравнению с абберациями и способность к их поглощению; нарушения менделевского наследования, выражаемые в понятиях экспрессивности и пенетрантности; гетерогенность любых классов фенотипов; зависимость признаков от генотипа в целом; влияние отбора на их доминирование, — все это, как мы видели, относится к основополагающим понятиям эпигенетической теории, но не находит выражения на языке противоположной концепции. Синтетическая теория исходит на деле не столько из реальных достижений хромосомной генетики, сколько из абстракций раннего менделизма, опиравшегося на однозначное соответствие генов и признаков и отождествление эволюционных новшеств с заменой генов.

Эти выводы сегодня уже не кажутся неожиданными и находят свое подтверждение во все усиливающейся тенденции к критической переоценке основ синтетической теории. Генетики все чаще характеризуют ее лишь как «полезную абстракцию» (Камшилов, 1979, с. 141), представляющую собой «временное и упрощенное» построение (Солбриг, Солбриг, 1982, с. 78); видеть в ней действительный синтез генетики и дарвинизма — значит «выдавать желаемое за действительность» (Бабков, 1981, с. 413). Определение эволюции как изменения генетического состава популяции ныне рассматривается как редуccionистское (Майр, 1981); в основе изменения признаков предлагается видеть перестройку генотипов, а не просто замещение генов (Майр, 1968). К числу вынужденных упрощений теории эволюционисты-генетики относят сегодня все главные ее принципы — отбор аллелей, оценку их по приспособленности и однозначность соответствия

генотипа и фенотипа; анализ генетических изменений по фенотипическому составу признается произвольным и не учитывающим закономерностей индивидуального развития (Солбриг, Солбриг, 1982, с. 77, 78, 154, 263). Используемые теорией модели действия отбора на частоты локуса с двумя аллелями признаются «совершенно нереалистичными» (Там же, с. 258). Увеличивается и скептицизм в отношении роли генетического дрейфа как фактора эволюции (Шеппард, 1970; Солбриг, Солбриг, 1982). Напротив, прежнее отрицание эволюционной роли модификационных изменений сменяется теперь ее формальным признанием (Майр, 1968, 1974), хотя, как справедливо указывалось ранее, это равносильно «пересмотру основных положений генетической концепции эволюции популяций» (Дубинин, 1966а, с. 373). Еще одним свидетельством отхода теории от своих фундаментальных принципов является ее стремление отказаться от идеи генетического груза (Майр, 1974; Грант, 1980; Мейнард-Смит, 1981; Галл, 1980), вызванное трудностями совмещения ее с фактами генетического полиморфизма внутри природных популяций. Но вместе с идеей груза неизбежно устраняется и единственное предлагаемое теорией объяснение механизма движущего отбора как уменьшения дисперсии генетического состава популяций по приспособленности. Понятие отбора в пользу лучших аллелей тем самым лишается содержания. Все эти тенденции объективно отражают одно и то же — несоответствие языка синтетической теории представлений о целостном организме как предмете естественного отбора. При очевидном отсутствии упорядоченных (преформированных) соотношений между геномными единицами и свойствами организма результаты отбора по фенотипам принципиально не могут описываться в терминах генных частот. Одним из косвенных и независимых признаний этого факта является мысль о замене генов хромосомными континуумами в качестве будущей основы построения популяционной генетики (Lewontin, 1970).

Чем больше выдвигается поправок, направленных на модернизацию синтетической теории, тем труднее становится определить, что же составляет ее сущность. Теория не может оставаться сама собой, отказываясь от собственных основ. Создается впечатление, что для нее в действительности нет иного логического фундамента, кроме последовательного преформистского редукционизма, связывающего гены с признаками, и что вне его она превращается в эклектическое построение. Очевидно, именно поэтому, несмотря на все поправки, она остается для критиков концепцией, абстрагирующейся от проблемы целостности организма и его индивидуального развития, и в качестве таковой признается неприемлемой для объяснения эволюции, по крайней мере на уровне ее макрохарактеристик (Bertalanffy, 1969; Ho, Saunders, 1979; Alberch, 1980, 1982; Wake et al., 1983; Madergon et al., 1982; Блюменфельд, 1974; Новинский, 1978).

Очевидная невозможность совместить дарвиновское представление о естественном отборе с упрощениями мутационизма и раннего менделизма вызывает не только стремление ограничить роль этих упрощений путем пересмотра синтетической теории. Наряду с этим наблюдаются противоположные попытки — решить возникающее противоречие за счет дарвинизма. Так, М. Д. Голубовский (1981), почти повторяя слова Йогансена об устранении генетикой основ дарвиновской теории (Филипченко, 1977, с. 191), считает, что каждый шаг в развитии учения о наследственности означал последовательное ограничение постулатов селекционизма. По его мнению, нет дарвиновской неопределенной изменчивости — ее заменила строгая упорядоченность расщеплений, ограниченная менделевскими правилами и не зависящая от отбора. Нет созидательной роли отбора, ибо он может сохранять лишь то, что создается мутациями (как один из примеров приводится индустриальный меланизм у *Biston betularia*). Поэтому нет и постепенности эволюционных изменений — ее место должны занять мутационные скачки, оцениваемые отбором. Этот призыв вернуться к представлениям де Фриза и Йогансена не кажется случайным; он отражает, хотя и в своеобразной форме, ясное понимание иллюзорности того, что сегодня называется синтезом дарвинизма и генетики.

Подлинная ассимиляция достижений генетики дарвиновским учением не может строиться на абсолютизации выявленных ею закономерностей (как и вообще любых форм биологической упорядоченности) в качестве универсальных факторов, действующих вне связи с естественным отбором. Наоборот, они должны быть истолкованы как **результаты отбора**, не существующие вне его. Задачей эволюционной теории является не только

вскрытие биологических законов, но и определение условий их выполнения, т. е. осознание их относительности. Поэтому, говоря об эволюционном объяснении данных генетики, мы должны подразумевать все реальное многообразие накопленных ею фактов, а не только сумму правил, используемых для гибридологического анализа чистых линий. Единственной приемлемой основой такого объяснения представляется эпигенетическая теория Шмальгаузена—Уоддингтона, рассматривающая наследственность как выражение устойчивости индивидуального развития, создаваемой естественным отбором. Можно утверждать, что именно с этой теорией, ставшей в центр внимания свойства целостной системы развития организма и стремящейся к описанию фактов эмбриологии и генетики на одном языке, связаны перспективы будущего развития дарвинизма.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978.
- Айала Ф. Механизмы эволюции // Эволюция. М.: Мир, 1981. с. 33—65.
- Астауров Б. Л. Генетика пола // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 65—113.
- Астауров Б. Л. Homo sapiens et humanus — человек с большой буквы // Новый мир. 1971. № 10. С. 214—229.
- Бабков В. В. Системный стиль в изучении естественного отбора // Системные исследования. М.: Наука, 1981. С. 404—419.
- Балкашина Е. И. Случай наследственного гомеозиса. Геновариация aristopedia у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биологии. 1928. Т. 4. вып. 2.
- Балкашина Е. И., Ромашов Д. Д. Генетическое строение популяций *Drosophila* // Биол. журн. 1935. Т. 4, № 1. С. 81—106.
- Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.; Л.: ВИЭМ, 1935. 205 с.
- Белоусов Л. В. Истоки, развитие и перспективы теории биологического поля // Физические и химические основы жизненных явлений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 59—117.
- Белоусов Л. В. Целостные и структурно-динамические подходы к онтогенезу // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 4. С. 514—529.
- Белоусов Л. В., Чернавский Д. С. Неустойчивость и устойчивость в биологическом морфогенезе // Онтогенез. 1977. Т. 8, № 2. С. 99—114.
- Блюменфельд Л. А. Физические аспекты биологической эволюции // Философия в современном мире. Философия и теория эволюции. М.: Наука, 1974. С. 56—71.
- Бляхер Л. Я., Воронцова М. А., Лиознер Л. Д. Каузально-аналитический метод в учении об индивидуальном развитии // Тр. Ин-та эксперим. морфогенеза. 1935. Т. 3. С. 223—239.
- Волькенштейн М. В. Физический смысл нейтралистской гипотезы эволюции // Журн. общ. биологии. 1981а. Т. 42, № 5. С. 680—686.
- Волькенштейн М. В. Биофизика. М.: Наука, 1981б. 575 с.
- Галл Я. М. И. И. Шмальгаузен и проблема факторов эволюции // Историко-биологические исследования. М.: Наука. 1980. Вып. 8. С. 106—123.
- Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2, № 1. С. 85—107.
- Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Crictetus crictetus* L.) // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7, № 2. С. 97—127.
- Гершензон С. М. Молекулярная биология и теория эволюции // Философия в современном мире. Философия и теория эволюции. М.: Наука, 1974. С. 72—89.
- Гершкович И. Генетика. М.: Наука, 1968. 687 с.
- Голубовский М. Д. Некоторые аспекты взаимодействия генетики и теории эволюции / Методологические и философские проблемы биологии. Новосибирск: Наука, 1981. С. 69—92.
- Голубовский М. Д. Критические исследования в области генетики // Александр Александрович Любищев. Л.: Наука, 1982. С. 52—65.
- Голубовский М. Д. Организация гено типа и формы наследственной изменчивости у эукариот // Методологические проблемы медицины и биологии. Новосибирск: Наука. 1985. С. 135—152.
- Голубовский М. Д., Иванов Ю. Н., Захаров И. К., Берг Р. Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1974. Т. 10, № 4. с. 73—81.
- Гольдшмидт Р. Генетика и физиология развития // Природа. 1933. № 56. С. 124—133.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Гурвич А. Г. Теория биологического поля. М.: Сов. наука, 1944. 156 с.
- Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений // Сочинения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 4. 883 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.: Сельхозгиз, 1952. 484 с.
- Дриш Г. Витализм: его история и система. М.: Наука, 1915. 279 с.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966а. 743 с.
- Дубинин Н. П. Основы популяционной генетики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966б. С. 221—265.

- Дубинин Н. П. О сущности явления наследственности // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34, № 1. С. 3—12.
- Дубинин Н. П. Общая генетика. М.: Наука, 1976. 590 с.
- Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д., Гелтнер М. А., Демидова З. А. Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig. (syn. — *melanogaster* Meig.) // Биол. журн. 1937. Т. 6, № 2. С. 311—354.
- Дэвидсон Э. Действие генов в раннем развитии. М.: Мир, 1972. 342 с.
- Инге-Вечтомов С. Г. Система генотипа. Физиологическая генетика. Л.: Медицина, 1976. С. 57—113.
- Инге-Вечтомов С. Г., Сойдла Т. Р. Эволюционные аспекты проблемы доминирования и молекулярные взаимодействия // Итоги науки и техники. Общая генетика. М., 1978. Т. 3: Эволюция и популяционная генетика. С. 7—37.
- Иогансен В. Элементы точного изучения наследственности и изменчивости. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 410 с.
- Камшилов М. М. Генотип как целое // Успехи совр. биологии. 1934. Т. 3, вып. 2. С. 181—207.
- Камшилов М. М. Является ли плейотропия свойством гена? // Биол. журн. 1935. Т. 4, № 1. С. 113—144.
- Камшилов М. М. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменения внешних условий // Докл. АН СССР. 1939. Т. 23, № 4. С. 361—364.
- Камшилов М. М. Изменчивость и проявление. Проблема нормального фенотипа // Докл. АН СССР. 1940. Т. 29, № 3. С. 239.
- Камшилов М. М. К вопросу об отборе на холодоустойчивость // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2, № 2, С. 211—227.
- Камшилов М. М. Отбор как фактор усложнения организации // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1948. № 3. С. 349—356.
- Камшилов М. М. Роль фенотипа в эволюции // Генетика. 1967. № 12. С. 108—116.
- Камшилов М. М. Фенотип и генотип в эволюции // Пробл. эволюции. 1972. Т. 4. С. 28—44.
- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 256 с.
- Кастлер Г. Возникновение биологической организации. М.: Мир, 1967. 90 с.
- Кирпичников В. С. У истоков теории стабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л., 1974. Вып. 2. С. 61—67.
- Кожанчиков И. В. Об условиях возникновения биологических форм // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 6, № 4. С. 16—32.
- Конюхов Б. В., Нончев С. Г. Экспрессия доминантных и рецессивных признаков в онтогенезе млекопитающих // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 3. С. 325—334.
- Лобашев М. Е. Физиологическая (паранекротическая) гипотеза мутационного процесса // Вестн. ЛГУ. 1947. Вып. 8. С. 10—29.
- Лобашев М. Е. Генетика. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963. 484 с.
- Лобашев М. Е. Принципы генетического анализа // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 7—22.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Майр Э. Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 11—32.
- Мейнард-Смит Дж. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 271 с.
- Мейстер Г. К. Критический анализ основных понятий генетики. М.; Л.: Сельхозгиз, 1934. 202 с.
- Михайлова Н. Н., Симаров Б. В., Тихомирова В. Л., Инге-Вечтомов С. Г. Действие повышенной концентрации ионов магния и натрия на трансляционном и посттрансляционном уровнях у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* // Исследования по генетике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. № 9. С. 65—76.
- Морган Т. Г. Структурные основы наследственности. М.; Л.: Госиздат, 1924. 310 с.
- Морган Т. Механизм наследственности, устанавливаемый на основании наследования сцепленных признаков // Избранные работы по генетике. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937а. С. 125—135.
- Морган Т. О механизме наследственности // Избранные работы по генетике. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937б. С. 189—224.
- Морган Т. Возникают ли рецессивные мутации путем утраты генов // Избранные работы по генетике. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937в. С. 226—242.
- Морган Т. Значение генетики для физиологии и медицины (Нобелевская лекция) // Избранные работы по генетике. М.; Л.: 1937. С. 256—271.
- Морган Т. Г. Развитие и наследственность. М.; Л.: Биомедгиз, 1937д. 242с.
- Мюнтцинг А. Генетика. М.: Мир, 1967. 610 с.
- Новинский Ч. Теория эволюции как теория процесса самоорганизации // Проблемы взаимосвязи организации и эволюции в биологии. М.: Наука, 1978. С. 72—102.
- Оленов Ю. М. Проблемы молекулярной генетики. Л.: Наука, 1977. 207 с.
- Пеннет Р. Менделизм. М.; Л.: Госиздат, 1930. 240 с.
- Промптов А. Н. Ген и признак в онтогенезе // Успехи соврем. биологии. 1934. Т. 3. вып. 2. С. 145—180.
- Рапопорт И. А. О законе распространения и погашения генного действия // Докл. АН СССР. 1941. Т. 36, № 4. С. 392—395.
- Рапопорт И. А. Генетический анализ зависимой дифференциации в эмбриогенезе двукрылых // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1943. № 2. С. 80—92.
- Рыоз М. Философия биологии. М.: Прогресс, 1977. 320 с.

- Самохвалова Г. В. Получение наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений // Журн. общ. биол. 1951. Т. 12, № 3. С. 176—191.
- Самохвалова Г. В. Получение направленных наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений. Сообщ. второе // Зоол. журн. 1954. Т. 33, № 5. С. 1032—1040.
- Светлов П. Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии и общей физиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 263—285.
- Светлов П. Г. О целостном и элементаристическом методах в эмбриологии // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1964. Т. 46, № 4. С. 3—26.
- Светлов П. Г. Онтогенез как целенаправленный (телеономический) процесс // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1972. Т. 63, № 8. С. 5—16.
- Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. Л.: Наука, 1978. Т. 1. 279 с.; Т. 2. 262 с.
- Сойдла Т. Р. Особенности генов эукариот // Инге-Вечтолов С. Г. Введение в молекулярную генетику. М.: Высш. шк., 1983.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Спенсер Г. Основания биологии. СПб.: Изд. Иогансона, 1899. Т. 1. 456 с.; Т. 2. 380 с.
- Стент Г., Кэлиндар Р. Молекулярная генетика. М.: Мир, 1981. 646 с.
- Столетов В. Н. Предисловие к русскому изданию // Мюнтцинг А. Генетика. М.: Мир, 1967. С. 5—9.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы фенотипики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 114—130.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А., Цицмерман И. К. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epiclapha chrysomelina* F. (Coleoptera, Coccinellidae) // Тр. Ин-та биологии УФАИ. 1965. Вып. 44. С. 27—63.
- Уоддингтон К. Канализация развития и наследование приобретенных признаков // Успехи совр. биологии. 1944. Т. 18, вып. 3. С. 393—396.
- Уоддингтон К. Организаторы и гены. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 240 с.
- Уоддингтон К. Дифференцировка клеток // Физика и химия жизни. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. С. 215—226.
- Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 259 с.
- Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: Мир, 1970а. С. 11—38.
- Уоддингтон К. Х. Зависит ли эволюция от случайного поиска? // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: Мир, 1970б. С. 108—115.
- Филипченко Ю. А. Наследственность. М.: Пг.: Госиздат, 1924. 252 с.
- Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. М.: Наука, 1977. 227 с.
- Харланд С. К. Генетическая концепция вида // Успехи соврем. биологии. 1937. Т. 6. вып. 3. С. 512—543.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1926. № 2. С. 3—54.
- Шапошников Г. Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальные исследования) // Энтомол. обозр., 1961. Т. 40, № 4. С. 739—762.
- Шапошников Г. Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. обозр., 1965. Т. 44. С. 3—25.
- Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомол. обозр. 1966. Т. 45, № 1. С. 3—35.
- Шапошников Г. Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 1. С. 15—33.
- Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора) // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, № 1. С. 12—24.
- Шеппарт Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 216 с.
- Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42. № 1. С. 38—54.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984а. Т. 15, № 2. С. 115—136.
- Шишкин М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984б. С. 196—216.
- Шишкин М. А. Менделевский фактор как свойство эпигенетической системы // Макроэволюция: Материалы I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции. М.: Наука, 1984в. С. 238—239.
- Шмальгаузен И. И. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Журн. общ. биологии. 1940а. Т. 1, № 4. С. 509—528.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940б. 231 с.
- Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2, № 3. С. 307—354.
- Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Изд-во АН СССР. 1964. 132 с.

- Шмальгаузен И. И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968а. 223 с.
- Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968б. 451 с.
- Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 492 с.
- Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 228 с.
- Шпеманн Г.* Наследственность и механика развития // Журн. эксперим. биологии. Сер. Б. 1925. Т. 1, вып. 34. С. 119—144.
- Эшби У. Р.* Введение в кибернетику. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 432 с.
- Эшби У. Р.* Конструкция мозга. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 398 с.
- Яблоков А. В.* История биологии и концепция естественного отбора: [Предисловие] // *Рубайлова Н. Г.* Формирование и развитие теории естественного отбора. М.: Наука, 1981. С. 3—7.
- Alberch P.* Ontogenesis and morphological diversification // *Amer. Zool.* 1980. Vol. 20. P. 653—667.
- Alberch P.* Developmental constraints in evolutionary processes // *Life Sci. Res. Rep.* 1982. N 22. P. 313—332.
- Baer K.* Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. T. I. Koenigsberg: Kupfertaf, 1828. 271 S.
- Baur E.* Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. B.: Borntraeger, 1922. 436 S.
- Beer G. de.* Charles Darwin: Evolution by Natural Selection. L.: Nelson, 1963. 290 p.
- Bertalanffy L.* Das biologische Weltbild. Bern: Francke, 1949. 202 S.
- Bertalanffy L.* General System Theory. N. Y.: Braziller, 1969. 289 p.
- Bridges C.* The origin of variations in sexual and sex-limited characters // *Amer. Natur.* 1922. Vol. 56. P. 51—63.
- Castle W. E.* Can selection cause genetic change? // *Amer. Nat.* 1916. Vol. 50. N 592. P. 248—256.
- Dobzhansky Th.* Genetic and the Origin of Species. 3d ed. N. Y.: Columbia Univ. press. 1947. 446 p.
- Driesch H.* The Science and Philosophy of the Organism. L.: Black, 1908. Vol. 1. 329 p.; Vol. 2. 381 p.
- Fisher R.* Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon press, 1930. 272 p.
- Goldschmidt R.* Physiologische Theorie der Vererbung. B.: Springer, 1927. 247 S.
- Goldschmidt R.* Physiological Genetics. N. Y.; L. McGraw Hill Book Co., 1938. 375 p.
- Goldschmidt R.* The Material Basis of Evolution. New Haven: Yale Univ. press, 1940. 436 p.
- Goldschmidt R.* Mimetic polymorphism, a controversial chapter of Darwinism // *Quart. Rev. Biol.* 1945. Vol. 20, N 3. P. 205—230.
- Goldschmidt R.* Theoretical Genetics. Los Angeles: Univ. Cal. press, 1955. 563 p.
- Goodwin B. C.* Biological stability // *Towards a Theoret. Biology* / Ed. C. Waddington. Chicago: Aldine, 1970. P. 1—17.
- Gurwitsch A.* Ueber Determination, Normierung und Zufall in der Ontogenese // *Roux' Arch.* 1910. Bd. 30. S. 133—193.
- Gurwitsch A.* Die Vererbung als Verwirklichungsvorgang // *Biol. Zentr.-Bl.* 1912. Bd. 32. S. 458—486.
- Gurwitsch A.* Ueber den Begriff des embryonalen Feldes // *Roux' Arch.* 1922. Bd. 51, h. 3/4. S. 383—415.
- Haldane J.* The Biochemistry of Genetics. L.: Allen and Unwin, 1954. 144 p.
- Ho M. W., Saunders P. T.* Beyond neo-Darwinism — an epigenetic approach to evolution // *J. Theor. Biol.* 1979. Vol. 78, N 4. P. 573—591.
- Johannsen W.* Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Aufl. 3. Jena: Fischer, 1926. 736 S.
- Kettlewell H. B. D.* A resume on investigations on the evolution of melanism in the Lepidoptera // *Proc. Roy. Soc. London B.* 1956. Vol. 145, N 920. P. 297—303.
- Kimura M.* Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral or nearly neutral isoalleles // *Genet. Res.* 1968. Vol. 2. P. 247—269.
- Kojima K. I.* Is there a constant fitness value for a given genotype? // *Evolution.* 1971. Vol. 25. P. 281—285.
- Lewontin R. C.* On the irrelevance of genes // *Towards a Theoretical Biology* // Ed. C. Waddington. Chicago: Aldine, 1970. P. 67—88.
- Maderson P. F. A. et al.* The role of development in macroevolutionary change. Group report // *Life Sci. Res. Rep.* 1982. N 22. P. 279—312.
- Roux W.* Gesammelte Abhandlungen uber Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig: Engelmann, 1895. Bd. 1. 816 S.; Bd. 2. 1075 S.
- Simpson G. G.* Major Features of Evolution. N. Y.: Columbia Univ. press. 1953. 434 p.
- Standfuss M.* Zur Frage des Gestaltung und Vererbung auf Grund 28-jahriger Experimente // *Insektenborsa.* 1902. Bd. 19. S. 155—169.
- Waddington C. H.* Genetic assimilation of an acquired characters // *Evolution.* 1953. Vol. 7. P. 118—126.

- Waddington C. H.* The Strategy of the Genes: a Discussion on Some Aspects of Theoretical Biology. L.: Allen and Unwin, 1957. 262 p.
- Waddington C. H.* Principles of Development and Differentiation. N. Y.: Macmillan, 1976. 115 p.
- Wake D. B., Roth G., Wake M. H.* On the problem of stasis in organismal evolution // *J. Theor. Biol.* 1983. Vol. 101. P. 211—224.
- Wolpert L.* Mechanisms of limb development and malformation // *Brit. Med. Bull.* 1976. Vol. 32, N 1. P. 65—70.
- Woodger I. H.* What do we mean by «inborn»? // *Brit. J. Philos. Sci.* 1953. Vol. 3. P. 319.
- Wright S.* An intensive study of the inheritance of color // *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 1916. Vol. 241, pt. 2. P. 59—160.
- Wright S.* Evolution organic // *Encyclopaedia Britannica. L.*, 1964. Vol. 8. P. 915—931.
- Zimmermann K.* Über Mutationen in wilden Populationen // *Mitt. Zool. Mus. Berlin.* 1933. Bd. 19. S. 439—452.

УДК 575.83

ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ И НАПРАВЛЕННОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Л. П. Татаринов

Палеонтологический институт АН СССР

Вклад палеонтологии в эволюционную биологию основан на уникальности ее фактического материала, относящегося к разным этапам истории Земли. Временной аспект составляет поэтому наиболее специфическую особенность палеонтологического вклада в теорию эволюции, будь то проблема вида и видообразования, макроэволюции, биоценологических сукцессий или экологических кризисов в истории Земли, включая проблему вымирания. В этом отношении палеонтологи обладают многими преимуществами перед биологами, работающими на рецентном материале, которые могут судить о событиях, происходивших в геологическом прошлом, лишь косвенно, главным образом на основе того, что организмы, относящиеся к различным систематическим группам, в известной мере отражают различные этапы эволюции жизни на Земле. В то же время специфическая неполнота палеонтологического материала делает его изучение и интерпретацию плодотворной, как правило, лишь при условии сопоставления с рецентным материалом. В этом отношении палеонтология почти полностью зависит от биологии.

Активность палеонтологов в создании и разработке эволюционных концепций широко известна. Палеонтология легко приняла теорию эволюции — буквально сразу же после выхода в свет «Происхождения видов». Однако единого отношения к дарвиновым факторам эволюции среди палеонтологов не было и, пожалуй, вплоть до 40-х годов XX столетия антидарвинистические концепции в палеонтологии были распространены шире, чем строго дарвинистические. Особую популярность имели ламаркистские, ортогенетические, сальтационистские и филогеронтические¹ идеи. После кратковременного торжества современного дарвинизма (синтетической теории эволюции) в палеонтологии начиная с 70-х гг. вновь все более широкое распространение приобретает сальтационизм, а в последние годы — также и неокатастрофизм. При этом глобальные катастрофы космического происхождения начинают рассматриваться в качестве важнейшего механизма прогрессивной эволюции, поскольку, как полагают сторонники этих взглядов, только неизбежное уничтожение ранее существовав-

¹ Филогеронтическими называют концепции, исходящие из параллелизации истории развития отдельных систематических групп организмов с индивидуальным развитием и принимающие, что каждый таксон переживает период расцвета, который в силу тех или иных внутренних причин сменяется периодом старения и вымирания.

ших групп организмов расчищает арену для формирования новых групп (Raup, Sepkoski, 1984; Cherfas, 1984).

Тем не менее, однако, мы не можем не констатировать, что почти все обобщения, касающиеся общих закономерностей филогенеза (макроэволюции), во второй половине XIX в. создавались палеонтологами. В известном смысле это время можно назвать золотым периодом эволюционной палеонтологии. Большинство этих обобщений, правда, не пережило своих создателей, но такие, как закон необратимости эволюции Долло, доктрина неспециализированного предка Кюппера, принцип инадаптивной специализации В. Ковалевского, энцефализации Марша, а также многие типы соотношения онтогенеза и филогенеза, сформулированные Хайэттом, вошли в золотой фонд эволюционной биологии. Исследованиями палеонтологов этого периода были предвосхищены многие позднейшие достижения, такие, в частности, как закон гомологических рядов Вавилова (Коп, Вааген), теория филэмбриогенезов А. Н. Северцова (Хайэтт), некоторые закономерности прогрессивной эволюции, разрабатывавшиеся позднее А. Н. Северцовым, И. И. Шмальгаузенем и Т. Гексли (Коп, Неймайр). Тогда же палеонтологами были ясно сформулированы принципы вертикальной и горизонтальной классификации организмов (Милашевич). В начале XX в. к перечисленным обобщениям добавились такие, как принцип адаптивной радиации Осборна, принцип мозаичной эволюции переходных форм Ватсона и некоторые другие.

Вместе с тем широкое распространение различных недарвинистических концепций превратило палеонтологию в глазах многих биологов чуть ли ни в цитадель антидарвинизма. Отчасти в связи с этим многие крупные исследователи выступили с весьма нигилистической оценкой возможностей вклада палеонтологии в теорию эволюции. Напомним, что Т. Гексли (1927) уже более 100 лет назад (1871) подчеркивал, что данные палеонтологии совместимы с любой формой учения об эволюции. М. Л. Левин (1934) в предисловии к книге Грегори «Эволюция лица от рыбы до человека» утверждал, что палеонтологи ничего не могут сказать о факторах эволюции, которые их материал не позволяет изучать. Скептически к возможностям палеонтологии (по крайней мере при современном ее состоянии) относились и Т. Морган (1936), Е. Олсон (Olson, 1966) и многие другие. Л. Я. Бляхер (1971, с. 82), например, писал, что «факты, добытые палеонтологами, не могут служить свидетельством ни в пользу допущения наследования приобретенных признаков, ни против него, а рассуждения палеонтологов на эту тему нимало не способствовали выяснению теоретической сущности вопроса». Неблагополучное положение в области эволюционной палеонтологии отмечалось недавно П. Н. Федосеевым (1981) и А. А. Баяевым (1981). В свете всего этого нас уже не должно изумлять, что в книге К. М. Завадского (1973) основные посвященные эволюционной палеонтологии разделы помещены в главе «Идеалистические теории эволюции».

В такой оценке многое справедливо, хотя в целом она, конечно, несколько однобокая. Хотя палеонтолог не может изучать экспериментально такие факторы эволюции, как наследственность, отбор и борьба за существование, его материал имеет первостепенное значение для суждений, например, о направлениях эволюционного процесса и темпах эволюции. Отметим также, что даже «еретические» эволюционные концепции, разрабатывавшиеся в палеонтологии, основываются, как правило, на определенном фактическом материале. Эти концепции зачастую бывают спорными или даже ошибочными, но объективное исследование требует не только общей оценки обобщений, но и анализа фактов, лежащих в их основе. Подчеркнем также, что палеонтологические факты отнюдь не в одинаковой степени совместимы с любыми эволюционными концепциями и потому представляют несомненный интерес для теории эволюции. При этом следует подчеркнуть, что особенно велик вклад палеонтологии в область изучения общих закономерностей филогенеза (макроэволюции). В исследовании элементарных факторов эволюции и видообразования (микроэволюции) речь обычно идет не о самостоятельных палеонтологических обобщениях, а о случаях успешного использования для анализа палеонтологического материала принципов, сформулированных биологами-неонтологами. Причина такого различия достаточно ясна. Палеонтологи не могут экспериментально исследовать факторы эволюции и наблюдают популяционные изменения, как правило, на основании случайных выборок, отдельные особи в которых разделены не-

определенным числом поколений. Однако палеонтологический материал при всей его неполноте раскрывает подлинную картину филогенеза в отрезках времени, измеряемых многими миллионами лет, тогда как биологи-неонтологи только восстанавливают ход филогенеза на основании результатов изучения современных организмов. И. И. Шмальгаузен (1973, с. 13) указывал, что «перед палеонтологией открываются совершенно безграничные перспективы исследований, которые должны вскрыть конкретную историю эволюционных преобразований органического мира и ее общие закономерности». При этом Шмальгаузен подчеркивал, что эту задачу палеонтологи могут выполнить лишь при условии их совместной работы с морфологами и экологами, что мы считаем безусловно правильным.

В настоящем сообщении мы останавливаемся подробно лишь на проблеме параллелизмов и их роли в явлениях направленности в эволюции. В форме предварительного сообщения основные положения этой статьи уже публиковались автором (Татаринов, 1984). Однако ход событий показывает большую актуальность обсуждаемых вопросов. Параллелизмы входят существенной составной частью в более общую проблему соотношения механизмов морфогенеза и эволюции, стоящую в центре внимания на двух недавних международных конференциях — в Далеме (Западный Берлин) в 1981 г. и в Пльзене (ЧССР) в 1984 г. Различные аспекты этой проблемы обсуждаются и советскими исследователями (Тахтаджян, 1983; Воробьева, 1984; Шишкин, 1984). Создается впечатление, что недоучет эволюционного значения факторов морфогенеза является одним из важнейших упущений синтетической теории эволюции. Дальнейшее развитие эволюционной биологии должно этот пробел восполнить.

Проявления направленности эволюции весьма разнообразны и распространены очень широко. По-разному понимается и сама проблема направленности. При расширенном понимании к проявлениям направленности относят и общую тенденцию прогрессивного усложнения организмов в ходе эволюции, и такие более частные процессы, как дифференциацию и интеграцию у животных нервной системы (Шмальгаузен, 1969). Некоторые авторы считают, что можно говорить о телеономичности (объективной целенаправленности) процессов развития живой природы в целом, различая два их типа: онтогенез и эволюцию (Сутт, 1975, 1977); при этом утверждается, что объективной целью эволюции (микроэволюции, видообразования) является улучшение адаптаций под давлением естественного отбора. Такая позиция сглаживает принципиальное различие между направленностью онтогенеза, в механизмах которого запрограммировано будущее состояние, и филогенеза (Мауг, 1974; Тахтаджян, 1966). Нам кажется более правильным не столь широкое представление о телеономичности или направленности эволюции.

Представление о телеономичности эволюции в некоторых отношениях стоит близко к идее о внутренней предопределенности путей эволюции (автогенетический ортогенез), хотя, конечно, эти понятия не могут считаться совпадающими. Термин «автогенетический ортогенез» имеет значительно более четкую определенность и в то же время явный метафизический оттенок. Сама возможность предопределения эволюции вызывает сильнейшие сомнения (Татаринов, 1985). И действительно, нет ни одного примера, выдвигаемого сторонниками концепции автогенетического ортогенеза, в котором исключалось бы действие обычных дарвиновских факторов эволюции — прежде всего приспособления к среде под давлением направленного отбора, или ортоселекции (Plate, 1912). Да и значительная часть сторонников ортогенетической концепции эволюции, утверждающей, что дивергенция является нехарактерной или второстепенной чертой эволюции, склонна считать ортогенез, или эволюцию в определенном направлении, результатом приспособления к определенным условиям среды.

Хотя ортогенетические взгляды, по которым эволюция идет по определенным направлениям без адаптивной радиации, еще сравнительно недавно пользовались широким распространением среди палеонтологов, в наше время они стали архаичными. Эволюция взглядов палеонтологов на этот вопрос прослеживается в работах одних и тех же исследователей. Так, еще в 1928 г. ортогенетическую концепцию эволюции безоговорочно принимал акад. А. А. Борисьяк, считавший иные представления совершенно неверными. Характеризуя взгляды В. О. Ковалевского о радиации форм копытных, Борисьяк

(1973, с. 227) писал: «Для уха современного биолога эти выражения звучат анахронизмом, а само представление кажется донельзя наивным». Но уже в 1940 г. Борисяк указывал, что представления об ортогенезе основаны на недоработанности филогенезов и что явления направленной эволюции объясняются ортоселекцией. Отметим сразу же, что последнее утверждение мы считаем справедливым лишь отчасти.

Очень важно учитывать, что явления направленной эволюции выражаются не только в развитии в одном направлении, но и, чаще всего, в независимом приобретении организмами ряда общих признаков, отсутствовавших у предков. Если речь идет об организмах, связанных относительно близким родством, то приобретаемые ими сходные признаки обычно называют параллелизмами. Сходство, приобретаемое организмами, не связанными близким родством, обычно называют конвергентным.

При некоторой нечеткости имеющихся определений параллелизмов (Татаринов, 1976а) в их развитии ясно выступает как участие отбора, так и воздействие исторически сложившейся организации. Неясность механизмов влияния последней делает «филогенетический параллелизм и конвергенцию самыми сложными явлениями эволюции» (Дубинин, 1966, с. 624). Действительно, при неопределенном характере наследственной изменчивости можно было ожидать неповторимости вновь возникающих признаков даже в случае приспособления близкородственных организмов к сходным условиям среды. Между тем, «как правило, большинство близких ветвей во всех группах животных всегда развивается параллельно, если только эти ветви не получились в результате перехода в различную среду» (Шмальгаузен, 1947, с. 490).

Примеры параллелизмов. Мы подробно останавливались на параллелизмах в приобретении млекопитающих признаков, характеризующих эволюцию зверообразных пресмыкающихся (Татаринов, 1970, 1976а, б). Эти параллелизмы охватывают самые различные системы признаков, характеризующие, в частности, локомоцию, зубной и челюстной аппарат, дыхание, водный обмен, возможно, покровы и терморегуляцию, звукопроводящий аппарат, головной мозг. Очень часто, хотя и не всегда, параллельно возникающие особенности имеют ясное адаптивное значение, но замечательно, что из нескольких, казалось бы, в принципе возможных путей развития новых особенностей предпочтение отдается одному — специфическому для данной группы или групп организмов.

Приведем еще ряд примеров параллелизмов. У дейноцефалов и у териодонтов происходило преобразование простых конических зубов в уплощенные, приспособленные к перетиранию или измельчению пищи. У дейноцефалов это осуществлялось посредством развития на зубах уплощенной лингвальной площадки, а у териодонтов — посредством «подстраивания» к главной вершине рядов придаточных бугорков, расположенных в ряде случаев ориентированными поперечно рядами и соответствующими, возможно, активированным эмбриональным зачаткам — лепидоморам. Усложненные зубы появляются независимо в нескольких линиях териодонтов — у иктидозухов, цинодонтов и у мигалезавров, но во всех случаях очень сходным способом.¹

Аналогичные примеры дает эволюция лучеперых рыб в направлении от примитивных палеонисков через субголотей и голотей к костистым рыбам, эволюция непарнокопытных в направлении к лошади и т. д. Во всех этих случаях параллелизмы наблюдаются преимущественно в признаках, характеризующих формирующуюся новую группу орга-

¹ Проводимое сравнение придаточных бугорков на зубах териодонтов с самостоятельными лепидоморами не означает принятие концепции конкресценции — происхождения коренных зубов млекопитающих путем срастания серни простых конических зубов. Гипотеза конкресценции исходит из предположения о существовании у предков млекопитающих множества вполне самостоятельных конических щечных зубов, срастание которых привело к формированию трибосфенических зубов млекопитающих. Лепидоморы же суть эмбриональные закладки, которые ни на одной стадии не были самостоятельными зубами. Однако некоторые особенности морфогенеза зубов млекопитающих, на основе которых Б. С. Матвеев (1963) пытался возродить гипотезу конкресценции, действительно отражают сложность состава коренных зубов млекопитающих. Однако, на наш взгляд, имеющие известную самостоятельность эмалевые органы в зубах эмбрионов млекопитающих следует сравнивать не с индивидуальными коническими зубами взрослых животных, как это делал Матвеев, а с эмбриональным лепидомором. Напомним, что и простой конический зуб может происходить путем «синхромориевого» слияния ряда лепидоморов (Jarvik, 1960; Stensjö, 1961; Cruickshank, 1968; Orvig, 1977).

низмов (соответственно млекопитающих, костистых рыб, однопалых лошадей). По множеству других признаков продолжается дивергентная эволюция, но постоянная смена более примитивных групп более продвинутыми, каждая из которых все более приближается к вновь формирующейся группе, создает подчас ложное впечатление о преобладании параллельного развития над дивергентным. Далеко не всегда параллелизмы появляются в пределах одной группы, в отдельных подразделениях которых последовательно приобретаются признаки высшей организации, как это было в приведенных выше примерах.

Во многих случаях параллелизмы возникают в двух независимо эволюлирующих группах, связанных лишь относительно отдаленным родством. Так, по-видимому, обстоит дело в отношении хищных динозавров (теропод), в эволюции которых постоянно появляются признаки, казавшиеся бы характерными для птиц (Барсболд, 1983; Курзанов, 1983). Особенно четко это проявляется в строении конечностей. Задняя конечность хищных динозавров в целом и построена по птичьему типу, но еще более замечательно то, что строение скелета передних конечностей у так называемых «длинноруких» теропод, имеющих редуцированные передние конечности, становится очень близким к состоянию, зафиксированному у позднеюрской птицы археоптерикса. Отдельные птичьи признаки проявляются также и в строении черепа теропод.

Эти факты побудили некоторых исследователей выступить с гипотезой о происхождении птиц непосредственно от бегущих длинноруких теропод (Ostrom, 1976). Однако то обстоятельство, что наиболее полный ассортимент птичьих признаков появляется лишь у позднемеловых длинноруких теропод, сосуществовавших с примитивными птицами и в целом весьма на них непохожими, заставляет нас скептически относиться к этой гипотезе. Нам кажется более вероятным, что значительная часть птичьих признаков развивается у хищных динозавров независимо от предков птиц (Татаринов, 1980). В строении птиц отмечаются черты сходства и с другими архозаврами: в частности, ряд признаков в строении черепа сближает их не с тероподами, а с архаичнейшими триасовыми крокодилами, передвигавшимися, по-видимому, на двух ногах (Walker, 1972, 1979). Однако в последнее время выяснилось, что протическое соединение квадратной кости с мозговой коробкой приобреталось птицами и крокодилами параллельно, и Уокер (Walker, 1985) на этом основании отказался от своих взглядов о происхождении птиц от позднетриасовых «прокрокодилов».

Некоторые авторы полагают, что ближе всего к предкам птиц из всех известных архозавров стоял своеобразный *Cosesaugus*, недавно описанный из среднего триаса Испании (Ellenberger, 1977). Косезавр, по мнению Элленбергера, был бипедальной формой, череп его по общей конфигурации напоминает птичий, весьма мало специализированные передние конечности допускают вывод из них птичьего крыла. Наиболее примечательно указание на отпечатки своеобразных структур, имеющих сходство с перьями (Ellenberger, 1977). В то же время нельзя не отметить, что строение косезавра изучено еще очень плохо, а его «перья» совершенно неразличимы на фотографии. Р. Вилд (личное сообщение) полагает даже, что описание косезавра основано на ошибочной интерпретации отпечатка позднетриасовой ящерицы типа *Mastognathus*: «птицеподобность» черепа косезавра объясняется сплющиванием его заглазничной части, создавшим ложное впечатление о большом объеме мозговой коробки косезавра.

Яркие примеры параллелизма дает не только палеонтология, но и неонтология. Напомним, например, что в эволюции бесхвостых амфибий к древесной жизни переходили представители целого ряда семейств — квакши, ракофориды, некоторые микрогилиды. У большинства их на пальцах развиваются «присоски» — богатые железами дисковидные расширения, причем между когтевыми и предпоследними фалангами появляются дополнительные вставочные хрящи или косточки. У различных древесных ящериц — гекконов и игуан — на концах пальцев также появляются расширения, но здесь они построены по другому принципу — состоят из роговых пластинок, переходящих в «щеточки» из микроскопических волосков. В деталях строение пальцевых пластинок у древесных игуан и у гекконов несколько различается, у гекконов «щеточки» образуются за счет разрастания шипиков на уплощенной поверхности роговых эпидермальных клеток, иногда, как у древесных игуан, — путем образования выростов на краях

этих клеток (Williams, Peterson, 1982). Однако принцип строения «щеточек» оказывается очень сходным для ящериц в целом. По всей вероятности, их действие основано не на электростатических силах, как это предполагалось, а на поверхностном сцеплении. Интересно, что у древесных игуан «щеточки» формируются во многом параллельно у различных родов (Peterson, 1983).

Также параллельно у самых различных морских и некоторых пустынных позвоночных появляются структуры, выводящие из организма в среду избытки солей (особенно хлорида натрия). У морских костистых рыб эту функцию принимает на себя модифицированный жаберный эпителий, у пустынных и немногочисленных морских ящериц, а также у морских птиц — одна из желез носовой полости (латеральная носовая железа), а у морских черепах — орбитальная слезная железа. Эти структуры развиваются у различных костистых рыб, ящериц, птиц и черепах вполне независимо. Имеются основания предполагать, что солевые «носовые» железы имелись также и у некоторых ископаемых крокодилов (Walker, 1979), а также и у динозавров семейства *Hadrosauridae* (Whybrow, 1981). К сожалению, на современном уровне знаний нам трудно даже высказать предположение о причинах «органоспецифичности» солевых желез у разных позвоночных.

Параллелизмы охватывают не только морфологические признаки, но в равной мере также и физиологические, биохимические и т. д. Они более характерны для организмов, связанных относительно тесным родством, но могут возникнуть и у очень далеких организмов, относящихся, например, к разным типам животных. Особенно это характерно для биохимических признаков. Так, у амфибий, наземных аннелид и плоских червей вполне независимо совершается переход от аммонотелии к уреотелии, а у завропсидных рептилий и птиц, насекомых и наземных брюхоногих моллюсков — в различной степени выраженный переход от уреотелии к урикотелии. Сходство этих изменений основывается на глубоком сходстве метаболизма конечных продуктов белкового обмена у самых разных животных (Хочачка, Сомеро, 1977), и поэтому мы считаем возможным говорить в этом случае не о конвергенции, а о параллелизме. Гемоглобины образуются вполне независимо у позвоночных, некоторых насекомых, иглокожих, моллюсков, кольчатых и низших червей и даже у некоторых инфузорий, тогда как в ряде других групп беспозвоночных (головонogie, ракообразные, паукообразные) появляется гемоцианин (Коржуев, 1948). Мы видим, таким образом, что границы систематических групп далеко не всегда совпадают с объемом групп организмов, обнаруживающих тот или иной параллелизм.

Более специфичны параллелизмы по морфологическим признакам, которые обычно не выходят за пределы отряда или класса. Однако и здесь мы встречаемся со случаями спорадического появления сходных признаков у весьма отдаленных друг от друга организмов. Так у бесхвостых амфибий мы видим своеобразное развитие затылочной артерии и вены, широко ветвящихся под крышей черепа по поверхности твердой мозговой оболочки. Ничего подобного мы не наблюдаем у других амфибий и рептилий. Однако у ехидны из клоачных млекопитающих (но не утконоса) и других млекопитающих затылочная вена и артерия чрезвычайно усложнены и обнаруживают сходное ветвление под костями крыши черепа. Среди ископаемых позвоночных аналогичное устройство затылочных сосудов имела, по-видимому, кистеперая рыба *Eusthenopteron*, у которой эти сосуды ветвились по поверхности эндокраниальной крыши оптико-окципитального отдела черепа, непосредственно под его дермальной крышей (Jarvik, 1967), но никаких признаков этого ветвления пока не обнаружено у других кистеперых рыб, даже близких к *Eusthenopteron* (Воробьева, 1977). Эндолимфатический проток внутреннего уха у бесхвостых амфибий, гекконовых ящериц и многопера из числа рыб образует длинный задний вырост, проникающий через затылочное отверстие в спинномозговой канал. Возможно, аналогичный вырост эндолимфатического протока имелся также у некоторых кистеперых рыб (*Eusthenopteron*: Jarvik, 1967, 1980). Плавательный пузырь, имеющий у типичных лучеперых рыб мезентериальную артерию, у амии и гимнорха снабжается ветвью задней жаберной артерии, имеющей такое же происхождение, что и легочная артерия дупной и наземных позвоночных.

Более широкое распространение того или иного морфологического признака поз-

воляет в ряде случаев говорить об определенной эволюционной тенденции. Так, в онтогенезе у самых разных позвоночных наблюдается замещение эмбриональной медиальной вены головы латеральной, являющейся основным магистральным венозным сосудом головы у большинства рыб и низших тетрапод. У крокодилов и птиц латеральная вена головы замещается новым наружным сосудом, а у плацентарных млекопитающих — внутренней яремной веной (van Gelderen, 1925).

Из этого можно сделать заключение, что в эволюции позвоночных наблюдается тенденция к замещению внутренних магистральных венозных сосудов головы наружными, причем у млекопитающих — задней мозговой, или внутренней яремной. Точно так же можно говорить о тенденции к переносу у амниот основных артерий головы — надглазничной, подглазничной (верхнечелюстной) и нижнечелюстной — с орбитальной (стапедальной) артерии на наружную сонную. У крокодилов, клоачных млекопитающих и крысы на наружную сонную переносится только нижнечелюстная артерия, а у большинства плацентарных и человека — все три.

Одним из наиболее интересных примеров параллелизма в эволюции позвоночных является процесс формирования у ранних млекопитающих «маммального» среднего уха из трех слуховых косточек¹. Как известно, у амфибий, рептилий и птиц имеется лишь одна слуховая косточка — stapes, соответствующая гиомандибуле рыб, тогда как у млекопитающих в среднее ухо входит еще квадратная кость верхней челюсти, превращающаяся в «наковальню» (incus), и сочленовная (и предсочленовная) кости нижней челюсти, образующие «молоточек» (malleus). Обычно полагали, что это преобразование осуществилось у общих предков млекопитающих, однако теперь установлено, что древнейшие позднетриасовые млекопитающие, относящиеся как к прототериевому (*Morganucodon*), так и к териевому (*Kuhneotherium*) стволу, еще обладали «полной» нижней челюстью и двойным челюстным сочленением — древним между квадратной и сочленовной и новым между зубной и чешуйчатой костями. Все задние («постдентальные») кости нижней челюсти были у позднетриасовых млекопитающих сильно редуцированы и помещались в желобке на внутренней поверхности зубной кости (dentale), образующей основную часть нижней челюсти (Kermack, Kermack, Mussett, 1958; Kermack, Mussett, Rigney, 1973, 1981). Таким образом, можно утверждать, что «маммальное» среднее ухо было приобретено прототериями (монотрематами) и териями (сумчатыми и плацентарными) параллельно. В ходе этой перестройки древний депрессор нижней челюсти — *m. depressor mandibulae* — замещался новым. Интересно, что если слуховые косточки у монотремат и териев вполне гомологичны, то нижнечелюстной депрессор в этих стволах млекопитающих имеет разное происхождение. У монотремат это *m. detrahens mandibulae*, являющийся производным аддукторной мускулатуры и иннервируемый нижнечелюстной ветвью тройничного нерва, тогда как у сумчатых и плацентарных это *m. digastricus*, имеющий комплексное происхождение (переднее брюшко — производное *m. mylohyoideus*, заднее — ближе неустановленного пучка гиоидной мускулатуры) и иннервируемый нижнечелюстной ветвью тройничного и лицевым нервами (Adams, 1919; Hopson, 1966). Как нам кажется, этот параллелизм был подготовлен формированием у цинодонтовых предков млекопитающих зачаточной барабанной перепонки в вырезе угловой кости нижней челюсти и известным обособлением постдентальных костей последней от тела зубной кости (Татаринов, 1976а). Возможно, что у предков млекопитающих постдентальные кости приобретали некоторую подвижность по отношению к основной части нижней челюсти и в известной мере участвовали в звукоповедении (Kermack, Mussett, Rigney, 1981; Kermack, Mussett, 1983).

Очень интересные примеры параллелизма дает нам и эволюция беспозвоночных животных. Так, представляется вероятным независимое возникновение эпителизированной кишки в различных группах турбеллярий (Иванов, Мамкаев, 1973); целома (как нерасчлененного, так и расчлененного) у эхиурид, аннелид и, возможно, моллюсков, вторичноротых; щупальцевых и, может быть, погонофор (Clark, 1979). У членистоногих

¹ Точнее, четырех, так как в состав «молоточка» — наружной слуховой косточки млекопитающих вошла не только сочленовная, но и дермальная по происхождению предсочленовная кость (praearticulare), прирастающая к переднему отростку молоточка (Gaupp, 1913).

при переходе к наземной жизни, совершавшемся независимо в разных ветвях, параллельно происходило утолщение хитиновой кутикулы и формирование трахей, мальпигиевых сосудов и приспособлений к внутреннему оплодотворению. Параллельно совершался и переход от аммонотелии к урикотелии, что позволяет говорить о параллелизмах в эволюции членистоногих и позвоночных (Гиляров, 1970; 1975). Замечательные примеры параллелизмов дает гистология, что позволило А. А. Заварзину (1934) сформулировать закон параллельных рядов тканевой эволюции: дальнейшую разработку этой проблемы можно найти в его исследованиях по гистологии нервной и соединительной ткани (Заварзин, 1950, 1953).

Многообразные примеры параллелизмов дает также и эволюция растений, в частности, процесс становления покрытосеменных растений (Красилов, 1975), получивший наименование агноспермизации (Красилов, 1977) по аналогии с процессом формирования млекопитающих — маммализацией (Татаринов, 1972) и процесса формирования членистоногих — артроподизацией (Cisné, 1974). Все это позволяет считать феномен параллелизма весьма распространенным в эволюции самых различных организмов.

Природа параллелизмов. Нельзя не отметить, что теоретические аспекты проблемы параллелизмов разработаны очень слабо. До сих пор не существует ни четко определенного понятия «параллелизм», ни достаточно убедительного представления о механизмах, лежащих в его основе (Татаринов, 1976а). Общепринятым является лишь убеждение, что в проявлениях параллелизмов большую роль играет специфика организма; чаще всего при этом ссылаются на наличие общей основы, влияющей на характер преобразований при параллелизмах. Такая основа может быть морфологической (Шмальгаузен, 1969) или же генотипической (Naas, Simpson, 1946; Светлов, 1972; Красилов, 1977; и др.) В любом случае отличия между параллелизмами и конвергенциями выглядят недостаточно четкими, и некоторые авторы (особенно ботаники) вообще отказываются от первого термина (Мейен, 1971; Цвелев, 1979). В качестве критерия параллелизма и конвергенции иногда выдвигают наличие (параллелизм) или отсутствие (конвергенция) гомологии в сходно изменяющихся структурах (Тимофеев-Рессовский, Воронцов, Яблоков, 1968, 1977; Шмальгаузен, 1969; Татаринов, 1976а). Конечно, понятие гомологии может быть распространено с морфологических также и на физиологические, биохимические (Roth, 1984), этологические и другие признаки. Однако в этологии надежные гомологии удается устанавливать обычно лишь при сравнении организмов, связанных относительно тесным родством (Веер, 1984). Тем не менее критерий гомологии не столь хорош, как это может показаться на первый взгляд, из-за сложного переплетения в строении сравниваемых органов или даже белковых молекул гомологичных и негомологичных частей. Так, крылья птиц, птерозавров и летучих мышей образованы передними конечностями и в целом гомологичны друг другу. Однако в деталях летательная функция обслуживается разными частями конечностей в каждой из перечисленных групп, перья вообще имеются только у птиц, и в строении крыла у этих позвоночных имеется множество негомологичных особенностей. Поэтому, используя критерий гомологии, мы почти с одинаковым правом можем считать крылья этих позвоночных гомологичными и аналогичными, т. е. и параллельными, и конвергентными образованиями. Ясен лишь факт их независимого формирования в каждой из названных групп.

Неудачно и использование в качестве демаркационного рубежа между конвергенцией и параллелизмом систематического ранга группы, в пределах которой появляются сходные признаки; по Грегори, например, параллелизмами следует называть сходные образования в таксонах, ранг которых не превышает отрядного (Gregory, 1936). С изменением взглядов на систему одни и те же признаки могут становиться то конвергентными, то параллельными. Вряд ли можно различать параллелизмы и конвергенции и в зависимости от того, развиваются сходные структуры «после того, как родственные филумы заняли каждый свою адаптивную зону» (параллелизм), или же «тогда, когда группы независимо друг от друга вселяются в одну адаптивную зону» (конвергенция) (Северцов, 1982, с. 251). Совершенно ошибочным нам представляется и «геометрический» подход к конвергенции и параллелизму, исходящий из семантического значения этих терминов. При таком подходе (Simpson, 1945) конвергенцией следует считать независимо приобретенные признаки, повышающие степень сходства, ранее имевшего между организмами,

а параллелизмом — признаки, не изменяющие степени такого сходства. Невозможно настолько точно взвесить независимо приобретенное сходство, чтобы определить, насколько оно изменило ранее существовавшее сходство между организмами. Кроме того, при геометрическом подходе совершенно вне поля исследования остается вопрос о механизмах, лежащих в основе конвергенции и параллелизма.

Нам кажется, что общим для наиболее ярких примеров параллелизма является то, что специфика изменения при них в большей мере определяется особенностями организма, чем приспособлением (отбором, функцией, средой). При конвергенции же, наоборот, специфика изменения в большей мере создается характером функции (отбором, средой), чем особенностями организма. Морфологические параллелизмы при таком их понимании, действительно, обнаруживаются почти исключительно в гомологических органах (если не считать случаев параллельной тканевой и клеточной дифференциации в негомологических органах), а конвергенции — как в аналогичных, так и в гомологичных. Так мы считаем конвергентным сходство в строении крыла не только у насекомых и птиц, но и у птиц, птерозавров и летучих мышей, поскольку в этих трех группах позвоночных крылья формируются разными путями, хотя и на базе безусловно гомологичных передних конечностей. В качестве критерия параллельного или конвергентного характера сходства в гомологичных органах мы решающее значение придаем способу формирования сходных структур. Так, мы считаем параллельным сходство между усложненными размельчающими пищу многовершинными зубами различных териодонтов, однако сходство этих зубов с уплощенными давящими зубами дейноцефалов и плакодонтов будет скорее конвергентным; в первом случае усложненный зуб развивается, по-видимому, при участии эмбриональных лепидоморов, тогда как во втором — за счет уплощения коронки простого зуба.

Точно так же параллельным следует считать сходство в строении симфизных зубных спиралей у некоторых кистеперых и у проблематичных эдестид и геликоприонид, сближаемых обычно с химерами, — у всех этих рыб спираль образована слиянием единственного симфизного или парасимфизного зуба с длинным рядом ускоренно развивающихся замещающих зубов (Bendix-Almgreen, 1966). Параллелизмы и конвергенции могут сочетаться в строении одного и того же органа, например в строении зубных батарей угконосых динозавров и близких к химерам брадиодонтов. Поэтому и при использовании нашего критерия отделить конвергенции от параллелизмов иногда бывает очень трудно или даже невозможно из-за взаимопереходимости этих явлений. Так, у очень многих наземных позвоночных развивается щелевидный зрачок. Этот признак не связан прямо с адаптацией к ночному зрению; смысл его в том, что при щелевидной форме зрачка возможно более полное его смыкание, что обеспечивает более полную защиту особо чувствительной у ночных форм сетчатки от избыточного освещения днем (Walls, 1963)¹. Таким образом, постоянное и упорное появление щелевидного зрачка у самых разных ночных животных, внешне выглядящее как проявление определенной внутренней тенденции, в действительности обуславливается чисто функциональными моментами. Поэтому сходство форм с щелевидным зрачком можно считать скорее конвергентным, чем параллельным. Однако то обстоятельство, что преимущества щелевидного зрачка основаны на ограниченной способности зрачковой мышцы к укорочению, придает этой особенности также некоторые признаки параллелизма.

Столь же сложно делать выбор между параллелизмами и конвергенциями и при формировании хвостового плавника у рыб, ихтиозавров и китообразных. В случае формирования ластов у морских пресмыкающихся и млекопитающих мы можем уверенно говорить о параллелизме, но четкие критерии этого явления исчезают при сопоставлении ластов тетрапод с парными плавниками рыб. Способ формирования ластов (посредством

¹ Зрачковая мышца, как и все мышцы, может сокращаться только в ограниченной степени. У животных с круглым зрачком она имеет форму круга, и для уменьшения диаметра зрачка, например, втрое необходимо такое же укорочение мышечных волокон. У животных с щелевидным зрачком зрачковая мышца подразделена на два пучка, ориентированных вдоль зрачка. В этом случае практически полное диафрагмирование зрачка достигается при сокращении волокон каждого из пучков всего на $\frac{1}{2}$ л.

расширения лапки с образованием кожной перепонки между пальцами) отличается от способа формирования парных плавников (посредством образования складки тела, в которой дифференцируется скелет и мускулатура). В некоторых случаях мы можем говорить о конвергенции на органном уровне и параллелизме на тканевом или клеточном; в качестве примера приведем солевую железу ящериц и морских птиц, с одной стороны, и морских черепах — с другой. У первых солевая железа представляет собой преобразованную латеральную носовую, тогда как у черепах — слезную, в этом отношении сходство черепах с ящерицами и морскими птицами является конвергентным, однако глубокое цитологическое сходство путей трансформации обычной железы в солевую во всех этих группах позволяет говорить о параллелизме. Сходство при конвергенции может быть не только поверхностным, как это иногда утверждают (Шмальгаузен, 1969; Мейен, 1971; Северцов, 1982), но и весьма глубоким, хотя и действительно затрагивающим лишь немногие черты организации, например, при некоторых видах мимикрии. Но использование наших критериев, хотя их и нельзя считать абсолютными, все же облегчает различение типичных примеров параллелизма и конвергенций.

Очень сложную картину переплетения гомологий, аналогий, параллелизмов и конвергенций дает история формирования среднего уха у наземных позвоночных. Еще Гаупп (Gaupp, 1913) предположил, что среднее ухо формировалось у бесхвостых амфибий, завропсид и у млекопитающих независимо. Многие авторы в наше время дали дополнительные аргументы этому предположению (Татаринов, 1976а; Shishkin, 1975; Lombard, Bolt, 1979; Jarvik, 1980). Во всех группах наземных позвоночных полость среднего уха формировалась за счет различных (негомологичных) дивертикулов спиракулярного жаберного мешка, гомологичного в целом у всех позвоночных. Внутренний отдел звукопроводящего аппарата — стремячко (*stapes*) гомологичен у всех наземных позвоночных, соответствуя гиомандибуле рыб. Однако наружные отделы стапеса, вплетенные в барабанную перепонку, негомологичны у бесхвостых амфибий и у завропсид. У млекопитающих в среднее ухо «втягиваются» еще и задние челюстные косточки. Барабанная перепонка также, возможно, не гомологична у перечисленных групп тетрапод, формируясь независимо у амфибий, завропсид и предков млекопитающих. В ее формировании конвергенции, определяемые сходством функции, сочетаются с параллелизмами, определяемыми топографической связью с производными спиракулярного мешка (Татаринов, 1976а, 1983).

Высказываний о природе механизмов, лежащих в основе параллелизмов, имеется очень много, но почти все они могут быть подразделены на две группы. Большинство современных авторов склонны видеть в параллелизме проявления сходства генотипа у родственных организмов и объяснять параллельно приобретаемое сходство гомологическими мутациями гомологических генов (Repsch, 1960; Воронцов, 1966; Тимофеев-Рессовский, Воронцов, Яблоков, 1968, 1977; Оно, 1973; Красилов, 1977; и др.), тогда как другие исследователи полагают, что в основе этого явления лежит общность морфогенетических или эпигенетических механизмов (Шмальгаузен, 1942, 1964, 1969; Воробьева, 1980; Дубинин, 1966), проявляющаяся, в частности, в «оживлении» латентных потенций (Haescker, 1925; Herge, 1951, 1952, 1964; Osche, 1965, 1966). С. В. Мейен (1975) предпочитает говорить не о латентных потенциях, а о «процессуальном сохранении», не особенно расшифровывая это понятие, но тем не менее видя в нем основной смысл направленности эволюции. Однако параллельное возникновение сходного признака, на наш взгляд, далеко не всегда позволяет говорить о наличии латентной потенции.

Некоторые авторы указывают, кроме того, на ограничение резерва наследственной изменчивости и ее фенотипических проявлений (Дубинин, 1966), вообще на ограниченность эволюционного процесса (Дубинин, 1966; Голдовский, 1974) или же на наличие своего рода «эволюционных запретов», делающих невозможным для представителей отдельных групп организмов эволюцию в том или ином частном направлении (Мейен, 1975; Воронцов, 1980). Все эти факты, равно как сходство среды и сходное направление отбора (ортоселекция), действительно играют известную роль в определении направлений эволюционного процесса и сходства эволюционных преобразований даже у далеких генетически организмов (Татаринов, 1976а). Известную роль в ограничении направлений эволюции может играть и кардинальное биохимическое сходство самых различных орга-

низмов (Голдовский, 1974). В целом, однако, проблема представляется мне более сложной и не допускающей однозначного решения.

Остановимся в качестве примера на вопросе об эволюционных запретах, идея о которых приобретает все большую популярность среди биологов «организованного» уровня. Однако большинство примеров, приводимых сторонниками этой идеи, сводится к констатации факта, что для различных групп организмов характерны разные приспособления, биологическая же природа запретов, как правило, не устанавливается. Анализ этого решающего вопроса часто подменяется общими рассуждениями. Приводимые примеры иногда интересны, хотя вряд ли они проясняют вопрос о природе параллелизмов. Очень часто и сами запреты оказываются не столь уж жесткими, как это декларируется. Так, сам факт существования безлегочных саламандр отвергает утверждение о «невозможности» утраты легких у наземных позвоночных (Северцов, 1973), причем остается необъясненным и тот факт, что даже при очень сильном развитии кожного дыхания и далеко идущем упрощении строения легких последние никогда полностью не редуцируются у бесхвостых и безногих амфибий. Вопреки имеющимся высказываниям (Воронцов, 1980) известны примеры и адаптации амфибий к морской воде (*Rana cancrivora* — Gordon, Schmidt-Nielsen, Kelly, 1961) и адаптации акул и скатов — к пресной (*Carcharinus*, *Potamotrygonidae*).

Действительные примеры эволюционных запретов касаются таких общих вещей, как ограниченная возможность увеличивать размеры тела без эквивалентного увеличения поверхности у организмов, лишенных органов дыхания, определенные ограничения в увеличении размеров тела у наземных животных, особенно не обладающих внутренним скелетом, и др. Подобного рода «запреты» имеют все же лишь отдаленное отношение к проблеме параллелизмов, поскольку в пределах «разрешенного» остается возможность практически полной неповторимости особенностей строения организмов.

Типы параллелизмов. Прежде всего отметим, что параллелизмы могут иметь весьма различную природу и что это понятие объединяет до известной степени разнородные явления. Мы подразделяем параллелизмы на генотипические, биохимические, тканевые и морфологические (Татаринов, 1977). Из этих четырех групп только генотипические и параллелизмы в полной мере основываются на гомологических мутациях гомологических генов, именно они составляют основу гомологических рядов наследственности Н. И. Вавилова (1935)¹. Однако генотипические параллелизмы охватывают лишь незначительную и второстепенную часть филогенетических параллелизмов. Весьма скептически к генной концепции филогенетических параллелизмов относились также Шмальгаузен (1942, 1964, 1969) и Дубинин (1966).

Мутации генов непосредственно проявляются в изменениях аминокислотной последовательности в соответствующих белках, чаще всего ферментной или регуляторной (гормоны и др.) природы, тогда как наиболее яркие примеры филогенетических параллелизмов касаются сложных морфологических признаков, реализация которых в большой степени зависит от участия эпигенетических факторов. Нельзя не признать, что успехи молекулярной биологии показали ошибочность прежней точки зрения Добжанского (Dobzhanski, 1955), по которой идентичные, или гомологичные, гены удается обнаружить только у организмов, связанных очень тесным родством. Накапливается все больше фактов, свидетельствующих в пользу замечательного сходства гомологичных генов и кодируемых ими белков у самых отдаленных организмов, что позволило в ряде случаев реконструировать филогенетические связи между организмами, относящимися даже к различным типам животных и растений. Очень эффективным оказалось изучение с этой целью состава цитохрома С у разных эвкарриот (Fitch, 1976). Все шире используются молекулярные данные и для реконструкции филогении позвоночных, в частности по

¹ Как можно видеть из формулировок Н. И. Вавилова (1935), он объединял под названием гомологических рядов наследственности практически все типы параллелизмов, но основные его примеры относятся именно к генотипическим параллелизмам, исследование которых и составляет оригинальное содержание его труда. Большинство авторов поэтому связывают гомологические ряды Н. И. Вавилова только с генотипическими параллелизмами (Воронцов, 1966; Дубинин, 1966; Купцов, 1975).

строению гемоглобинов, кристаллина, фибринопептидаз, карбангидраз и других белков (Goodman, Olson, Beeber, Czelusniak, 1982).

Однако в целом эти факты свидетельствуют скорее о замечательном консерватизме в строении ряда генов и кодируемых ими белков и о невысоких темпах их дивергенции, а не о сколько-нибудь значительном распространении конвергенций и параллелизмов в эволюции этих макромолекул (Антонов, 1982; Dover, Flavell, 1982). Некоторые теоретики геносистематики вообще склонны отвергать саму возможность конвергентной и параллельной эволюции таких сложных биологических полимеров, как ДНК, РНК и белки, указывая на ничтожную статистическую вероятность такого рода изменений в их строении (Медников, 1980).

Однако такое заключение было бы правильным лишь в том случае, если бы мы могли говорить о равной вероятности всевозможных нуклеотидных замещений в молекулах нуклеиновых кислот и, что еще более важно, если бы мы могли исключить воздействие отбора на нуклеотидные и аминокислотные замещения, придав нейтралистской теории М. Кимуры (1984) универсальное значение. Между тем накапливаются данные, свидетельствующие о параллелизмах в эволюции, например, панкреатической рибонуклеазы млекопитающих (Fitch, 1977), о воздействии отбора на эволюцию иммуноглобулинов позвоночных (Schopf, Harrison, 1983), и др. В связи с этим нам кажутся весьма примечательными факты спорадического распространения у различных организмов, казалось бы, специфических белков позвоночных, в том числе и гормональной природы. Так, инсулин обнаружен у кишечной палочки, инфузории *Tetrahymena pyriformis* и у некоторых насекомых, соматостатин — у *T. pyriformis*, реляксин, казалось бы, специфичный для живородящих млекопитающих, — у некоторых бактерий и у *T. pyriformis*, β_2 -микроглобулин — у кишечнополостных и у кольчатых червей, антигены гистосовместимости — у насекомых, а гомолог, казалось бы, специфичного для иммунной системы млекопитающих нейронного гликопротеина Thy-1 выделен недавно из нервной ткани кальмара (Schwabe, Warr, 1984).

Швабе и Уорр склонны объяснять эти факты вторичной утратой в ходе эволюции соответствующих белков большинством животных, но мне кажется возможным, что здесь мы встречаемся с приобретением специфического белка различными неродственными организмами путем параллельной эволюции из менее специфичных молекул-предшественников. Иначе трудно объяснить тот, например, факт, что реляксин кишечной палочки сходен с крысиным, а реляксин *Bacillus subtilis* — с реляксином морской свинки. Естественно, что подобные факты указывают также на возможность резкого изменения функций гомологических белков в процессе их эволюции, что было известно и ранее, например, относительно гормона задней доли гипофиза окситоцина. Напомним, что у амфибий этот гормон участвует в регуляции водного обмена, а у живородящих млекопитающих содействует сокращениям матки при родах и секреции молока.

Другое возможное объяснение спорадического распространения родственных или даже крайне сходных белков у весьма отдаленных друг от друга организмов — их горизонтальный перенос, в некоторых случаях осуществляемый при посредстве ретровирусов или плазмид. Нужно отметить, что естественный горизонтальный перенос генов на уровне эвкариот и особенно многоклеточных организмов — явление довольно редкое; Р. Б. Хесин (1984) в своем обзоре фактического материала по вопросам нестабильности генома, и в частности горизонтального переноса между про- и эвкариотами, подчеркивает, что таким путем передаются, как правило, лишь единичные гены, которые к тому же редко фиксируются отбором (с. 378). Для передачи генов от ретровирусов к многоклеточным организмам необходимо, чтобы вирус проник в герминативные клетки, дающие начало новому поколению, или — при вегетативном размножении — именно в те соматические клетки, которые дают начало новому организму.

Хесин (с. 374) указывает, что «наиболее вероятно миграция генов между генетически системами эндосимбионтов и хозяина. Передачу Cu-Zn-супероксиддисмутазы светящихся рыб семейства *Leiognathidae* к их блюминисцентному симбионту бактерии *Photobacter liognathi* Хесин называет чуть ли не «единственным примером» естественной передачи генов между про- и эвкариотами (с. 373). Помимо этого, известны и некоторые другие факты, свидетельствующие в пользу горизонтального переноса генов между некото-

рыми организмами, в частности, у ряда высших обезьян обнаружена последовательность ДНК, родственная эндогенному ретровирусу кошачьих RD114 (с. 290—291). Хесин (с. 374) указывает также, что если только митохондрии эукариотических клеток действительно произошли от эндосимбиотических бактерий, то при этом, несомненно, предковые бактерии передали в геном эукариот большинство своих генов.

Иную позицию занимает В. А. Кордюм (1982), по мнению которого горизонтальным путем нормально передаются целые блоки генов, в результате чего сальтационно возникают совершенно новые группы организмов (с. 206). Иного механизма макроэволюции, по Кордюму, просто не существует, поэтому все новые группы организмов возникают только таким способом, а не посредством постепенного преобразования предковых форм. Естественному отбору Кордюма отводится лишь роль фактора, проводящего «доработку» случайно возникших адаптаций (с. 144—145). В результате горизонтального переноса возникают и многие инадаптивные «монстры», которые обречены на скорое вымирание. К числу таких монстров отнесены, в частности, все динозавры (с. 144—145). Поставщиками новой информации, по Кордюму, являются микроорганизмы, а ее основными потребителями — «наиболее быстро эволюирующие объекты», относящиеся к «стволовым линиям эволюции» (с. 135). Перенос блоков генов облегчается тем, что «в критические периоды жизни популяций ... предельно ослабевают все защитные функции, в том числе те, которые отвечают за регуляцию поступления и степень блокирования экзогенного генетического материала». Такие критические ситуации создаются, в частности, «некоторыми глобальными изменениями», которые «сразу или через какое-то время приводят к появлению новых эволюционных таксонов» (с. 151—152).

Примечательно, что никаких прямых фактов, которые могли бы обосновать идею о возникновении посредством горизонтального переноса хотя бы одной-единственной группы организмов, Кордюм не приводит. Все остается на уровне общих рассуждений, неконкретность которых весьма затрудняет саму возможность серьезного анализа концепций Кордюма. Между тем данные сравнительной анатомии, эмбриологии, физиологии и других биологических дисциплин, включая молекулярную биологию, определенно указывают на наличие преемственности между главными группами эукариот. Поэтому концепцию сальтационного хода эволюции на основе горизонтального переноса вряд ли можно считать научной.

Нам кажется, что предполагать генную природу филогенетических параллелизмов можно только в тех случаях, когда удастся показать соответствие их рядам индивидуальной изменчивости у каких-либо родственных организмов. Даже и при таком ограничении в одну группу с генотипическими параллелизмами могут попасть близкие к ним, но не идентичные биохимические параллелизмы. Как правило, генотипические параллелизмы проявляют черты мозаичной изменчивости, свойственные зачастую и индивидуальной изменчивости. Случаи филогенетических параллелизмов морфологического характера, обусловленные гомологическими мутациями гомологических генов, по-видимому, весьма редки; в этом отношении мы вполне разделяем скепсис Добжанского, Шмальгаузена и Дубинина. Последний автор противопоставляет мутационным параллелизмам эволюционные, которые обычно и рассматриваются филогенетиками (Дубинин, 1966). Сходную позицию занимает Медников (1981, с. 129), который полагает, что подавляющую массу фактов, лежащих в основе закона гомологических рядов, составляют «гомологии, ложные на уровне гена, но кажущиеся истинными на уровне фенотипического признака».

Б и о х и м и ч е с к и м и можно называть параллелизмы, проявляющиеся в независимом появлении у разных, подчас даже не связанных близким родством организмов, весьма сходных метаболитов, отдельных метаболических реакций или даже их циклов. Отдельные примеры биохимических параллелизмов приводились нами выше, другие можно найти в различного рода справочной и специальной литературе (Alston, Turner, 1963; Уолд, 1962; Флоркен, 1947; Хочачка, Сомеро, 1977). Упомянем здесь дополнительно о независимом появлении у полярных рыб гликопротендных антифризов, использовании у глубоководных рыб и ракообразных восков для повышения плотности тела, использовании мочевины для осморегуляции у миног, хрящевых рыб, латимерии и отдельных амфибий (*Rana sacogivora*).

Биохимические параллелизмы тесно связаны с генотипическими. Возможно, что в не-

которых случаях независимое появление сходных метаболитов белковой природы непосредственно зависит от мутаций гомологических генов. Более ясными становятся эти случаи тогда, когда измененные белки по крайней мере у некоторых организмов приобретают совершенно новые функции. В других случаях большую роль может играть регуляция активности генов уже имеющимися метаболитами. Установлено, например, что при переключении метаболизма амфибий с аммонотелии на уреотелию большую роль играет возрастание активности РНК-полимеразы, активируемой гормоном щитовидной железы. Но в том же процессе переключения на уреотелию большую роль играют и эпигенетические процессы, проявляющиеся, например, в биосинтезе карбамилфосфатсинтетазы 1 (Хочачка, Сомеро, 1977)

Биохимические параллелизмы, смыкаясь на одном полюсе с генотипическими, на другом переходят в морфологические, составляющие, по-видимому, основную часть филогенетических параллелизмов. В простейших случаях речь идет о морфологическом выражении самого наличия или отсутствия таких метаболитов, как пигменты (Медников, 1981). Однако возможно, что непосредственную биохимическую основу имеют и многие более сложные морфологические особенности. Так, в отложении извести в покровах у моллюсков и ракообразных, ведущем к формированию у них скелетной ткани (раковины у моллюсков, минерализованного хитинового панциря у ракообразных), большую роль, по-видимому, играет гидролиз мочевины уреазой, в результате чего образуется свободный аммиак; последний служит акцептором протонов при диссоциации бикарбоната с образованием карбоната, что, в свою очередь, ведет к осаждению в соответствующих тканях (мантии, хитиновом покрове) CaCO_3 (Хочачка, Сомеро, 1977). Возможно, что такого рода простые биохимические процессы сыграли важную роль в приобретении морскими организмами известкового скелета — одного из наиболее загадочных явлений в эволюции жизни на рубеже венда и кембрия. Интересно, что аналогичный процесс параллельного и более или менее синхронного формирования сильно минерализованной скелетной ткани наблюдается и в эволюции позвоночных, среди которых бесчелюстные приобрели костный скелет в кембрии-силуре, а разнообразные группы настоящих рыб (панцирные, кистеперые, двоякодышащие, лучеперые, акантодии) — почти одновременно при переходе от силура к девону. Интересно, что минерализованный наружный скелет приобретался позвоночными, по-видимому, раньше внутреннего, что придает этому процессу дополнительное сходство с эволюцией скелета у беспозвоночных. Интересно, что у позвоночных чрезвычайно большую роль в минерализации тканей играет гормональная регуляция кальциевого обмена (Селье, 1972).

Тканевые параллелизмы, проявляющиеся в независимом развитии у разных организмов очень сходно дифференцированных тканей, тщательно анализировались А. А. Заварзиным (1934, 1950, 1953). Общеизвестны примеры независимого формирования у насекомых и позвоночных поперечно-полосатой мускулатуры, клеток крови у разных животных, известкового внутреннего и раковинного скелета у различных беспозвоночных, хрящевой ткани у головоногих моллюсков и позвоночных. Кератинизированный (роговой) эпителий среди позвоночных характерен для амниот, но отдельные роговые структуры обнаруживаются также у круглоротых (зубы), костистых рыб и амфибий. Сходство при тканевых параллелизмах распространяется подчас на тончайшие детали строения; секреторирующие клетки солевой железы различных позвоночных оказываются крайне схожими даже при электронно-микроскопическом исследовании (Dunson, 1976).

При тканевых параллелизмах очень ярко выступает зависимость структуры от функциональных требований, что сближает эти явления с конвергенцией. Однако в не меньшей степени тканевые параллелизмы определяются сходством процессов цитохимической дифференциации, основывающимся на кардинальном биохимическом сходстве самых разных организмов¹. Поэтому мы с известной условностью считаем возможным относить рассматриваемые явления не к конвергентному, а к параллельному сходству.

¹ Интересные данные об участии единого «дифенилоксидазного биохимического механизма» (Чага, 1980) при склеротизации белков кутикулы членистоногих и туники асцидий и при некоторых защитных реакциях у этих беспозвоночных приведены А. А. Заварзиным (1982)

Участие механизмов цитохимической дифференциации сближает, по нашему мнению, тканевые параллелизмы с биохимическими еще в большей степени, чем с собственно морфологическими.

Мне не кажется, однако, бесспорным отнесение к тканевым параллелизмам процессов, связанных с цитоархитектонической и нейронной организацией отделов мозга и вегетативной нервной системы. В этом случае мы имеем дело не столько с дифференциацией морфологии нейронов, образующих нервную ткань, сколько с организацией пространственного расположения нейронов и их связей друг с другом. Поэтому, например, сходство в нейронной организации автономной нервной системы членистоногих и позвоночных (Заварзин, 1950) мы склонны относить не к тканевым, а к морфологическим параллелизмам.

Как известно, в гистологии наряду с концепцией параллельной эволюции тканей существует и концепция их дивергентной эволюции. Сторонники последней делают акцент на явлениях дивергенции, наблюдаемых при филогенетической дифференциации тканей, имеющих различное происхождение в онтогенезе (Хлопин, 1946). Нам кажется, что теория тканевой дивергенции должна не противопоставляться теории тканевых параллелизмов, а скорее дополнять последнюю, указывая, что параллелизмы на тканевом уровне совмещаются и с дивергентными процессами. Аналогичное явление на организменном уровне иногда называют конвергентной дивергенцией (Цвелев, 1979).

Последнюю группу параллелизмов образуют собственно морфологические, к которым относится большинство приведенных выше примеров. Именно с морфологическими параллелизмами чаще всего приходится встречаться при филогенетических исследованиях, и именно они весьма затрудняют выявление родственных связей между организмами, поскольку очень часто независимо приобретенное сходство при параллелизмах ошибочно принимается за унаследованное от общего предка. В отличие от тканевых параллелизмов морфологические основываются в значительной мере не на процессах цитохимической дифференциации, а на более общих механизмах морфогенеза (поля, градиенты, индукция, гетерохронии, аллометрический рост и др.). Конечно, и эти морфогенетические процессы связаны с процессами биохимической и цитохимической дифференциации, однако в целом морфологические параллелизмы достаточно четко отличаются как от тканевых, так и от биохимических. В механизмах морфогенеза отчетливо проявляются как закодированные в геноме, так и эпигенетические процессы (Миничев, 1982).

Филогенетическое значение параллелизмов. В привлечении внимания к филогенетическому значению механизмов онтогенеза большую роль сыграли работы Шмальгаузена (1942, 1964) и Уоддингтона (1964). Последний ввел в широкое употребление термин «канализация развития» (Waddington, 1942). Особое внимание привлекает то обстоятельство, что даже небольшие сдвиги в генетической программе развития, усиливаясь в ходе последующих взаимодействий на клеточном и тканевом уровне, могут привести к значительным преобразованиям фенотипа (Alberch, 1980, 1981; Gerhart, 1981; Raschootin, Thomson, 1981; Maderson et al., 1982). Экспериментально показано, что изменения в концентрации отдельных метаболитов (витамин А) могут вести к развитию перьев из закладок роговых чешуй на ногах цыпленка (Dhonailly, Hardy, Sengel, 1980). В аналогичных экспериментах на тканевых культурах (кожа мыши) показана возможность превращения закладок волос в железы (Hardy, 1968). Выявлен пороговый характер ряда морфогенетических процессов, что нашло отражение в термине «бифуркация программ развития» (Oster, Alberch, 1982). Так, например, переключение эпителия на путь формирования чешуй и перьев или желез, волос и зубов во многом связано с его эвагинацией или инвагинацией в области эмбриональных плакод. Само формирование плакод связано с дифференциацией внутриклеточных белковых фибрилл, образующих клеточный скелет. Первичные генные изменения, ведущие к небольшим преобразованиям химического состава метаболитов и изменению содержания внутриклеточных белков, преобразуются в морфологические изменения сформированного организма, лишь вовлекаясь в процессы морфогенеза, резко усиливающие их эффект (Oster, Alberch, 1982).

Чрезвычайно большую роль в эволюции играют также гетерохронии, выявляемые почти в каждой работе, где сопоставляются особенности морфогенеза у близких видов.

Если момент закладки органа обычно контролируется внутренними факторами, то в определении интенсивности и момента окончания роста органа существенную роль могут играть и экзогенные факторы (Hall, 1984). Очень часто в основе гетерохроний лежат временные сдвиги в индукционных взаимодействиях, ведущие подчас к неожиданным эффектам. Так, у кур известны мутанты, не способные к формированию роговых чешуй даже при взаимодействии «мутантного» эпидермиса с мезенхимой нормальных эмбрионов того же возраста. Однако при использовании в эксперименте мезенхимы несколько более поздних нормальных эмбрионов мутантный эпидермис оказывается все же способным к формированию роговой чешуи (Hall, 1984).

Подобные результаты привели отдельных исследователей к мысли о том, что механизмы морфогенеза не только должны учитываться при анализе эволюционных процессов, но что они могут играть определяющую роль в эволюции (Ho, Saunders, 1979). Такое заключение нам кажется неоправданным как в силу неизбежного влияния отбора на все процессы генетической и морфологической дифференцировки, так и в силу того, что, переходя из поколения в поколение, морфогенетические процессы опосредуются генными программами, определяющими их изменение. Пороговый характер многих онтогенетических процессов еще не доказывает, как нам кажется, что и в филогенезе переход от одной структуры к другой совершался так же просто, как и в онтогенезе. Ткани цыпленка, например, способны к формированию как роговых чешуй, так и перьев, тогда как ткани лишенных оперения предков птиц были способны к формированию лишь роговых чешуй. И для того чтобы развилась способность к формированию перьев, необходимы были преобразования и генетической программы развития, и морфогенных потенциалов тканей, для чего, вероятно, было недостаточно лишь изменить внутриклеточное содержание витамина А. Но как бы то ни было, нельзя не прийти к выводу, что механизмы онтогенеза могут играть существенную роль в канализации филогенеза, в явлениях направленности органической эволюции. В этом отношении концепции современного дарвинизма (синтетической теории эволюции) должны быть дополнены.

Общим для всех типов параллелизмов является, как мы уже указывали, то, что характер преобразований при них во многом определяется спецификой организма. Однако мы не считаем достаточной формулировку Шмальгаузена (1969, с. 392): «При параллельном развитии сходство объясняется частью общностью происхождения, а частью — приспособлением к сходной среде. Различия объясняются начальным расхождением признаков». Параллелизмы в одних признаках постоянно сопровождаются дивергенцией в других. Сходство же при параллельном развитии объясняется не столько простой общностью происхождения, сколько проявлением в эволюции латентных потенциалов, заложенных в механизмах морфогенеза, генотипе, метаболизме. Но все латентные потенциалы, лежащие в основе параллелизмов, приводятся в действие, как мы полагаем, давлением естественного отбора. Даже самые глубокие параллелизмы идут в направлении отбора, а не вопреки ему; внутренние потенциалы лишь канализируют направления преобразований, придавая им сходное фенотипическое выражение. Поэтому параллелизмы имеют нечто сходное с более общим, но мало конкретным понятием об ограниченности эволюционного процесса (Завадский, Сутт, 1973).

Далеко не во всех случаях направленной эволюции мы можем говорить о параллелизмах. Подобные явления могут обуславливаться также ортоселекцией (Plate, 1912), конвергенцией и в некоторых случаях более прямым влиянием среды, выражающимся, например, в зависимости толщины и массивности раковины моллюсков от солёности водоема (Давиташвили, 1977). Ортоселекция может обуславливать как параллелизмы, так и конвергенцию, например, при развитии мимикрии. Мы не считаем, что ортоселекция, о которой предпочитают говорить некоторые авторы (Шмальгаузен, 1969), охватывает все случаи параллелизмов. Ортоселекция выражается преимущественно в развитии целой филогенетической ветви (при конвергенции двух или нескольких ветвей) в сходных условиях среды в определенном направлении, тогда как при параллелизмах мы встречаемся подчас с спорадическим проявлением сходных признаков у широко разобщенных форм, эволюлирующих по весьма различным направлениям. Поэтому нам не представляются точными формулировки И. И. Шмальгаузена (1969) и А. С. Северцова (1982), которые утверждают, что параллельно-эволюирующие организмы после первоначального

периода дивергенции развиваются в сходной среде, — такие формулировки охватывают только часть явлений параллелизмов.

Исследование параллелизмов может иметь прогностическое значение. Значение рядов наследственной изменчивости позволяет предсказывать появление мутантов с определенным фенотипическим выражением у родственных форм (Вавилов, 1935). Сложнее дело обстоит с остальными типами параллелизмов (биохимические, тканевые и морфологические), где появление сходных признаков в ряду родственных форм зависит от многих факторов, в том числе и от направления естественного отбора. Тем не менее и в этих случаях закономерная встречаемость определенных (морфологических) признаков у изученных видов того или иного крупного таксона позволяет с определенной вероятностью ожидать появления сходных признаков и у еще не изученных видов. Такой прогноз можно делать как при спорадической встречаемости той или иной особенности, так и при выявлении определенных эволюционных тенденций, свойственных изучаемому таксону. При изучении морфологических параллелизмов наиболее достоверные прогнозы удается делать, по-видимому, в отношении форм с относительно простой морфологией. Не без успеха такого рода прогнозы делались А. Ю. Розановым (1973) при изучении параллелизма у археоциат.

Возможность подобного прогнозирования не означает, однако, запрограммированности эволюционного процесса, направление которого в каждый конкретный момент определяется несколько по-особому складывающимися соотношениями организма и среды, т. е. направлением отбора. В некоторых случаях направление отбора может быть достаточно стабильным. Поэтому, например, для группы, вставшей на путь узкой специализации, мы с известной степенью достоверности можем прогнозировать дальнейшую эволюцию по избранному пути и предсказать общий характер будущих изменений. Однако конкретные признаки, приобретаемые разными видами, могут быть различными даже при весьма сходном направлении отбора, которое может меняться как вследствие накопления различий организмами, так и вследствие изменения условий среды. Такие же факторы, как «биохимическое предопределение» (Кеньон, Стейнман, 1972)¹, резерв наследственной изменчивости, численность популяций, плодовитость и скорость смены поколений, дрейф генов и, наконец, механизмы цитохимической и морфологической дифференциации, играют в определении направления эволюции явно второстепенную роль по сравнению с отбором.

Таким образом, если мы и можем иногда говорить о направлении эволюции таксона, то вряд ли возможно предсказать эволюционную судьбу любого конкретного вида (за возможным исключением далеко ушедших по пути вымирания) и точно охарактеризовать его будущих потомков. Эволюция обладает многими характеристиками недетерминированного случайного процесса, и в этом отношении она может быть уподоблена марковскому процессу (Тахтаджян, 1966; Филюков, 1972; Завадский, Сутт, 1973; Эйген, 1973). Эта аналогия нам представляется все же поверхностной: марковский процесс, как известно, это процесс без послед^{ств}ия, в котором вероятность изменения для того или иного объекта не зависит от течения процесса в предшествующий период. Типичным примером марковского процесса является, как известно, радиоактивный распад, при котором вероятность распада каждого конкретного атома в данный момент определяется случайными факторами. В эволюционном же процес^{се} мы постоянно встречаемся с различной величины (обычно очень малым) последствием, придающим эволюции черты направленности (Татаринов, 1985). Поэтому марковским целям скорее может быть уподоблен мутационный процесс, а не сама эволюция. Нельзя не отметить, что направленность эволюции выявляется только при изучении путей развития целых таксонов, состоящих из множества видов. Она имеет вероятностную природу. Эволюционная судьба каждого отдельно взятого вида во многом определяется случайными факторами.

¹ Под этим термином Кеньон и Стейнман понимают не биохимическую запрограммированность процесса эволюции, предопределяющую ее ход, а химическую предрасположенность метаболитов к определенным реакциям, образованию определенных биополимеров и пр. «Биохимическое предопределение» безусловно выступает в роли существенного фактора, ограничивающего возможные пути биохимической эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

- Молекулярные основы геносистематики. М.: Изд-во МГУ, 1980. 268 с.
- Баев А. А. Революция в биологии: ее смысл и значение // Комс. правда. 1981. 10 июля.
- Барсболд Р. Хищные динозавры мела Монголии. М.: Наука, 1983. 120 с. (Тр. ССМПЭ; Вып. 19).
- Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. М.: Наука, 1971. 274 с.
- Борисяк А. А. Ковалевский. Его жизнь и научные труды // Избр. тр. М.: Наука, 1973. С. 208—284.
- Борисяк А. А. Палеонтология и дарвинизм // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 1. С. 34—41.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов наследственности. М.: Сельхозгиз, 1935. 55 с.
- Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М.: Наука, 1977. 239 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 163).
- Воробьева Э. И. Параллелизмы и конвергенция в эволюции кистеперых рыб // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980. С. 7—28.
- Воробьева Э. И. Структурные перестройки при переходе позвоночных из воды на сушу // Морфологические исследования животных. М.: Наука, 1984. С. 3—12.
- Воронцов Н. Н. О гомологической изменчивости // Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1966. Вып. 16. С. 221—229.
- Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. 1980. Т. 25, № 3. С. 293—312.
- Гексли Т. О причинах явлений в органическом мире. М.; Л.; 1927. 144 с.
- Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 214 с.
- Гиляров М. С. Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных // Зоол. журн. 1975. Т. 74. С. 822—831.
- Голдовский А. М. Проблема ограничений эволюционного процесса // История и теория эволюционного учения. Л.: Ин-т истории естествознания и техники АН СССР, 1974. Вып. 2. С. 91—95.
- Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение. Тбилиси: Мецниереба, 1977. Т. 1. 477 с.; 1978. Т. 2. 523 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. // Собр. соч. М.: Изд-во АН СССР. 1939. Т. 3. 589 с.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. 678 с.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. 1859—1920 годы. Л.: Наука, 1973. 423 с.
- Завадский К. М., Сутт Т. Я. К вопросу о природе ограничений эволюционного процесса // История и теория эволюционного учения. Л. 1973. Вып. 1. С. 42—47.
- Заварзин А. А. Об эволюционной динамике тканей // Арх. биол. наук. 1934. Т. 36 (А), вып. 1. С. 1—64.
- Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы // Избр. тр. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. 419 с.
- Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани // Избр. тр. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 4. 717 с.
- Заварзин А. А. Развитие теории параллелизма на примере работы кафедры цитологии и гистологии ЛГУ // Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982. С. 75—89.
- Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1973. 221 с.
- Кеньон Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение. М.: Мир, 1972. 336 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтрализма. М.: Мир, 1984. 412 с.
- Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка, 1982. 261 с.
- Коржухов П. А. Эволюция дыхательной функции крови. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 273 с.
- Красилов В. А. Предки покрытосеменных // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975. Т. 4. С. 76—106.
- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 254 с.
- Купцов А. И. О законе гомологических рядов в наследственной изменчивости // История и теория эволюционного учения. Л., 1975. Вып. 3. С. 169—176.
- Курзанов С. М. Авимимус и проблема происхождения птиц // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983. С. 104—109 (Тр. ССМПЭ; Вып. 24).
- Левин М. Л. Предисловие // В. Грегори. Эволюция лица от рыбы до человека. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. С. 3—9.
- Матвеев Б. С. О происхождении гетеродонтной зубной системы млекопитающих по данным онтогенеза. // Тр. МОИП. Биология. 1963. Т. 10. С. 62—74.
- Медников Б. М. Применение методов геносистематики в построении системы хордовых // Молекулярные основы геносистематики. М.: Изд-во МГУ, 1980. 268 с.
- Медников Б. М. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука, 1981. С. 127—135.
- Мейен С. В. Из истории растительных династий. М.: Наука, 1971. 223 с.
- Мейен С. В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1975. Вып. 7. С. 66—117.
- Миничев Ю. С. О механизмах морфогенезов низших беспозвоночных // Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982. С. 163—171.
- Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 250 с.

- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 227 с.
- Розанов А. Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 165 с. (Тр. ГИН АН СССР; Т. 241).
- Светлов П. Г. Параллелизм как принцип эволюционной морфологии // Наука и техника. Вопросы истории и теории. Л.: Наука, 1972. Вып. 7, ч. 2. С. 84—88.
- Северцов А. С. Становление ароморфоза. // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34, № 1. С. 21—35.
- Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1982. 317 с.
- Селье Ганс. На уровне целого организма. М.: Наука, 1972. 122 с.
- Сутт Т. Я. О проблеме телеономичности процесса развития в живой природе // История и теория эволюционного учения. Л.: Ин-т истории естествознания и техники АН СССР, 1975. Вып. 3. С. 187—192.
- Сутт Т. Я. Проблема направленности органической эволюции. Таллин: Валгус, 1977. 139 с.
- Татаринов Л. П. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам // Материалы по эволюции позвоночных. М.: Наука, 1970. С. 8—29.
- Татаринов Л. П. Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных // Палеонтол. журн. 1972. № 3. С. 121—134.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976а. 258 с.
- Татаринов Л. П. Переходные группы между классами позвоночных и закономерности их эволюции // Журн. общ. биологии, 1976б. Т. 37, № 5. С. 543—557.
- Татаринов Л. П. Эволюционная палеонтология в Советском Союзе: успехи и очередные задачи // Палеонтол. журн. 1977. № 3. С. 3—11.
- Татаринов Л. П. Современные данные о происхождении птиц // Орнитология. М.: Наука, 1980. Вып. 15. С. 165—178.
- Татаринов Л. П. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. 1983. № 12. С. 40—51.
- Татаринов Л. П. Палеонтология и теория эволюции. I. Параллелизмы // Морфологические исследования животных. М.: Наука, 1984. С. 45—57.
- Татаринов Л. П. Направленность филогенетических процессов и предсказуемость эволюции // Журн. общ. биологии, 1985. Т. 46, № 1. С. 3—19.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593—1603.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1968. 408 с; 2-е изд. 1977. 302 с.
- Уоддингтон К. Х. Морфогенез и генетика. М.: Мир. 1964. 278 с.
- Уолд Дж. Онтогенез и филогения на молекулярном уровне // Тр. V Междунар. биохим. конгр.: Симпоз. «Эволюционная биохимия». М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 19—33.
- Федосеев П. Н. Философия и естествознание // Правда. 1981. 5 июня.
- Филоков А. И. Эволюция и вероятность. Минск, 1972. 224 с.
- Флоркен М. Биохимическая эволюция. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 178 с.
- Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.
- Хлопик Н. Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. М.: Изд-во АН СССР, 1946. 479 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
- Цвелев Н. Н. О значении дивергенции и конвергенции в эволюции организмов // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 23—31.
- Чага О. Ю. Орто-дифенолоксидазная система асцидий // Цитология. 1980. Т. 7, № 3. С. 251—258.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984. № 2. С. 115—136.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1942. 179 с.
- Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии. М.: Сов. наука, 1947. 540 с.
- Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964. 175 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М.: Наука, 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И. И. «Происхождение видов» и современные проблемы дарвинизма // История и теория эволюционного учения. Л.: Ин-т истории естествознания и техники АН СССР, Ленингр. отд-ние, 1973. Вып. 1. С. 5—24.
- Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир, 1973. 216 с.
- Adams L. A. A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1919. Vol. 28. P. 51—166.
- Alston R. E., Turner B. L. Biochemical Systematics. New Jersey, 1963. 216 p.
- Alberch P. Ontogenesis and morphological diversification // Amer. Zool. 1980. Vol. 20. P. 653—667.
- Alberch P. Developmental constraints in evolutionary processes // Evolution and Development: Dahlem Conf. Rep. N 20. Springer, 1981. P. 74—87.
- Beer C. G. Homology, analogy and ethology // Hum. Develop. 1984. Vol. 27, N 5/6. P. 297—308.
- Bendix-Almgreen S. E. New investigation on Helicoprion from the phosphoria formation of South-East Idaho, USA // Biol. skr. Kgl. dan. vid. selsk. 1966. Bd. 14, N 5. S. 54.
- Cherfas J. The difficulties of Darwinism // New Sci. 1984. Vol 102, N 1410. P. 28—30.
- Cisne J. L. Trilobites and the origin of arthropods // Science. 1974. Vol. 186, N 4159. P. 13—18.

- Clark R. B. Systematics and Phylogeny Annelida, Echiura, Sipuncula // Chem. Zool. 1979. Vol. 4. P. 1—68.
- Cruikshank A. R. I. Tooth structure in *Rhizodus hiberni* Ag., a rhipidistian fish // Palaeontol. afr. 1968. Vol. 2. P. 3—13.
- Dhonailly D., Hardy M., Sengel P. Formation of feathers on chick foot scales: a stage-development morphogenetic response to retinoic acid // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1980. Vol. 58. P. 63—78.
- Dobzhanski Th. Evolution, Genetic and Man. N. Y.: Wiley, 1955. 347 p.
- Dunson W. A. Salt glands in reptiles // Biology of the Reptilia / Ed. C. Gans. Vol. 5. Physiology A. L. etc.: Acad. press, 1976. P. 471—573.
- Ellenberger P. Quelques precisions sur l'anatomie et la place systematique tres speciale de *Cosesaurus aviceps* (Ladiniens supeeieur de Montreal, Catalogue) // Quadr. Geol. iber. 1977. Vol. 4. P. 169—188.
- Fitch W. M. The molecular evolution of Cytochrome C in Eucaryotes // J. Mol. Evol. 1976. Vol. 8, N 1. P. 13—40.
- Fitch W. M. The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: simple methods // Major Patterns in Vertebrate Evolution. NATO Adv. Study Inst. Ser. Ser. A. Life Sci. N. Y.; L.: Plenum press, 1977. Vol. 1. P. 169—204; Vol. 2. P. 211—248.
- Gaupp E. Die Reichertsche Theorie // Arch. Anat. und Entwicklungsgesch. (1912) 1913. Suppl. 472 S.
- Gelderen C. van. Die Morphologie der *Sinus durae marris*. T. 3. Vergleichenden Ergänzenden, Phyletisches und Zusammenfasen des über die neurokranialen Venen der Vertebraten // Ztschr. Anat. und Entwicklungsgesch. 1925. Bd. 75. S. 525—596.
- Genome Evolution: The Syst. Assoc. Spec. Vol. 21 / Ed. G. A. Dover, R. V. Flavell. L.; N. Y.: Acad. press, 1982. 247 p.
- Gerhart J. The cellular basis of morphogenetic change // Evolution and Development: Dahlem Conf. Rep., N 20. Springer, 1981. P. 34—41.
- Goodman M., Olson C. B., Beeber J. E., Czelusniak J. New perspective in the molecular biological analysis of mammalian phylogeny // Acta zool. fenn. 1982. N 169. P. 19—35.
- Cordon M. S., Schmidt-Nielson K., Kelly H. M. Osmotic regulation in the crab-eating frog (*Rana cancrivora*) // J. Exp. Biol. 1961. Vol. 38, N 9. P. 659—678.
- Gregory W. K. On the meaning and limit of irreversibility of evolution // Amer. Natur. 1936. Vol. 70. P. 517—528.
- Haas O., Simpson G. G. Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition // Proc. Amer. Philos. Soc. 1946. Vol. 90, N 5. P. 319—349.
- Haeker V. Pluripotenzerscheinungen. Jena, 1925. 84 S.
- Hall B. K. Developmental processes underlying heterochrony as an evolutionary mechanism // Canad. J. Zool. 1984. Vol. 62, N 1. P. 1—7.
- Hardy M. H. Glandular metaplasia of hair follicles and other responses to vitamin A excess in cultures of rodent skin // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1968. Vol. 46. P. 157—180.
- Herre W. Zur Problematik der Paralleldildungen bei Tieren // Zool. Anz. 1951. Bd. 173. S. 309—333.
- Herre W. Zum phylogenetischen Pluripotenzbegriff // Evolution und Hominisation / Ed. C. Kurth. Hamburg, 1952. S. 36—48.
- Herre W. Zum Abstammungsproblem vol Amphibien und Tylopoden sowie uber Parallelbildung und zum Polyphyllie-Fragen // Anat. Anz. 1964. Bd. 173. S. 66—91.
- Ho M. W., Saunders P. T. Beyond neo-Darwinism — an epigenetic approach to evolution // J. Theor. Biol. 1979. Vol. 78, N 4. P. 579—591.
- Hopson J. A. The origin of the mammalian middle ear // Amer. Zool. 1966. Vol. 6. P. 437—450.
- Jarvik E. Theories de l'evolution des vertebres: Reconsiderees a lumiere des recentes decouvertes sur les vertebres inferieurs. P.: Masson, 1960. 104 p.
- Jarvik E. The homologies of frontal and parietal bones in fishes and tetrapods // Colloq. intern. CNRS. 1967. N 163. P. 181—213.
- Jarvik E. Basic Structure and Evolution of Vertebrates. L. etc.: Acad. press. 1980. Vol. 1. 575 p.; Vol. 2. 337 p.
- Kermack D. M., Kermack K. A., Musett F. The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic mammals // Proc. Roy. Soc. Biol. B. 1958. Vol. 149. P. 204—215.
- Kermack K. A., Musett F. The ear in the mammallike reptiles and early mammals // Acta palaeontol. pol. 1983. Vol. 28, N 1/2. P. 147—158.
- Kermack K. A., Musett F., Rigney H. W. The lower jaw of Morganucodon // Zool. J. Linn. Soc. London. 1973. Vol. 53, N 2. P. 87—175.
- Kermack K. A., Musett F., Rigney H. W. The skull of Morganucodon // Zool. J. Linn. Soc. London. 1981. N 1. P. 1—558.
- Lombard R. E., Bolt J. R. Evolution of the tetrapod ear: an analysis and reinterpretation // Biol. J. Linn. Soc. 1979. Vol. 11, N 1. P. 19—76.
- Maderson P. F. A. et al. The role of development in macroevolutionary change: Group rep. // Life Sci. Res. Rep. 1982, N 22. P. 279—312.
- Mayr E. Teleological and teleonomic, a new analysis // Boston Stud. Philos. 1974. Vol. 14. P. 91—117.
- Olson E. C. The role of paleontology in the formulation of evolutionary thought // Bio Science. 1966. Vol. 16, N 1. P. 37—540.
- Ørving T. A survey of odontodes («dermal teeth») from developmental, structural, functional and phyletic points of view // Linn. Soc. Symp. Ser., N 4: Problems in vertebrate evolution. / Ed. S. M. Andrews, R. S. Miles, A. D. Walker. L.: Acad. press, 1977. P. 53—76.

- Osche G.* Über latente Potenzen und ihre Rolle im Evolutions-geschehen: Ein Beitrag zur Theorie des Pluripotenzphänomens // Zool. Anz. 1965. Bd. 174. S. 411—440.
- Osche G.* Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik // Bertalanffy L. von. Handbuch der Biologie. Frankfurt, 1966. Bd. 2. S. 817—906.
- Oster G., Alberch P.* Evolution and bifurcation of developmental programs // Evolution. 1982. Vol. 36, N 3. P. 444—459.
- Ostrom J. H.* Archaeopteryx and the origin of birds // Biol. J. Linn. Soc. London. 1976. Vol. 8. P. 91—182.
- Peterson J. A.* The evolution of the subdigital pad in Anolis. 2. Comparisons among the iguanid genera related to the anolines and a view from outside the relation // J. Herpetol. 1983. Vol. 17, N 4. P. 371—397.
- Plate L.* Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere // Kultur Gegenwarf. 1912. Bd. 2, Abt. 4. S. 92—164.
- Rachootin S., Thomson K. S.* Epigenesis, paleontology and evolution // Evol. Today. 1981. Vol. 2. P. 181—193.
- Raup D. M., Sepkoski J. J.* Periodicity of extinctions in geological past // Proc. Nat. Sci. US. Biol. Sci. 1984. Vol. 81, n 3. P. 801—805.
- Rensch B.* Evolution above the species level // N. Y.: Columbia Univ. press, 1960. 483 p.
- Roth V. L.* On homology // Biol. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 22, N 1. P. 13—29.
- Schopf Th. J. M., Harrison R.* The Whitehead symposium on forces molding the genomes // Paleobiology. 1983. Vol. 9. N 4. P. 322—325.
- Schwabe Ch., Warr G. W.* A polyphyletic view of evolution: the genetic potential hypothesis // Perspect. Biol. and Med. 1984. Vol. 27, N 3. P. 465—485.
- Shishkin M. A.* Labyrinthodont middle ear some problems of amniote evolution // Colloq. intern. CNRS. 1975. N 218. P. 337—348.
- Simpson G. G.* The principles of classification and classification of mammals // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1945. Vol. 85. 350 P.
- Stensiö K.* Origin et nature des écailles plavcoïdes et des dents // Colloq. intern. CNRS. 1961. N 104. P. 75—85.
- Waddington C. H.* Canalization of development and the inheritance of acquired characters // Nature. 1942. Vol. 150, N 1247. P. 563—565.
- Walker A. D.* New light on the origin of birds and crocodiles // Ibid. 1972. Vol. 237. P. 257—263.
- Walker A. D.* New look at the origin of birds and crocodiles // Ibid. 1979. Vol. 279, N 5710. P. 234—236.
- Walker A. D.* Sphenosuchus and the origin of birds // Ibid. 1985. Vol. 316, N 5896. P. 5.
- Walls G. L.* Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation. N. Y.; L.: Hafner, 1963. 783 P.
- Whybrow Peter Y.* Evidence for the presence of nasal salt glands in the Hadrosauridae (Ornithischia) // J. Arid. Environ. 1981. Vol. 4, N 1. P. 43—57.
- Williams E. E., Peterson J. A.* Convergent and alternative designs in the digital adhesive pads of scincid lizards // Nature. 1982. Vol. 215, N 4539. P. 1509—1511.

УДК 575.8

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПРОКАРИОТ

Г. А. Заварзин

Институт микробиологии АН СССР

Эволюция прокариот не может рассматриваться только в рамках закономерностей, установленных для высших организмов, так как закономерности передачи генетической информации у прокариот существенно отличаются от полового процесса высших организмов, обеспечивающего межвидовой генетический барьер; эволюция прокариот протекала в условиях изменения геохимических условий среды обитания, вызванных деятельностью самих организмов, в то время как эволюция высших организмов проходила в условиях более стабильной среды, сформированной и поддерживаемой деятельностью бактерий; для значительной части прокариот эволюция протекала в направлении освоения новых экологических (трофических) ниш, а не замещения менее приспособленных обитателей более приспособленными.

Вследствие указанных обстоятельств эволюцию прокариот следует рассматривать как самостоятельную область исследования, требующую индуктивного подхода.

Экспериментальные факты в области бактериологии существенно отличаются от экспериментального материала, полученного для высших организмов. Наиболее важные отличия: ограниченность морфологических критериев; широкое использование данных по химическому составу полимеров; непосредственная связь с геохимическими факторами; ограниченность палеонтологической летописи.

Эти отличия затрудняют прямое сравнение эволюции бактерий и высших организмов, поскольку применение единых критериев для обеих групп оказывается затруднительным: различия, малосущественные для бактерий, оказываются принципиальными для групп высших организмов. Вместе с тем только те обобщения в области эволюции можно признать законами, которые являются универсальными для всех живых существ, а не только животных и растительных организмов.

Наибольший интерес представляют те закономерности, которые независимо проявляются в генетически наиболее удаленных друг от друга группах и, следовательно, выражают общие закономерности, не зависящие от истории происхождения. Такие закономерности могут быть прослежены в группах прокариотических организмов, генетическая независимость которых друг от друга установлена достаточно надежно, например, в группах архебактерий, цианобактерий, грамположительных и грамотрицательных организмов. Эти организмы отличаются также максимальной контрастностью обмена, поэтому причины их морфологического сходства могут лежать лишь в закономерностях собственно морфологической дифференцировки. Следствием указанных обстоятельств, которые находят свою аналогию и в метаболических особенностях бактерий, является несовпадение систем, основанных на разных руководящих признаках, что находит выражение в крайней неустойчивости систематики бактерий.

В области микроэволюции для бактерий чрезвычайно характерен обмен небольшими участками генома через очень большие таксономические расстояния. Этот обмен часто осуществляется посредством особых векторов, которыми служат фаги. Особенно характерны для бактерий плазмиды. В результате общая пестрота картины еще увеличивается.

В отличие от высших организмов, изучение многообразия которых в основном завершено, в настоящее время для бактерий характерно стремительное увеличение сведений о свободноживущих организмах, важных для понимания биогеохимических процессов. Каждая такая новая группа существенно отличается от тех, которые принято считать типичными для всех бактерий. Причина здесь заключается в том, что изучение этих организмов становится возможным лишь при выделении в культуру необычными методами, что непосредственно связано с их физиологией. Особенно быстрыми темпами сейчас осуществляется изучение анаэробов, без знания которых любое построение в области эволюции бактерий ненадежно. Анаэробные бактерии связаны в целостную трофическую систему, медленно и с трудом расшифровываемую.

Поскольку бактерии на протяжении нескольких миллиардов лет были единственными живыми обитателями Земли и составляли целостную систему в биосфере, их взаимодействие с окружающей средой гораздо более непосредственно и полно, чем для других организмов. Наиболее существенным результатом жизнедеятельности бактерий явилось формирование ими атмосферы Земли современного типа. Ненадежность палеонтологии микроорганизмов заставляет ограничиваться лишь отдельными находками, сумма которых, однако, достаточна для признания того, что к началу фанерозоя наиболее дифференцированные группы прокариот уже появились. Большое значение имеет геохимическая летопись, сохраняющая в некоторых случаях продукты обмена микроорганизмов, в особенности литотрофных. Поскольку есть основания допускать существование на протяжении протерозоя всех основных групп свободноживущих бактерий, допустима реконструкция экологических систем, существовавших в то время. Однако для их экспериментального изучения необходимо применять принцип актуализма. Современные аналоги микробных систем протерозоя могут быть обнаружены в экстремальных условиях обитания, куда затруднено проникновение эвкариот. Такими местами обитания служат гидротермы, наземные и подводные, и некоторые

места обитания с повышенной соленостью. Однако при перенесении данных, полученных из этих экстремальных мест обитания, исследование которых как целостных систем только началось, на нормальные условия необходимо учитывать изменения в физиологии обитателей нормальных мест обитания. Серьезным недостатком существующих построений является стремление опираться на глобальные оценки, хотя развитие бактериальной жизни и соответственно создающиеся при этом геохимические условия, вероятно, были весьма неравномерными.

Изучение эволюции микробных систем представляется необходимым для понимания геологических проблем и истории Земли в целом.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЗНАЧИМОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Чтобы судить об эволюции групп организмов в составе эволюционирующей экосистемы, необходимо оценить роль этой группы в общем потоке вещества и энергии через систему. Условия будут различными для групп, определяющих характер системы, и для групп, имеющих подчиненное значение. Первые — эдификаторы — эволюционируют вместе с системой, здесь осуществляется ко-эволюция, затрагивающая и небιологическую часть системы. Вторые подчиняются заданному ходу событий и либо согласуются с ним, либо вымирают. Разумеется, такой подход справедлив лишь при взгляде на обобщенную картину. Эдификаторы могут изменить обстановку в неблагоприятном для себя направлении, количественно малозначащая группа может резко повлиять на устойчивость всей системы, но в целом этот подход более оправдан, чем иные.

Если рассматривать современную большую экосистему, то очевидно, что в ней циклические процессы преобладают над прямыми цепями. В круговороте органического углерода наземные системы занимают $1/2$ потока углерода. Ведущую роль играет высшая растительность. Из продуцируемого ей углерода только $1/20$ достается на долю животных, в то время как микроорганизмы замыкают цикл. Среди микроорганизмов $2/3$ приходится на разложение органического углерода грибами, осуществляющими аэробные процессы. В море положение иное и основная часть минерализационного процесса приписывается беспозвоночным животным. Континентальные водоемы, шельфовая зона с большим влиянием донных отложений представляет смешанную ситуацию.

Итак, рассматривая ко-эволюцию живого мира и его среды обитания, в первую очередь необходимо обратить внимание на эволюцию продуцентов: 1) фототрофных бактерий, включая синезеленые; 2) водорослей; 3) наземной растительности; среди деструкторов: 1) бактерий; 2) беспозвоночных животных моря; 3) грибов. Было бы чрезвычайно неосмотрительно переносить выводы, полученные при изучении своеобразной, но занимающей подчиненное положение группы, на всю эволюцию в целом. Между тем именно эта подмена постоянно осуществляется — учебники палеонтологии практически игнорируют палеоботанику, мимоходом проходят мимо объектов микропалеонтологии и сосредоточивают внимание на палеонтологических доказательствах эволюции позвоночных. Разумеется, палеонтология часто рассматривается как дисциплина, обслуживающая стратиграфию и поэтому связанная в основном с систематизацией индикаторных форм, обладающих хорошо сохраняющимся скелетом. Но взгляд, полученный от изучения специализированной группы на случайной выборке, нельзя навязывать и биологии, и геохимии.

Эволюция всех приведенных выше групп, пожалуй, и наименее разработана. Очень скудны данные, относящиеся к ключевым группам низших эукариот. Вместе с тем ни с биологической, ни с биохимической точки зрения нельзя признать корректным сравнение клетки шпината и бактерии — необходимо знать и ряд промежуточных форм. Хорошо, но по-разному изученные высшие организмы и бактерии разделены обширным пространством, где пути намечены лишь приблизительно и нет уверенности в однородности биохимических показателей.

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ МНОГООБРАЗИЕ БАКТЕРИЙ

У бактерий система отношений наиболее крупных таксономических единиц может быть построена на том же основании, что и для высших организмов. Руководящим принципом служит тип питания, который, естественно, коррелирует с целым рядом других признаков. По типу питания можно выделить две крупные группировки прокариот: это актиномицеты с мицелиальным строением и синезеленые водоросли (цианобактерии) с трихомным строением. Обе эти группировки рассматривались совместно с соответствующими группировками низших эукариотных организмов — грибами и водорослями. Относительно синезеленых водорослей, несмотря на рано распознанную прокариотную природу их, долгое время не было однозначного мнения и они рассматривались в числе параллельных рядов вместе с другими водорослями. Конечно, ни у кого нет и мысли о том, что между разными рядами водорослей есть генетическое родство, но тем не менее параллелизм их строения очевиден. Функции их сходны, и один ряд заменяет другой в экологических нишах более свободно, чем это происходит в других группах живых существ.

Как и у водорослей, очень близки функции в экосистемах грибов и актиномицетов. Обе группы относятся преимущественно к наземным обитателям. Обе обладают мощным аппаратом экзоферментов, способным гидролизовать малодоступные для других организмов устойчивые биополимеры. В обеих группах имеются коррелирующие с мицелиальным планом строения способы размножения (Красильников, Калакуцкий, 1965). Тем не менее химическая и цитологическая основа грибов и актиномицетов совершенно различна. И актиномицеты, и синезеленые водоросли, вообще говоря, относятся к аэробным организмам, хотя об этом можно сейчас говорить не так определенно, как несколько лет назад.

Среди бактерий, но не эукариотных организмов имеется большая группа анаэробов. Среди эукариот анаэробизм встречается лишь как вторичное упрощение у некоторых базидиомицетов, превратившихся в дрожжи и потерявших мицелиальный план строения. Анаэробизм у бактерий обеспечивается весьма разнообразными биохимическими механизмами. Область анаэробной микробиологии после долгого застоя сейчас начала бурно развиваться. Поскольку несомненно, что современная экосистема существенно аэробна, то разнообразие анаэробных процессов у бактерий можно соотнести с развитием прокариотной экосистемы.

Существует несколько типов анаэробного бактериального аноксигенного фотосинтеза. По традиции к ним относят пурпурных серных и несерных бактерий, хотя сейчас найдены условия, при которых эти организмы переходят от одного донора электрона к другому. Морфологически эти бактерии достаточно разнообразны, чтобы включать почти все известные у бактерий формы. То же относится и к их цитологии. Следует заметить, что некоторые цианобактерии, как показано сейчас и в природе и в лаборатории, способны переходить к типу обмена фотосинтезирующих бактерий.

Две следующие группы анаэробных фототрофов составляют зеленые бактерии, обладающие характерным антенным аппаратом в виде хлоробум-везикул (хлоросом). Здесь также имеются строго анаэробные серные и окситолерантные несерные зеленые бактерии. Многие из зеленых бактерий обнаружены и описаны совсем недавно. Интересно, что среди фотогетеротрофных бактерий рода *Chloroflexus* наблюдается очень глубокая аналогия в строении с осцилляториевыми синезелеными водорослями: некоторые из давно известных синезеленых водорослей на самом деле оказались этими окситолерантными бактериями. Поскольку для установления принадлежности необходимо знать состав пигментов и/или ультраструктуру, весьма вероятно, что такие открытия повторяются (Горленко, 1981).

Следующую группу анаэробов составляют организмы с так называемым анаэробным дыханием. Этот термин означает, что у них акцептором электрона вместо кислорода служит какое-либо неорганическое соединение. В современной экосистеме эти организмы составляют группировку так называемых вторичных анаэробов, использующих продукты обмена первичных анаэробов-броидильщиков. В филогенетическом смысле все может оказаться обратным. Все вторичные анаэробы способны в качест-

ве донора электрона использовать водород. Акцептором электрона у них может быть либо соединение серы, либо углекислоты.

Сульфатовосстанавливающие бактерии долгое время рассматривались как небольшая группа, состоящая из двух родов: *Desulfovibrio* и спорового *Desulfotomaculum*. Совсем недавно Виддель (Widdel, 1980) описал большую группу новых родов сульфатовосстанавливающих бактерий, которые способны осуществлять полное окисление органических веществ, что раньше было известно только для синтрофных ассоциаций микроорганизмов.

Среди этих новых родов сульфатовосстанавливающих организмов оказались организмы с трихомным планом строения, аналогичным тому, который наблюдается у осцилляториевых синезеленых водорослей и хлорофлексовых зеленых бактерий, а также образующие пакеты *Desulfosarcina*. Еще практически не изучены *Thermoproteales* (Zillig et al., 1981)

Следующую группу составляют метанообразующие бактерии, которых отнесли к архебактериям (Balch et al., 1979). От других прокариот метанообразующие бактерии отличаются множеством химических особенностей. У них совершенно иной состав клеточной стенки; различающийся во многих особенностях аппарат синтеза белка: уникальный способ получения энергии, который обслуживается необычными ферментами; необычный способ усвоения углекислоты. Тем не менее цитологически это вполне обычные прокариоты. Морфология их достаточно разнообразна, чтобы представить все основные формы бактериальной клетки, в том числе и такие сложные агрегаты, как у метаносарцин, представляющих, собственно, многоклеточное образование (Жилина, Заварзин, 1979).

Своеобразную параллель метановым бактериям составило гомоацетатное брожение, при котором из водорода и углекислоты образуется уксусная кислота. Способностью к гомоацетатному брожению наделены не архебактерии, а обычные организмы, споровые клостридии и неспоровые бактерии.

Все вышеперечисленные группы анаэробов относятся к так называемым литоавтотрофам, т. е. организмам, использующим для получения энергии неорганические вещества и способным строить все компоненты клетки из углекислоты и других неорганических соединений. Эти особенности анаэробных литоавтотрофов делают их вероятными продуцентами в бескислородной экосистеме. Доказано, что именно эти группы бактерий развиваются в местах выхода глубинных газов в термальных источниках.

Следующую группу анаэробных бактерий составляют гетеротрофные органотрофы. Продуктами их обмена являются летучие жирные кислоты и водород. Среди них много организмов, обладающих мощными гидролазами, в том числе и для полимеров высших организмов, целлюлозы в первую очередь. До последнего времени основной исследованной группой среди них были клостридии. Остальные анаэробы хотя были известны, но изучены весьма неполно. Только в последние годы неспоровые облигатные анаэробы привлекли серьезное внимание. Причина заключается в том, что клостридии обладают окситолерантной стадией — спорой, которая образуется за счет гибели материнской клетки. Обмен клостридий часто основан на субстратном фосфорилировании; получение энергии за счет трансмембранного потенциала, свойственное всей группе литоавтотрофов, у них распространено не столь широко. Все эти свойства указывают на вторичное приспособление к существованию в анаэробных нишах окислительной экосистемы.

Среди аэробных бактерий, наиболее полно изученных, следует отметить хемолитотрофные организмы, разделяющиеся на две большие группы (Заварзин, 1972). Одну из них составляют строго специализированные бактерии с развитой системой внутрицитоплазматических мембран, которые окисляют аммиак или метан. Обе группы, хотя и известные с начала века, подробно были изучены лишь в последние годы. Особенно это относится к метанооксиляющим бактериям, для которых это соединение является единственным субстратом вследствие высокой специализации их обмена.

Ко второй группе аэробных хемолитотрофов принадлежат тионовые и водородные бактерии. Они окисляют соответственно соединения серы и водород. Некоторые из водородных бактерий окисляют также соединения серы, а некоторые (карбонидобакте-

рии) — окись углерода. Обе эти группы в отличие от метанооксиляющих обладают строением, типичным для большинства истинных бактерий, а многие несомненно принадлежат к центральному роду грамотрицательных бактерий — псевдомонадам.

Относительно простая морфология бактерий, вследствие которой по их внешнему виду трудно бывает распознать их систематическую принадлежность, дает возможность на простой модели искать общие законы морфогенеза прокариотной организации. В громадном большинстве бактерии имеют форму тел вращения: шаров, эллипсоидов, цилиндров, винтовых спиралей. Такая форма легко может быть объяснена способом синтеза клеточной стенки, определяющей морфологию бактерий. Существенно, что химический состав стенки оказывается второстепенным фактором: архебактерии, которые имеют отличный от истинных бактерий и широко варьирующий состав клеточной стенки, в общем повторяют те же формы. Например, агрегаты типа псевдопаренхимы образуют сульфат-восстанавливающие, метановые, бродящие анаэробы, аэробные органотрофы, цианобактерии. Во всех этих случаях в родовом названии появляется термин «...sarcina». В последние годы открыт и описан иной тип строения бактериальной клетки, не являющейся телом вращения. Это плоские многоугольные организмы, относимые к простекобактериям (Васильева, 1980). Большинство исследованных организмов относилось к аэробным олиготрофам, однако недавно столь же своеобразные организмы были найдены среди анаэробных архебактерий.

Следовательно, для бактерий существуют законы морфогенеза, независимые ни от истории происхождения, ни от химического состава формирующих компонентов.

Исследование фенотипических свойств бактерий, проведенное в 70-х гг., привело к заключению (Заварзин, 1972) о том, что: между морфологическими и физиологическими признаками у бактерий отсутствует корреляция и нельзя говорить о морфофизиологическом единстве как общем законе, хотя некоторые группы, например актиномицеты, цианобактерии, такое морфологическое единство обнаруживают; распределение признаков среди бактерий носит в основном комбинаторный характер, комбинаторное распределение можно признать основным законом для фенотипической системы бактерий; отклонения от комбинаторного распределения вызваны несовместимостью признаков, образующих большие области запрещения; филогенетическая система, насколько она была тогда известна, плохо согласуется с фенотипической.

Эти выводы позволили создать некую матрицу, получившую название пространства логических возможностей. За прошедшее десятилетие многие из свободных клеток этой матрицы оказались заполненными, доказав, что комбинаторика служит хорошей исходной гипотезой для поиска новых организмов. В особенности это относится к фототрофным бактериям, где было описано много новых форм.

ТРАНСГЕНОЗИС

Несомненно, что фенотипическое разнообразие бактерий, которое не дает возможности создать для них устойчивую систему на основе традиционных подходов, должно иметь в своей основе генетический механизм. Поскольку система прокариот отличается от системы эукариот по своей структуре, то, по-видимому, механизмы должны быть различны. Впрочем, нет сомнений, что генетический аппарат эукариотных организмов существенно отличается от прокариотного. Вследствие этих различий очевидно, что эволюция бактерий должна отличаться от эволюции высших организмов.

В качестве исходного положения следует признать наличие в среде обитания живых существ большого числа «всевозможных частиц, структур и обрывков ДНК и РНК, которые не поддаются четкой классификации и для которых мы не находим очевидного места в схеме эволюции современных высших форм жизни» (Бил, Ноулз, 1981, с. 17). Кроме того, в среде обитания находится множество вполне оформленных вирусов, которые вступают в определенные отношения со свободноживущими организмами. Все эти содержащиеся генетическую информацию объединения представляют реальность, роль которой в эволюции следует учитывать.

По-видимому, здесь на первый план выступает отношение самих организмов к возможности интеграции чужеродной ДНК. Для эукариотных организмов эта возможность

ограничена целым рядом барьеров. Еще меньше возможность экспрессии интегрированной ДНК. Впрочем, некоторые авторы допускают возможность естественного переноса небольших участков генетического материала с помощью вирусов. Искусственный перенос посредством геной инженерии лежит вне рамок рассмотрения эволюции. Поэтому можно считать, что эволюция эвкариот основана на перераспределении генетического материала при рекомбинации и дает достаточно изолированные друг от друга линии. Не совсем ясно, насколько такое представление приложимо к низшим эвкариотам и каковы особенности обмена генетическим материалом у них, хотя генетика дрожжей и грибов не дает основания для принципиальных отличий.

У прокариот дело обстоит существенно иначе. Проникновение, интеграция и экспрессия чужеродной ДНК осуществляются разными путями. Бактерии обладают специальным приспособительным механизмом компетентности и для выделения и для приобретения полноценного генетического материала извне. Здесь и трансдукция, и трансформация. Полагают, что у прокариот такой обмен играет особую роль и без него они не могли бы ни развиваться, ни существовать в нынешней форме. Хотя прямой и опосредованный обмен фрагментами ДНК и распространен среди всех живых существ, но для прокариот значимость его гораздо больше, чем для эвкариот.

Жданов и Тихоненко (1974) полагают, что трансгенозис — перенос генов в форме фрагментов ДНК — представляет самостоятельный фактор эволюции. Обмен генами между организмами, принадлежащими к далеким в систематическом отношении группам, открывает возможность приобретения сходных признаков не на основе исторической общности происхождения или конвергентной эволюции, а на основе прямых заимствований вещества наследственности (Тихоненко, 1980). Имнно в единстве генетического материала и усматривается единство всего живого мира. «Предлагаемая концепция исходит из того, что такое единство может иметь действительные формы обмена готовыми блоками генетической информации между разными, в том числе далекими, группами живых существ в нашей биосфере» (Там же, с. 63).

Относительно обмена плазмидами у бактерий существует обширная литература. Помимо плазмид устойчивости к внешним факторам, которые особенно легко обнаруживаются селективными методами, существуют плазмиды деградации, дающие возможность усваивать малодоступные циклические соединения. Кроме этих хорошо изученных факторов, существует множество указаний на то, что важные признаки бактерий детерминируются плазмидами, например, наличие газовых вакуолей, способность к денитрификации, гидрогеназа... т. е. множество признаков, определяющих свойства бактерий, важные для занятия определенной ниши. Эти свойства распределены среди бактерий без особой корреляции с другими признаками, что и создает пеструю картину.

Поскольку трансгенозис представляет обмен сравнительно небольшими фрагментами ДНК, то приобретенные с его помощью свойства не могут коррелировать с генеалогической системой, построенной на основе общего сходства геномов: чужеродная ДНК составит слишком малую часть всего аппарата, кодирующего клеточную стенку, рибосомы и другие постоянные составные части клетки.

Приспособление бактерий к использованию нового субстрата, определяющее принадлежность к физиологической группе и соответственно к возможности занять определенную экологическую нишу, зависит от относительно небольшого числа ферментов. Объем такой информации совместим с предложенными механизмами трансгенозиса. Поэтому можно было ожидать, что наложение системы физиологических групп бактерий на классификации, созданные на основе морфологии или хемотаксономии, обнаружит существенное несовпадение, которое и наблюдается в действительности.

Во всяком случае, концепция Жданова и Тихоненко позволяет разумно осмыслить ряд явлений, начиная от существования вирусов и кончая различиями в эволюции бактерий и эвкариот.

ФИЛОГЕНИЯ БАКТЕРИЙ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ПОЛИМЕРОВ

Особенности эволюции прокариот включают несколько аспектов. Один из них связан с построением филогенетической системы бактерий как конечного результата эволюции. Эту систему пытались построить сначала на основе сравнительно-морфологических исследований. Уже к концу 20-х гг. оказалось, что такой подход не дает прочной основы и получающиеся системы в высокой степени произвольны. Поэтому сравнительно-морфологический подход, аналогичный тому, который был применен ко всему множеству низших организмов и основан прежде всего на циклах развития, был практически оставлен и заменен подходом сравнительно-биохимическим. Эта замена сразу же поставила систематику бактерий в особое положение по сравнению с системой иных низших организмов, для которых биохимический подход был и остается крайне ограниченным. Подобно сравнительно-морфологическому подходу, сравнение биохимии бактерий основывалось на представлении об эволюции от простого к сложному и субъективном решении вопроса о том, что же именно считать простым и что сложным. Ни тот ни другой подход нельзя считать полностью оставленным, поскольку оба они дали ценные группировки явлений. Эти классификационные системы имеют практическую ценность как для идентификации, так и в качестве операционных понятий, но совершенно очевидно, что они объединяют разнородные организмы. Структура этих систем комбинаторна. Как бы ни были они ценны для экологии или истории развития, но эти системы, вероятно, в принципе не могут отражать филогению.

Наибольший интерес сейчас вызывает филогенетический подход, основанный на анализе белковых и нуклеотидных последовательностей.

Применение сравнительных методов изучения многообразия микроорганизмов сводится здесь к изучению многообразия отдельных компонентов клетки от суммарной оценки общего сходства всего генома до сравнения продуктов отдельных генов. Геносистематики видят проблему лишь в том, чтобы установить, какие именно макромолекулы и какие приемы их сравнения нужно применить, чтобы получить подлинную картину филогенеза. Несколько подобных приемов было применено, и они дали картину сходства соответствующих макромолекул. Сумма результатов гено- или хемотаксономических исследований позволила установить дистанцию между представителями ныне существующих групп бактерий как по общему сходству, так и по отдельным продуктам генов.

Изучение аминокислотных последовательностей в белках, осуществляющих окислительно-восстановительные реакции, проводилось на ферредоксинах, флаводоксинах, рубредоксинах, цитохромах С, азуринах, пластоцианинах. Результаты этих исследований, сведенные воедино, позволили Шварцу и Дайхофф (Schwarz, Dayhoff, 1978) построить предполагаемое эволюционное дерево, существенной особенностью которого было разделение фототрофных организмов на несколько групп. Анаэробные фототрофные бактерии оказались очень мало связанными между собой. Далее из них появились аэробные хемотрофные организмы, а затем образующие кислород фототрофные синезеленые водоросли. Таким образом, группы фототрофов полифилетичны, линии, ведущие к митохондриям, протопластам, эвкариотам, — независимы.

Геносистематики считают, что использование таких белков, которые не распространены универсально во всем живом мире, открывают лишь ограниченные возможности для выявления филогении. Универсальными белками могли бы быть транскриптазы, РНК-полимеразы и другие ферменты, связанные с синтезом нуклеиновых кислот и белков. Однако более удобным приемом оказалось изучение рибосомальных РНК. Фокс, Везе и их сотрудники (Fox et al., 1980) пришли к выводам о том, что существуют три фактически независимые группы: истинные бактерии; архебактерии и эквиваленты цитоплазматических компонентов эвкариотной клетки.

Истинные бактерии разделены на несколько линий развития: цианобактерии (= синезеленые водоросли); зеленые строго анаэробные бактерии *Chlorobium*; зеленые окситолерантные нитчатые *Chloroflexaceae*; пурпурные и большинство грамтрицательных бактерий: микрококки; грамположительные; спирохеты и лептоспиры. Особенно показательным оказалось распределение по разным линиям фотосинтезирующих бактерий.

Систематика на основе 16S рРНК не коррелирует со следующими признаками: 1) формой клеток; 2) способом размножения клеток; 3) отсутствием клеточной стенки у микоплазм, которые по 16S рРНК оказались производными грамположительных бактерий. Данные по определению белковых и нуклеотидных последовательностей фототрофных бактерий свидетельствуют о том, что они возникли несколькими независимыми путями. Прокариотные организмы с мицелиальным строением — актиномицеты — и родственные им коринеподобные не составляют единой группы, так как состав клеточной стенки у них оказался эволюционно-лабильным и привел к конвергентной эволюции не менее чем в 5 линиях. Корреляция имеется с грамположительным и грамотрицательным строением клеточной стенки и спорообразованием (Stackebrandt, Woese, 1981).

Итак, классификация по составу 16S рРНК в общем согласуется с классификацией на уровне родов бактерий, лишь в относительно редких случаях виды одного рода оказывались в разных классификационных группах по составу 16S рРНК. Например, спорообразующие организмы, объединенные сейчас в два рода аэробных *Bacillus* и анаэробных *Clostridium*, оказались в одной группе с утратившими способность к спорообразованию анаэробными *Eubacterium*, *Thermoactinomyces*. Микробиологи очень сомневаются, что спорообразующие бактерии составляют единую группу, и эти сомнения получили поддержку в связи с резкими различиями в составе ДНК: у этих организмов G+C варьирует чрезвычайно сильно, не оставляя возможности предполагать гомологичность ДНК, а исследования с 16S рРНК подтвердили единство бацилл.

Отличия архебактерий от истинных бактерий сводятся к следующему. 1. Состав клеточной стенки иной, чем пептидогликановый, причем стенки эти очень различны по составу. 2. В состав клеточных мембран входят эфиры глицерина с фитанилами вместо эфиров глицерина с жирными кислотами. 3. Уникально строение транспортной РНК. 4. Необычна структура субъединиц РНК-полимеразы. 5. Метановым бактериям свойственны уникальный спектр коферментов и механизм фиксации CO₂.

Фактически классификация по 16S рРНК представляет частную классификацию по одному из функциональных аппаратов клетки — белоксинтезирующей системе. Вопрос состоит в том, насколько основателен выбор этой системы как независимой системы отсчета.

Любая классификация есть способ выяснить закономерности. Поэтому нет «естественных систематик».

Мнение, отрицающее возможность существенной роли межвидового переноса генов в эволюционных взаимоотношениях бактериального мира, сводится к тому, что применяемые молекулярно-биологические методы способствовали получению хорошо согласующихся данных, различающихся лишь в деталях. Количественная оценка филогенетических отношений, полученная молекулярно-биологическими методами, отражает естественный ход эволюционных событий, и таким образом бактериальная филогения может быть определена экспериментально.

Нет оснований отрицать общебиологическую значимость полученных молекулярно-биологических данных, хотя необходимо учитывать пределы приложимости результатов разных методов к сравнению организмов. Так, сходный состав G+C еще не говорит о сходстве организмов, хотя различие в G+C подразумевает различие самих организмов. Высокое сходство организмов по ДНК-ДНК гомологии говорит об их родстве по меньшей мере внутри рода, но малое сходство еще не означает, что роды организмов неродственны. Сравнение последовательности в 16S рРНК малоинформативно при низком уровне критерия S_{AB}. Знание ограничений метода сравнения существенно для правильной интерпретации его результатов.

В общем, можно утверждать, что генетическое родство бактерий может быть оценено химическими методами. Это родство очень слабо коррелирует с функциональными характеристиками бактерий. Однако более спорным является вопрос об отношении измеренного таким способом генетического родства с последовательностью происхождения. Чтобы обосновать переход от сходства между геномами современных организмов к последовательности их происхождения, вводится предположение о равномерном темпе замены оснований в нуклеотидной последовательности. Тогда дендрограммы S_{AB} (или аналогичных показателей) автоматически превращаются в филогенетические деревья, подобно

тому как в свое время иерархическая систематика высших организмов, основанная на сравнительно-морфологическом подходе, превратилась в отражение их генеалогии. Представление о равномерном темпе замены оснований остается одним из самых уязвимых мест во всем построении.

В самом деле, обоснованием полифилетичности происхождения бактерий могло служить обнаружение изолированных групп организмов, не связанных с основной массой видов по молекулярно-биологическим показателям. Именно такую группу представляют архебактерии. Их отличие от истинных бактерий рассматривается как достаточно большое, чтобы искать общего предка лишь в весьма отдаленной и гипотетической области. Более того, вопрос о единстве самой группы архебактерий остается открытым. Отличаясь от истинных бактерий, архебактерии различны и между собой. Вместе с тем своеобразие архебактерий основывается не на каком-либо одном, а на целом ряде хемотаксономических показателей, следовательно, здесь выполнено важнейшее условие — сравнение по ряду независимых признаков. Поиск гипотетического общего предка — прогенот — представляет попытку согласовать новые факты с традиционной схемой.

Отсюда возникает вопрос о реальном, не условно генетическом времени в эволюции микробного мира. Он может быть решен лишь на основе исторических наук, таких, как геология и палеонтология.

БАКТЕРИАЛЬНАЯ ТРОФИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Предварительным условием для возникновения любого вида организмов является наличие условий для его существования, экологической ниши, соответствующей его функциональным характеристикам. В случае бактерий, признанных древнейшей группой обитателей Земли, вопрос приобретает особую остроту: ниша должна быть сформирована не в результате биологической эволюции, а иным путем.

Принято делить организмы на продуцентов, консументов, деструкторов («редуцентов»). Всякая биологическая система представляет пирамиду, в основании которой лежат продуценты. Однако в бактериологии долгое время господствовала идея о том, что первоначальная трофическая система состояла из деструкторов, пожиравших абиогенное органическое вещество. Это построение было необходимо для того, чтобы оправдать эволюцию физиологии бактерий от простого к сложному, от организмов с ограниченными биосинтетическими возможностями к такой полноценной системе обмена, которая имеется у наиболее сложных прокариот — фотоавтотрофных цианобактерий. Сторонники этих взглядов не замечали, что вопрос об эволюции от простого к сложному здесь отнюдь не решается. Сложность системы организм—среда остается постоянной, и все, что организм не может синтезировать сам, должно синтезироваться в среде его обитания. Принципиальная возможность абиогенного синтеза разнообразных органических веществ показана достаточно убедительно, но вопрос состоит в том, насколько реализовалась такая возможность в первоначальной трофической системе.

Сейчас накоплен достаточный материал за всю историю осадочных оболочек Земли, чтобы утверждать, что органического углерода всегда было много и некоторые древние породы сильно графитизированы (Сидоренко, Сидоренко, 1975); что органический углерод за 3,5 млрд. лет существования осадочных пород на Земле образовался путем автотрофной ассимиляции углекислоты (Галимов, 1981; Biogeochemistry..., 1980).

Последний вывод основан на том, что включение CO_2 в обмен под действием рибулозобисфосфаткарбоксилазы приводит к облегчению изотопного состава органического углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C} = -25\%$. Именно такое облегчение, если отвлечься от более тонких закономерностей (Галимов, 1981), наблюдается на всем протяжении осадочной летописи. Поскольку иные способы ассимиляции CO_2 , например анаэробами, дают иной изотопный состав, то можно утверждать, что органический углерод во все это время синтезировался таким же путем, как сейчас. Это значит, что в рассматриваемый период трофическая пирамида имела нормальную структуру: продуценты — деструкторы. Более того, с меньшей надежностью можно полагать вероятным, что продуценты были аналогичны современным цианобактериям, поскольку анаэробные фототрофы и хемоавтотрофы дают отличающееся разделение изотопов.

Поиски ископаемых остатков бактерий в древнейших породах Земли в последние годы очень успешны. Находки ископаемых остатков бактерий лимитировались наличием неметаморфизованных осадочных пород соответствующего возраста. Правильная датировка находки представляет сложную задачу, требующую не меньшего профессионализма, чем установление последовательности нуклеотидов. Особенно важно учитывать точное положение находки на месте. Несмотря на все погрешности, надо отметить, что в породах возрастом 3,5 млрд. лет наблюдаются и микрофоссилии, и макроскопические остатки деятельности бактерий — строматолиты. Таким образом, независимые пути исследования приводят к выводу, что 3,5 млрд. лет назад микробная система функционировала.

Можно ли считать, что эта система функционировала ранее? Осадочные породы Исуа возрастом 3,8 млрд. лет метаморфизованы, и опубликованные отсюда находки не убедительны. Данные по Алдану недостаточно систематизированы. Тем не менее по сумме косвенных свидетельств возможно, что бактериальная система действовала 3,8 млрд. лет назад. Более древние породы пока неизвестны, найдены лишь обломочные минералы. Принципиальный вопрос состоит в том, имеем ли мы право, обсуждая эволюцию бактерий, двинуться ранее даты, зарегистрированной геологической летописью. Это зависит от тех причин, которыми обусловлен перерыв в летописи. Возможны следующие объяснения.

1. Более древние осадочные породы пока не найдены, поскольку они скрыты под более поздними отложениями.

2. Древнейшие осадочные породы уничтожены событиями, имевшими место 3,9 млрд. лет назад, но тогда возникает вопрос: могли ли пережить эти события живые существа?

3. Осадочные породы ранее 3,9 млрд. лет назад вообще не образовывались, так как условия на Земле еще не стабилизировались, и, следовательно, развитие жизни маловероятно.

Время образования Земли предполагается 4,6 млрд. лет назад. В период до появления первых осадочных пород и жизни необходимо включить завершение аккреции, формирование атмосферы и гидросферы и модификацию их состава до пределов, сопоставимых с деятельностью живых существ уже 3,8 млрд. лет назад. Отсюда появление жизни относят к времени около 4 млрд. лет назад. О физико-химических условиях на Земле в этот момент пока практически ничего неизвестно.

Как бы то ни было, дефицит времени заставляет допускать необычайно быструю эволюцию бактерий, несопоставимую с дальнейшими темпами эволюции этой же группы организмов. Не следует забывать, что каждая функциональная система бактериальной клетки, будь то белок-синтезирующая система или система фотосинтеза, практически исключает возможность случайного возникновения. Поэтому допустимо искать возмещение наблюдаемого дефицита времени в возможности того, что некоторые этапы происходили в космическом пространстве.

Эти гипотезы также допускают экспериментальную проверку.

Таким образом, в индуктивном исследовании эволюции бактерий при современном состоянии знаний бактериолог вынужден принять время 3,8—3,5 млрд. лет назад за отправной пункт своей работы.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ПРОКАРИОТНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Кардинальным вопросом в развитии бактериальной системы следует считать ее взаимодействие с летучими компонентами. Так называемые «магматические газы» по классификации геохимиков и биогенные элементы в биологической классификации составляют одну и ту же группировку элементов. Понимание биогеохимической эволюции Земли основывается на выяснении судьбы этих элементов и сопряженных с ними процессов в осадочной оболочке Земли. При этом необходимо учитывать взаимосвязь состава атмосферы, гидросферы и осадочных пород. Поток магматических газов, образуемых при дегазации Земли, завершает свои превращения в осадочной оболочке, где образованные соединения могут стать объектом геологического рецикла. При этом остаточные соединения формируют состав соответствующих сред: азот остается в атмосфере, хлориды

накапливаются в гидросфере, кислород — в окислах металлов и сульфатах. Многие из превращений катализируются бактериями.

Бактериальные трофические системы, связанные с превращениями летучих компонентов, подробно рассмотрены (Заварзин, 1984), поэтому на них нет надобности останавливаться в деталях. Гидротермы, являющиеся постоянными выходами глубинных газов, служат местом обитания кальдерной литоавтотрофной микрофлоры, приспособленной к использованию этих газов как источников питания. Эта микрофлора способна развиваться вплоть до температуры кипения, обычно до 90° , но при повышении давления и выше 100° . Кальдерная микрофлора представлена систематически разнородными бактериями. Она способна как к анаэробным реакциям за счет эндогенных газов, так и к аэробным окислениям за счет экзогенного фотосинтетического кислорода. Особенно хорошо аэробные реакции идут в подводных гидротермах за счет конвективного транспорта растворенного кислорода и быстрого окисления горячих эманаций.

При температуре ниже 70° начинается развиваться фототрофное сообщество, способное модифицировать глубинные экзгаляции. Ведущую роль при температуре ниже 60° в сообществе играют термофильные цианобактерии (Герасименко и др., 1983), которые при окремнении могут давать подобные строматолитам образования. Сходные образования отмечены в ископаемых отложениях гидротерм Витватерсранда (Южная Африка) более 3 млрд. лет назад.

Более характерными предшественниками строматолитов служат цианобактериальные сообщества лагун (The Stromatolites, 1976). Они обнаружены в ряде мест аридного пояса. Наиболее изучены сообщества заливов в Шарк-Бей и Спенсер в Австралии, байя Калифорния в Северной Америке, Абу-Даби в Персидском заливе, Солар Лейк в заливе Акаба, на Сиваше (Крым).

Цианобактериальное сообщество предшественников строматолитов составлено разными группами бактерий и имеет вполне характерное строение. Верхний слой занят тонкой пленкой аэробных флексибактерий, среди которых располагаются отдельные *Arhaeocapsa*, а при насыщающей солености — *Dunaliella*. Ниже идет слой цианобактерий толщиной 1—3 мм. Именно в этом слое идет кислородный фотосинтез с выделением O_2 , поглощением CO_2 и резким подщелачиванием. Под фотосинтезирующим слоем располагаются отмирающие цианобактерии и развиваются микроаэрофильные организмы, среди которых бросаются в глаза белые трихомы *Beggiatoa*. Здесь происходит использование кислорода. Еще ниже идет слой пурпурных анаэробных фотосинтезирующих бактерий, например *Ectothiorhodospira*. Под ним располагается слой организмов, продуцирующих сероводород. Такая структура многократно повторяется. Цианобактериальное сообщество представляет серию геохимических барьеров — окислительного, щелочного, сероводородного. В результате в нем происходит осаждение минералов, из которых особенно характерно отложение карбонатов и гипса. Поэтому сообщество легко литифицируется и превращается в строматолиты. Последние являются традиционным объектом исторической геологии и особенно характерны для протерозоя, хотя, как упоминалось, они отмечены и в архее (Крылов, 1975). Значение строматолитов для биостратиграфии криптозоа общепризнано (Келлер и др., 1977): По ним можно было бы создать палеонтологическую историю хотя бы одного типа сообществ прокариотных организмов. Здесь нас, однако, занимают не биостратиграфические проблемы.

Как было показано (Заварзин, 1984), предшественники строматолитов представляют сложное закономерное организованное сообщество разнородных организмов. Это сообщество может функционировать как единое целое именно по той причине, что входящие в него компоненты функционально разнородны и соответственно представлены далекими друг от друга организмами. Внешне цианобактериальный мат отчасти подобен листовой пластинке с ее эпидермисом, столбчатой и губчатой паренхимой. Но выполняя ту же фотосинтетическую функцию, цианобактериальный мат осуществляет целую замкнутую систему геохимических реакций.

Летучие компоненты атмосферы метаболизируются бактериями и некоторые из них только бактериями. Это особенно важно для циклов азота и серы. Говоря в общем виде, катаболическая система согласования биогеохимических циклов с начала существования биосферы и до настоящего времени поддерживается бактериями. Более того, необходи-

мым предварительным условием появления всех иных форм жизни является накопление молекулярного кислорода и связанного азота вследствие деятельности прокариот. Таким образом, качественно бактерии, и только бактерии способны создать полноценную биогеохимическую систему, которая должна была полностью функционировать до появления всех форм жизни.

Количественно мощность прокариотной системы, оставившей запас рассеянного углерода архея и протерозоя, может быть оценена из следующих соображений. Во-первых, накопление $C_{орг}$ и эквивалентно O_2 определяется не столько продуктивностью, сколько дисбалансом между продукцией и деструкцией. В отсутствие консервантов деструкция может быть сильно подавлена, как это наблюдается сейчас в гипергалинных водоемах. Во-вторых, цианобактериальное сообщество при многократно меньшей биомассе обладало сходной с современной системой продуктивностью. В современном олиготрофном океане цианобактериальный пикопланктон дает 60% хлорофилла. Плотность хлорофилла в предшественниках строматолитов многократно превосходит плотность хлорофилла в макрофитах, цианобактериальные сообщества такыров аридных областей существуют и сейчас. Неопределенность вносят лишь гумидные области, занятые сейчас высшей растительностью, но которые несомненно могли быть заселены эфемерными сообществами цианобактерий. Отсюда получается, что по минимальному расчету плотность хлорофилла на Земле до появления эвкарриот могла быть лишь в несколько раз меньше современной, а скорее всего была близка к ней. В-третьих, постоянная высокая продуктивность может поддерживаться лишь при возврате биогенных элементов из разлагающейся биомассы в продукционную ветвь. Так, заселение суши высшими растениями могло быть только при том условии, что на ней уже действовала микробная система деградации биомассы. В противном случае после первоначальной колонизации система должна была заглохнуть.

Таким образом, с первого момента их регистрации на Земле 3,5 млрд. лет назад до настоящего времени бактерии действуют как полноценная трофическая система, составленная разнородными компонентами. Для рассматриваемого промежутка времени постановка вопроса о том, какая группа бактерий древнее, кажется вообще необоснованной. Эволюция их сообществ более всего напоминает сукцессию, когда массовое развитие, вне зависимости от времени появления одиночных представителей определяется изменением условий существования, в том числе происходящих и под воздействием самих организмов. Во время деятельности прокариотной системы на Земле происходит однонаправленное изменение физико-химических условий, лучше всего иллюстрируемое эпохой железорудных формаций. Так, например, судя по изотопии серы, полный серный цикл с восстановлением сульфатов начал работать около 2 млрд. лет назад, что связано с распространением определенных групп бактерий, но в меньшем масштабе такой процесс мог идти и ранее, о чем свидетельствуют сульфаты древних эвапоритов и строматолитов. Разумеется, такая постановка вопроса о доминировании сукцессии сообществ над появлением новых видов не снимает возможности микроэволюции бактерий. Она отчетливо наблюдается, например, под воздействием антропогенных факторов при распространении резистентных форм, причем здесь участвуют специфические для бактерий механизмы.

Представление о сукцессии бактериальных сообществ ставит вопрос о персистентности видов бактерий. На этот вопрос трудно ответить в общем виде. Современные методы наблюдения микрофоссилий примерно соответствуют уровню микроскопических наблюдений конца XIX в. Это обусловлено тем, что лучше всего сохраняющиеся микрофоссилии представлены псевдоморфозами скрытокристаллического кремния по устойчивым структурам бактерий, например слизистым влагилицам синезеленых водорослей. Сейчас накопилось достаточно материала, чтобы утверждать, что такое характерное сообщество, как строматолиты, образуемые энтофизалиевыми водорослями, оставалось неизменным 2 млрд. лет. Известны примеры таких сообществ возрастом 2 млрд. лет (Белчер, Канада), 1,5 млрд. лет (Балбирини, Австралия), 1,4—1,5 (Гаоюжуанг, Китай), 1,2 (озера Дисмал, Маккензи, Канада), 0,75—0,79 (Битер Спринг, Австралия), 0,7 (Нарсарсуак, Гренландия) и современные (Шарк Бей, Австралия). Точно так же железобактерия *Metallogenium* — *Eoastrion* прослеживается неизменной на протяжении нескольких мил-

лиардов лет (Seger et al., 1980). Поскольку шансов увидеть и идентифицировать обычные бактерии мало, приходится принять как наиболее вероятное предположение, что бактерии на протяжении геологической истории оставались неизменными, появившись очень рано. Многообразие бактерий при этом могло формироваться по комбинаторным законам.

Появление массового развития эвкариот относят ко времени около 1,4 млрд. лет назад, когда размеры микрофоссилий увеличиваются за пределы, свойственные прокариотам (Тимофеев и др., 1976). Однако в отличие от цианобактерий, микрофоссилии которых легко сопоставляются с современными видами, для акритарх не удается подобрать современные аналоги. Интерпретация их как спор эвкариотных планктеров остается необщепринятой. Естественно, что переход от бактериальной экосистемы к современной системе, где в биологические циклы включены и бактерии, и эвкариоты (причем по некоторым позициям последние доминируют) совершался медленно, и дата «конца прокариотной системы» отсутствует. 1,4 млрд. лет — это дата конца исключительно бактериальной экосистемы.

По своему происхождению эвкариотная клетка рассматривается как химера, комбинация разнородных компонентов. При этом отстаивать однократное, монофилетическое происхождение низших эвкариот трудно. Существенно, что симбиоз с прокариотами остается жизненно необходимым для длинного ряда животных от простейших и тиобиноса до жвачных.

Таким образом, эволюция бактерий происходит на фоне закономерных изменений литосферы, атмосферы и гидросферы.

Собственно говоря, эволюция бактерий — это коэволюция геологическая и биологическая на протяжении более 3 млрд. лет истории Земли.

И биология, и геология — науки исторические, в них каждое последующее событие обусловлено предыдущим. Но ни в геологии, ни в биологии недостаточно узнать последовательность событий, чтобы понять их сущность. История происхождения — важный, но совершенно недостаточный элемент для того, чтобы выяснить закономерности развития. В какой-то мере это следствие, а не причина. Значит, в биологии существуют иные законы, а последовательность возникновения форм есть отражение этих законов.

Филогенетическая система бактерий, построенная на основе изучения последовательностей в полимерах, совершенно не согласуется с морфологией организмов, частично и, видимо, лишь косвенно согласуется с их физиологией и обнаруживает хорошее совпадение со строением клеточной стенки, если таковая есть. Как бывало много раз в прошлом, система, построенная по одному признаку, оказалась согласующейся прежде всего сама с собой.

Тем не менее допустим, что история происхождения полимеров отражает историю организмов и филогенетическое дерево, построенное на основе дендрограммы сходства наиболее консервативных компонентов клетки, наиболее точно отражает генетическую близость организмов. В этом случае малокоррелирующие с общей генетической близостью признаки следует считать несущественными для «естественной системы». Примем эту концепцию как логичную, последовательную и глубоко обоснованную экспериментальным материалом. Но если морфология бактерий не коррелирует с историей происхождения, то, значит, она определяется законами, не зависящими от истории происхождения, которые и следует признать фундаментальными. Если физиологическое группирование организмов не совпадает с генетическим деревом, то, значит, аранжировка обмена не есть следствие истории происхождения, а подчиняется своим собственным законам.

Следовательно, морфология и физиология бактерий не есть следствие их истории происхождения. Чем более настаивать на определяющей роли филогенетического родства, определенного по последовательности в полимерах, тем больше приходится признать существование некоего набора законов, определяющих формы и обмен бактерий.

Именно эти законы определяют то, как бактерии взаимодействуют с окружающей средой, с экосистемой в целом. Однако если такие законы существуют, а все усилия неодарвинизма были направлены на отрицание их существования, то именно они определяют то конечное состояние, к которому должна привести эволюция бактерий, с какой бы исходной точки ни вести линию.

ЛИТЕРАТУРА

- Бил Дж., Ноулз Дж. Внеядерная наследственность. М.: Мир. 1981. 167 с.
- Васильева Л. В. Морфологическое группирование бактерий // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1980. № 5. С. 719—737.
- Галимов Э. М. Природа биологического фракционирования изотопов. М.: Наука, 1981. 247 с.
- Горленко В. М. Биология пурпурных и зеленых бактерий и их роль в круговороте углерода и серы. М.: Ин-т микробиологии АН СССР, 1981. 705 с.
- Герасименко Л. М., Карпов Г. А., Орлеанский В. К., Заварзин Г. А. Роль циано-бактериального фильтра в трансформации газовых компонентов гидротерм на примере кальдеры Узон на Камчатке // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. С. 842—851.
- Жданов В. М., Тихоненко Т. И. Вирусы и генетический обмен в биосфере (постановка проблемы) // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1974. № 8. С. 3—8.
- Жилина Т. Н., Заварзин Г. А. Сравнительная цитология метаносарцин с описанием *Methanosarcina vacuolata* // Микробиология. 1979. Т. 48. С. 279—285.
- Заварзин Г. А. Литотрофные микроорганизмы. М.: Наука, 1972. 323 с.
- Заварзин Г. А. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 199 с.
- Келлер Б. М., Кратц К. О., Митрофанов Ф. П. и др. Достижения в разработке общей стратиграфической шкалы докембрия СССР // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1977. № 11. С. 16—21.
- Красильников Н. А., Калакуцкий Л. В. О систематическом положении лучистых грибов среди низших организмов // Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965. С. 13—27.
- Крылов И. Н. Строматолиты рифея и фанерозоя СССР. М.: Наука, 1975. 243 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 274).
- Сидоренко Св. А., Сидоренко А. В. Органическое вещество в осадочнометаморфических породах докембрия. М.: Наука. 1975. 114 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 277).
- Тихоненко Т. И. Роль вирусов в обмене генетической информацией // Знание. Сер. биол. 1980. № 12. 62 с.
- Тимофеев Б. В., Герман Т. Н., Михайлова Н. С. Микрофоссилии докембрия, кембрия и ордовика. Л.: Наука, 1976. 106 с.
- Archaeobacteria: Proc. 1st Intern. Workshop on Archaeobacteria / Ed. M. O. Kandler. Stuttgart: Fischer, 1982. 366 p.
- Balch W. F., Fox G. E., Magrum L. J. et al. Methanogens: reevaluation of a unique biological group // Microbiol. Revs. 1979. Vol. 43, P. 260—296.
- Biogeochemistry of Ancient and Modern Environments / Ed. P. A. Trudinger et al. B.: Springer, 1980. 723 p.
- Crerar D. A., Fischer A. G., Plaza C. L. Metallogenium and biogenic deposition of manganese from precambrian to recent time // Geology and Geochemistry of Manganese. Vol. 3. Manganese on the Bottom of Recent Basins. Stuttgart: Schöleizelbart, 1980. P. 285—303.
- Fox G. E., Stackenbrandt E., Nespell R. B. et al. The Phylogeny of Prokaryotes // Science. 1980. Vol. 209. P. 457—463.
- Schwarz R. M., Dayhoff M. O. Origin of Prokaryotes, Eukaryotes, mitochondria and chloroplasts // Ibid. 1978. Vol. 199. P. 395—403.
- Stackenbrandt E., Woese C. R. Towards a phylogeny of the actinomycetes and related organisms // Curr. Microbiol. 1981. Vol. 5. P. 197—202.
- The Stromatolites / Ed. M. R. Walter. Elsevier (Holland), 1976. 790 p.
- Widdel F. Anaerobier Abbau von Fettsäuren und Benzoesäure durch neu isolierter Arten Sulfat-reduzierender Bakterien: Diss. Göttingen. 1980. 443 S.
- Zillig W. et al. Thermoproteales: a novel type of extremely thermoacidophilic anaerobic archaeobacteria isolated from Icelandic solfataras // Zentr.-Bl. Bakteriell., Parasitenk., Infektionskrankh. und Hyg. I Abt. Orig. C. 1981. Bd. 2. S. 205—227.
- Zhdanov V. M., Tikhonenko T. I. Viruses as a factor of evolution: exchange of genetic information in the biosphere // Adv. Virus Res. 1974. Vol. 19. P. 361—394.

УДК:575.83:

Шиманский В. Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценоотические кризисы. М.: Наука, 1987.

Кратко рассматривается понимание термина «биосфера», подробно излагаются основные события развития органического мира в позднем докембрии, палеозое, мезозое и кайнозое с анализом истории изменений в большинстве групп беспозвоночных, позвоночных и растений. Особые разделы посвящены проблемам этапности развития органического мира, четкости этих этапов и наличию или отсутствию резких изменений животных и растений на рубежах периодов и эр. Вводится понятие «маркирующих» и «фоновых» групп для разных этапов развития биоса. Кратко излагаются основные гипотезы о причинах изменений в историческом развитии разных групп животных и растений. Делается вывод о невозможности объяснения этих изменений влиянием какого-либо одного фактора земного или внеземного происхождения и о необходимости детального анализа всех подобных событий.

Библиогр. 107 назв.

УДК 56:575.8.

Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценоотические кризисы. М.: Наука, 1987.

Анализ палеонтологических данных по темпам эволюции показал, что наблюдаемое распределение скоростей эволюции по разным группам несовместимо с концепциями синтетической теории эволюции, и в первую очередь с понятием биологического вида, целостность которого определяется интегрирующим влиянием межпопуляционного обмена генами, а дискретность — пресечением такого обмена между популяциями разных видов. Сформулирована гипотеза адаптивного компромисса, объясняющая наблюдаемые явления трудностью преобразования сложной, хорошо сбалансированной организации в условиях всестороннего селективного контроля приспособленности организмов, характерного для устоявшихся, заполненных биоценозов. Рассмотрен широкий круг следствий из этой гипотезы и их соответствие наблюдаемым явлениям.

Табл. 2, Библиогр. 71 назв.

УДК 575:83

Северцов А. С. Критерии и условия возникновения ароморфной организации // Эволюция и биоценоотические кризисы. М.: Наука, 1987.

Ароморфоз представляет собой приспособление, позволяющее расширить адаптивную зону потомков по сравнению с предками. Ароморфозы формируются как результат интеграции многих частных приспособлений, поэтому ароморфная эволюция — эволюция медленная. Таксоны, исходные для ароморфных, представляют собой специализированные группы, занимающие пограничные адаптивные зоны. Конкуренция внутри исходной зоны заставляет подобные группы адаптироваться к новым условиям существования, т. е. расширять границы своей адаптивной зоны. В новой, более широкой зоне ароморфный таксон претерпевает адаптивную радиацию, знаменующую переход к следующей фазе адаптациоморфоза — алломорфозу. Дальнейшая дивергенция может приводить к формированию специализированных групп — потенциальных предков новых ароморфных таксонов. Однако по мере смены фаз адаптациоморфоза возрастает неопределенность направления дальнейшего филогенеза таксона: если ароморфоз обязательно сменяется алломорфозом, то алломорфоз не обязательно сменяется специализацией, которая может привести либо к вымиранию, либо к персистированию, либо к новому ароморфозу.

Библиогр. 74 назв.

УДК 591.3:575.8

Шшкин М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценоотические кризисы. М.: Наука, 1987.

В работе обсуждается механизм элементарного эволюционного преобразования и формулируются основные принципы эпигенетической концепции эволюции.

Рис. 10. Библиогр. 160 назв.

УДК 575.83

Татаринов Л. П. Параллелизм и направленность эволюции // Эволюция и биоценоотические кризисы. М.: Наука, 1987.

Явления направленной эволюции выражаются не только в развитии ряда видов в одном направлении, но и особенно часто в независимом приобретении организмами общих признаков, отсутствующих у предка. Основную группу явлений направленной эволюции образуют параллелизмы, при которых специфика изменений в отличие от конвергенций определяется

в большей мере уже имеющимися особенностями организма, чем приспособлением. Можно различать генотипические, биохимические, тканевые и морфологические параллелизмы. При филогенетических исследованиях чаще всего приходится иметь дело с морфологическими параллелизмами, основывающимися на общности механизмов морфогенеза. Мутации и эволюция каждого отдельного вида обладают чертами недетерминированного случайного процесса типа марковского. Направленность выступает обычно лишь при рассмотрении множества видов. Тогда исследование параллелизмов может иметь прогностическое значение. Необратимость эволюции имеет статистическую природу. Предел обратимости эволюционных явлений не может быть очерчен строго. Необратимость эволюции не вытекает непосредственно из неповторимости особей — закон необратимости может применяться к эволюлирующим системам — популяциям, видам.

Библиогр. 145 назв.

УДК 575.83

Заварзин Г. А. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987.

При рассмотрении эволюции прокариот обнаруживается существенное отличие от эукариотных организмов, основанное прежде всего на иной организации генома и обмена генетическим материалом. Многообразие прокариот более всего согласуется с комбинаторным распределением функционально значимых признаков. Прокариоты создают сложную трофическую систему, основанную на обмене метаболитами, в которой почти отсутствуют характерные для высших организмов отношения типа хищник—жертва. Прокариоты осуществляют полную систему взаимосвязанных биогеохимических циклов элементов, которая до сих пор является основой функционирования биосферы. Палеонтологические свидетельства дают основание полагать, что прокариотная экосистема функционировала на всем протяжении геологической истории Земли. Эволюцию прокариот рационально рассматривать как сукцессию в соответствии с меняющейся физико-химической обстановкой, а не эволюционный путь от простого к сложному, характерный для живого мира, начиная с простейших эукариот.

Библиогр. 26 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие. Л. П. Татаринов	3
<i>В. Н. Шиманский.</i> Историческое развитие биосферы	5
<i>А. П. Расницын.</i> Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса)	46
<i>А. С. Северцов.</i> Критерии и условия возникновения ароморфной организации	64
<i>М. А. Шишкин.</i> Индивидуальное развитие и эволюционная теория	76
<i>Л. П. Татаринов.</i> Параллелизм и направленность эволюции	124
<i>Г. А. Заварзин.</i> Особенности эволюции прокариот	144

