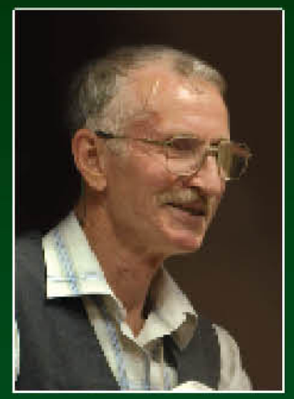

В соответствии с концепцией программной эволюции, в Природе и её эволюции было и есть реальное начало, которое задаёт самой эволюции и её результатам черты совершенства, целесообразности и разумности. Это начало – саморазвивающаяся программа филогенеза (ПФ)...

Вместе с появлением жизни и усложнением её организации, ни на шаг не отставая от неё, но и опережая лишь настолько же, насколько причина опережает своё следствие, возникла и усложнялась ПФ...

Программа филогенеза - эволюционирующая система, предписания которой возникают только как закономерный результат предшествующей биологической эволюции...

ISBN

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ

С.В. Пучковский

С. В. Пучковский

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ

Факторы микроэволюции и филогенеза
в эволюционном пространстве-времени

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ

S. V. PUCHKOVSKIY

THE BIOSYSTEM EVOLUTION

Factors of microevolution and phylogenesis in evolutional space-time

Second edition, revised and updated

Izhevsk

2013

Министерство образования и науки Российской Федерации
ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет»

С.В. ПУЧКОВСКИЙ

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ

Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени

Издание 2-е, переработанное и дополненное

Ижевск

2013

УДК 573 + 575 + 575.8
ББК 19.3
П 88

Рекомендовано к изданию Редакционно-издательским советом УдГУ

Рецензенты: доктор с.-х. наук А.А. Афонин
доктор техн. наук В.М. Колодкин
доктор биол. наук В.Ф. Левченко

Пучковский С.В.

П88 Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. — 2-е изд., перераб. и доп. — Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2013. — 444 с.

ISBN 978-5-4312-0168-4

В монографии излагается авторская синтетическая концепция, в которой на равноправной, конструктивной основе используются элементы ряда концепций эволюционной биологии. Эволюция понимается автором как потоки жизни в многомерном эволюционном пространстве-времени (ЭПВ). К факторам микроэволюции отнесены отбор, избыточность, катастрофогены, дрейф подсистем, наследственность; к факторам филогенеза — давление жизни, сопротивление среды, биокванты, селектогены, ограничения организации и изоляция. Роль каждого из факторов оценивается по его влиянию на положение биосистемы в ЭПВ. Пересмотрены учения об отборе, направленности и прогнозируемости эволюции. Развивается авторская концепция программного филогенеза, иерархии уровней эволюции и адаптации.

Книга предназначена для ученых-эволюционистов, преподавателей вузов и колледжей, аспирантов, студентов, обучающихся по направлениям «Биология», «Экология и природопользование», учителей школ с углублённым изучением биологии.

Ил. 3. Табл. 1. Библиогр. 1030 назв.

ISBN 978-5-4312-0168-4 УДК 573 + 575 + 575.8
ББК 19.3

© С.В. Пучковский, 2013
© ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет», 2013

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие……19
Введение……23
Список сокращений……26
Глава 1. Теория эволюции как система……27
1.1. Состояние биосферы……27
1.2. Состояние науки о биологической эволюции……28
1.3. Грядущий синтез……33
1.4. Какой может быть теория биологической эволюции…35
1.4.1. Предмет, методы, цель……35
1.4.2. Взаимодействие с другими науками……38
1.4.3. Теория эволюции как система……40
1.5. Перспективы……44
1.6. Резюме……45
Глава 2. Биологическая эволюция и ее составляющие……47
2.1. Эволюция – потоки жизни……47
2.2. Филогенез (макроэволюция)……48
2.3. Микроэволюция……50
2.4. Эволюция, филогенез, микроэволюция: соотношение понятий……52
2.5. Филогенез структурно-организационных уровней живой материи……55
2.5.1. Эволюционика и уровни живой материи……55
2.5.2. Первичные уровни организации живой материи..56
2.5.3. Филогенез биосистем в пределах уровней……57
2.5.4. Переплетение потоков жизни разных уровней организации……61
2.5.5. Фауна и флора – квазибиосистемы……63
2.6. Эволюционное пространство-время (ЭПВ)……64
2.7. Эволюция пространства-времени……67
2.8. Резюме……68
Глава 3. Факторы эволюции……69
3.1. Введение……69
3.2. Внутренние и внешние факторы эволюции……69
3.3. Абиотические, биотические и антропогенные факторы.71
3.4. Множественный эффект и взаимодействие факторов…72
3.5. Механизм и факторы эволюции……73

3.6. Ограниченная доступность биосистем для внешних воздействий……..……...74
3.7. Квант жизни и его фазы……..……...……76
3.8. Происхождение и разнообразие биоквантов……79
3.9. Различение факторов микроэволюции и филогенеза…..80
3.10. Резюме……..81
Глава 4. Факторы микроэволюции……83
4.1. Псевдослучайность микроэволюционных явлений…….83
4.2. Избыточность как фактор эволюции……86
4.3. Катастрофогены как факторы эволюции ……..……...91
4.3.1. Идея катастрофизма……91
4.3.2. Катастрофы в иерархии биосистем……92
4.3.3. Природа катастрофогенов……95
4.3.4. Эволюционное значение катастрофогенов……97
4.4. Отбор как фактор эволюции……..……..100
4.5. Дрейф подсистем……...102
4.6. Наследственность подсистем…….....104
4.7. Другие факторы микроэволюции……106
4.8. Взаимодействие факторов микроэволюции……...107
4.9. Происхождение факторов эволюции…….....112
4.10. Резюме……114
Глава 5. Избыточность — универсальное свойство биосистем..116
5.1. Введение……..……116
5.2. Избыточность в иерархии биосистем…….....118
5.3. Избыточность и некоторые биологические проблемы...122
5.4. Избыточность как адаптивная черта организации биосистем…….…...125
5.5. Функциональная избыточность……..……...126
5.6. Новообразования в эволюции……128
5.7. Когда биосисетмы недостаточны……..131
5.8. Избыточность и асимметричность живой материи…….132
5.9. Резюме……...……...134
Глава 6. Учение об отборе……..135
6.1. Введение……..……135
6.2. Эволюции материи и принцип отбора……..136
6.3. Синтетизм, синкретизм и дефектность в понимании отбора……...137
6.4. Против отбора……142

6.5. Роль отбора в эволюции: разнообразие оценок……...145
6.6. Формы отбора и их оценка…….....148
6.7. Единицы отбора……..159
6.8. Адаптивная точка отбора (АТО)……...162
6.9. Сущность отбора……164
6.9.1. Понятие отбора……164
6.9.2. Элиминация……...167
6.9.3. Механизм отбора……..……...170
6.9.4. Отбор и уровни организации……..……...172
6.9.5. Отбор и сложность биосистемы……178
6.10. Проблема интерпретации при изучении отбора……..182
6.11. Резюме……..187
Глава 7. Факторы филогенеза…….....189
7.1. «За» и «против» факторов филогенеза……189
7.2. Борьба за существование (БЗС)……..…191
7.2.1. Полтора столетия недоразумений……..……..191
7.2.2. Попытки усовершенствования……..193
7.2.3. Семантические ограничения в понимании БЗС..194
7.3. Селектогены (факторы БЗС)……..……196
7.3.1. Понятие о селектогене……196
7.3.2. Биотические селектогены…….....197
7.3.3. Абиотические селектогены……200
7.3.4. Поведенческие селектогеиы……..201
7.3.5. Иерархия селектогеиов…….....201
7.4. Кванты жизни…….....202
7.5. Давление жизни……203
7.6. Сопротивление среды……...204
7.7. Изоляция……205
7.8. Резюме……207
Глава 8. Адаптивное и неадаптивное в организации биосистем……209
8.1. Универсальный адаптационизм……...209
8.2. Проблемы адаптационизма……..210
8.3. Определение адаптации…….....211
8.4. Понятие адаптации и её критерии……..213
8.5. Относительная адаптивность биосистем……214
8.6. Причины относительной адаптивности биосистем…...217
8.7. Классификация адаптаций…….....219

8.7.1. Биосистемные адаптации……...219
8.7.2. Экосистемные адаптации (экоадаптации)….....223
8.7.3. Биосферные адаптации……..226
8.7.4. Миксадаптации……227
8.8. Преадаптации……228
8.9. Происхождение адаптаций……...230
8.9.1. Неадаптивные фрагменты организации биосистем….....230
8.9.2. Неадаптивная фаза в эволюции — акцептивная фаза биоквантов…….……..232
8.9.3. Форма и протофункции…….....235
8.9.4. Адаптивная форма и функция……237
8.9.5. Состав организации биосистем…….....239
8.10. Резюме…….…….....241
Глава 9. Направленность потоков жизни……...243
9.1. Проблема направленности биологической эволюции..243
9.2. Направленность и адаптивность эволюции……....245
9.3. Основные концепции направленной биологической эволюции……245
9.3.1. Финализм……..……245
9.3.2. Ортогенетизм……...248
9.3.3. Автогенетизм и эктогенетизм……249
9.4. Понятие направленности……...……...251
9.5. Направленность микроэволюции и филогенеза…….253
9.6. Основные аспекты направленности потоков жизни в ЭПВ…….……254
9.6.1. Деление жизни во времени…….……254
9.6.2. Растекание жизни в Ph-пространстве……255
9.6.3. Адаптации живых систем в Ph-, B- и S-пространстве……256
9.6.4. Арогенезы……..……...256
9.6.5. Сопротивление среды……...…..257
9.6.6. Запреты организации……..257
9.6.7. Самоадаптация…….....258
9.7. Предварение признаков по Л.С. Бергу……...259
9.8. Коэволюция…….....261
9.9. Направляющее воздействие внешних и внутренних факторов……262

9.10. Полезная метафора для рассмотрения идеи направленности.....264
9.11. Ингредиенты направленности потоков жизни….....266
9.12. Резюме……..268
Глава 10. Направленность филогенеза……270
10.1. Направленность и случайность в эволюции……270
10.2. Программы развития……...274
10.2.1. Программа онтогенеза……..274
10.2.2. Против программы эволюции……275
10.2.3. За программу эволюции……..276
10.2.4. Программа филогенеза……278
10.3. Биологическая эволюция и кибернетика ……281
10.3.1. Кибернетическая модель эволюции……281
10.3.2. Обратные связи…….....284
10.3.3. Регуляция и управление……286
10.4. Концепция программного филогенеза...……...289
10.4.1. Филогенез — программируемый процесс……289
10.4.2. Филогенез — самопрограммирующийся процесс……292
10.4.3. Кибернетический регулятор и программа филогенеза (ПФ)……..…295
10.4.4. Сопряжённый филогенез объектов: биосистем, ПФ, информации и биологического времени…298
10.4.5. Слагаемые ПФ……...300
10.5. Некоторые следствия из программного характера филогенеза……303
10.5.1. Преходящий гигантизм наземных позвоночных животных……..……..303
10.5.2. Таксономические признаки…….....307
10.5.3. Биологический прогресс……...308
10.6. Резюме……..……...310
Глава 11. Проблема прогноза эволюции биосистем……..313
11.1. Возможен ли прогноз биологической эволюции?.....313
11.1.1. Мнения «против»……....313
11.1.2. Мнения «за»……..……314
11.2. Теоретические основы прогноза эволюции биосистем……316
11.2.1. Понятие прогноза……..…...316

11.2.2. Направленная эволюция и прогноз……..…...317
11.2.3. Прогноз микроэволюционных явлений……..320
11.2.4. Прогноз филогенеза……..320
11.2.5. Адаптации и прогноз……....324
11.2.6. Прогресс и прогноз……...326
11.2.7. Неприспособительные элементы организации (НЭО) и прогноз……..….328
11.3. Взгляд в будущее……...329
11.4. Резюме……..……330
Глава 12. Скорость эволюции……..……332
12.1. Редукционизм и проблема скорости эволюции……..332
12.2. Многообразие аспектов проблемы скорости эволюции……332
12.3. Скорость микроэволюции и филогенеза…….....333
12.3.1. Скорость микроэволюции……...333
12.3.2. Скорость филогенеза…….....335
12.3.3. Скорость и факторы филогенеза……337
12.4. Скорость потоков жизни на разных уровнях организации……339
12.4.1. Скорость цитогенеза…….……339
12.4.2. Скорость соматогенеза……340
12.4.3. Скорость демогенеза……...……..341
12.4.4. Скорость эволюции надвидовых биосистем….342
12.5. Резюме…….……344
Глава 13. Вымирание биосистем…….345
13.1. Проблема вымирания……...……...345
13.2. Избыточность и вымирание……...346
13.3. Причины вымирания……...…347
13.3.1. Поиск причин вымирания…….……...347
13.3.2. Эффект Мышки–Репки……...…….....350
13.3.3. Роль факторов различной природы в вымирании……..……351
13.4. Объекты вымирания…….…..……352
13.5. Факторы вымирания биосистем……..……..353
13.5.1. Избирательное вымирание……...……353
13.5.2. Отбор, элиминация, вымирание……..355
13.5.3. Периодичность вымирания и биокванты……358
13.5.4. Роль катастрофогенов и селектогенов……...361

13.5.5. Вымирание пещерного медведя…….....364
13.5.6. Вымирание динозавров……371
13.5.7. Было ли вымирание динозавров неизбежным?..379
13.6. Резюме…….....381
Заключение……383
Указатель терминов……...……387
Библиографический список……392

CONTENTS

Preface……..…..19
Introduction……..…..23
Abbreviation list …….……26
Chapter 1. Evolution theory as a system …….....27
1.1. Biosphere state……..……...27
1.2. The state of biological evolution science……..……28
1.3. The forthcoming synthesis ……...……...33
1.4. A possible outlook on the theory of biological evolution…35
1.4.1. Subject, methods, purpose…….……35
1.4.2. Interaction with other sciences ……..38
1.4.3. Evolution theory as a system……..……40
1.5. Prospect for future……..……...44
1.6. Summary……...……45
Chapter 2. Biological evolution and its components……47
2.1. Evolution as the life streams…….....47
2.2. Phylogenesis (macroevolution)…….……48
2.3. Microevolution……..……....50
2.4. Evolution, phylogenesis, microevolution: correlation of notions……52
2.5. Phylogenesis of organized levels of live nature……55
2.5.1. Evolution biology and organized levels of live nature…….....55
2.5.2. The primary orgnized levels of live nature……56
2.5.3. The phylogenesis of biosystems within the organized levels…….....57
2.5.4. The interlacing of live streams of different organized levels……61
2.5.5. Fauna and flora are the quasibiosystems……63
2.6. Evolutional space-time (EST)……...64
2.7. Evolution of space-time…….……...67
2.8. Summary……68
Chapter 3. Factors of evolution…….……69
3.1. Introduction……...69
3.2. The internal and external factors of evolution……..69
3.3. Abiotic, biotic and anthropogenic factors……71
3.4. Plurality effect and the interaction of factors……...72

3.5. The mechanism and the factors of evolution…….....73
3.6. Limited vulnerability of biosystems for external factors….74
3.7. Quantum of life and its phases…….....76
3.8. Origin and diversity of life quanta…….....79
3.9. Distinguishing of microevolution factors and phylogenesis factors……80
3.10. Summary…….....81
Chapter 4. Microevolution factors……83
4.1. Pseudorandomness of the microevolution events……..…..83
4.2. Redundancy as the factor of evolution…….....86
4.3. Catastrophogenes as the factors of evolution……...91
4.3.1. The idea of catastrophism……...91
4.3.2. Catastrophes in the biosystem hierarchy……92
4.3.3. The nature of catastrophogenes……..……...95
4.3.4. Evolutional significance of catastrophogenes……97
4.4. Selection as the factor of evolution……...100
4.5. Drift of the subsystems……102
4.6. The heredity of subsystems……104
4.7. Other factors of microevolution…….....106
4.8. Interaction of microevolution factors…….....107
4.9. Origin of the evolutional factors……112
4.10. Summary……...114
Chapter 5. Redundancy — the universal property of biosystems....116
5.1. Introduction……116
5.2. Redundancy in the biosystem hierarchy ……118
5.3. Redundancy and some biological problems ……..……122
5.4. Redundancy as the adaptive feature of biosystem organization……125
5.5. Functional redundancy……..…126
5.6. Novations in evolution……128
5.7. When the biosystem may be insufficient……....131
5.8. Redundancy and asymmetry of live matter……....132
5.9. Summary…….....134
Chapter 6. The selection doctrine……...135
6.1. Introduction……135
6.2. The matter evolution and the principle of selection……...136
6.3. Synthetism, syncretism and deficiency in conceptions of selection.....137

6.4. Against selection……..……...142
6.5. Selection role in evolution: the diversity of interpretations……..……145
6.6. Selection forms and their estimation……..……..148
6.7. Selection units…….……159
6.8. The adaptive point of selection (APS)…… ……...162
6.9. Selection essence……..……...164
6.9.1. Selection notion…….……....164
6.9.2. Elimination……..……..167
6.9.3. Selection mechanism……..……..170
6.9.4. Selection and organized levels……..172
6.9.5. Selection and the biosystem complexity……...178
6.10. The interpretation problem in study of selection……..182
6.11. Summary……..……..187
Chapter 7. Phylogenesis factors……..……189
7.1. Phylogenesis factors: “pro” et “contra”…….……....189
7.2. The struggle for existence (SFE)……191
7.2.1. One and a half century of misunderstandings……...191
7.2.2. The attempts for improvement ……..……193
7.2.3. Semantic limitations of SFE interpretation……...194
7.3. Selectogenes (factors of SFE) ……196
7.3.1. The notion of selectogene…….....196
7.3.2. Biotic selectogenes……197
7.3.3. Abiotic selectogenes……..200
7.3.4. Behavioural selectogenes……..201
7.3.5. The hierarchy of selectogenes……...201
7.4. The quanta of life ……...202
7.5. Pressure of life……..……...203
7.6. Resistance of environment …….……204
7.7. Isolation …….....205
7.8. Summary……..207
Chapter 8. Adaptive and inadaptive in biosystem organization….209
8.1. Universal adaptationism……...……...209
8.2. The problems of adaptationism……..….....210
8.3. The definition of adaptation……..211
8.4. The notion of adaptation and its criteria…….213
8.5. Relative adaptability of the biosystems…….....214
8.6. The causes of the relative adaptability of the biosystems..217

8.7. The classification of adaptations……..……...219
8.7.1. The biosystem adaptations ……...219
8.7.2. The ecosystem adaptations (ecoadaptations)……...223
8.7.3. The biospherica…….....……226
8.7.4. The mixadaptations…….....227
8.8. The preadaptations……228
8.9. Origin of the adaptations……230
8.9.1. The inadaptive fragments of biosystem organization……...230
8.9.2. The inadaptive phase in evolution — the acceptive phase of life quantum…….....……232
8.9.3. The form and the protofunction……...235
8.9.4. The adaptive form and the function…….....237
8.9.5 The structure of biosystem organization……...239
8.10. Summary……..……..241
Chapter 9. The directivity of the life streams ……243
9.1. The problem of the biological evolution directivity……...243
9.2. The directivity and adaptability of evolution……..245
9.3. The fundamental conceptions of the directive biological evolution……..245
9.3.1. Finalism…….....245
9.3.2. Orthogenetism……...248
9.3.3. Autogenetism and ectogenetism……...249
9.4. The notion of the directivity…….……...251
9.5. The directivity of microevolution and of phylogenesis…..253
9.6. The fundamental aspects of directivity of life streams in EST….....254
9.6.1. The duration of life in time……...254
9.6.2. The spread of life in Ph-space……...255
9.6.3. The adaptations of life systems in Ph-, B- and S-spaces……....256
9.6.4. Arogenesis……..……...256
9.6.5. Resistance of environment……257
9.6.6. The interdictions of organization……..257
9.6.7. The autoadaptations……..258
9.7. The evolutional anticipation of the signs according to L.S. Berg.....259
9.8. Coevolution……..…...261

9.9. The guiding impacts of external and internal factors…….262
9.10. The useful metaphor for the discussion of the directivity idea……264
9.11. The directivity components of the life streams……266
9.12. Summary……...268
Chapter 10. The directivity of phylogenesis……..270
10.1. The directedness and the accident in evolution…….....270
10.2. The programs of development…….....274
10.2.1. The ontogenesis program……274
10.2.2. The opinions against of the evolution program….275
10.2.3. The opinions for the evolution program……276
10.2.4. The phylogenesis program…….....278
10.3. The biological evolution and cybernetics……281
10.3.1. The cybernetic model of evolution……281
10.3.2. The feedbacks…….....284
10.3.3. The regulation and the management……...286
10.4. The conception of program phylogenesis……289
10.4.1. Phylogenesis — the programmable process……..289
10.4.2. Phylogenesis — the autoprogramming process….292
10.4.3. The cybernetic regulator and the program of phylogenesis (PPh)…… ……..….....295
10.4.4. The cophylogenesis of objects: biosystem, PPh, infor.mation and biological time……298
10.4.5. The components of PPh……300
10.5. Some consequences of the program nature of phylogenesis……...303
10.5.1. The transient gigantism of terrestrial vertebrate animals……....303
10.5.2. The taxonomical signs……307
10.5.3. The biological progress……308
10.6. Summary……....310
Chapter 11. The problem of prognosis for the biosystem evolution……..313
11.1. Is the prognosis of the biological evolution possible?.....313
11.1.1. The opinions "contra"……313
11.1.2. The opinions "pro"……..314
11.2. The theoretical foundation of prognosis for the biosystem evolution……..316

11.2.1. The notion of prognosis…….....316
11.2.2. The directed evolution and the prognosis……...317
11.2.3. The prognosis of microevolution phenomena……320
11.2.4. The prognosis of the phylogenesis…….....320
11.2.5. The adaptations and the prognosis……..324
11.2.6. The progress and the prognosis……...326
11.2.7. The inadaptive components of organization……..328
11.3. An outlook on future…….……...329
11.4. Summary……..……..330
Chapter 12. The rate of evolution……..……..332
12.1. The reductionism and the problem of the evolution rate..332
12.2. The aspects diversity of the rate problem……332
12.3. The rate of microevolution and of phylogenesis…….....333
12.3.1. The rate of microevolution…….....333
12.3.2. The rate of phylogenesis……335
12.3.3. The rate and phylogenesis factors……..337
12.4. The rate of live streams on the different organization levels….....339
12.4.1. The rate of cytogenesis……339
12.4.2. The rate of somatogenesis……...340
12.4.3. The rate of demogenesis……..……..341
12.4.4. The evolution rate of superspecific biosystems…..342
12.5. Summary……....344
Chapter 13. The extinction of biosystems……...345
13.1. The problem of extinction……345
13.2. The redundancy and the extinction……...346
13.3. The extinction causes…….....347
13.3.1. The search for the extinction causes……...347
13.3.2. The Mousy–Turnip effect……350
13.3.3. The role of the different nature factors…..….....351
13.4. The objects of extinction…….....352
13.5. The factors of biosystem extinction…….....353
13.5.1. The selective extinction……..353
13.5.2. Selection, elimination, extinction……...355
13.5.3. The extinction periodicity and the life quanta……358
13.5.4. The role of catastrophogenes and selectogenes…..361
13.5.5. The cave bear extinction…….....364
13.5.6. The dinosaurs extinction ……371

13.5.7. Did the dinosaurs extinction be inevitable?.....379
13.6. Summary…….....381
Conclusions……..…383
Terminological index……...……387
References……392

ПРЕДИСЛОВИЕ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ

Уважаемый читатель! Перед вами книга, посвящённая одному из самых важных и сложных разделов современной биологии — эволюционному учению.

Едва ли можно назвать другой раздел биологической науки, в котором точки зрения достигли бы такого разнообразия, а дискуссия — такого накала, как в этой области.

В такой обстановке легко сбиться на то, чтобы добавить ещё одну точку зрения, противопоставив её многим другим, сложившимся ранее. Автор предлагаемой книги пошел по иному пути. Он поставил перед собой большую и смелую задачу: обобщить разнообразные представления в данной области и на этой основе попытаться разработать целостную концепцию эволюционного процесса, удовлетворяющую достижениям современной науки. Именно в такой постановке вопроса заключается особый интерес рассматриваемой книги.

Крупные эволюционные работы всегда были основаны на объединении, синтезе основных достижений науки своего времени. Достаточно напомнить обширный синтез, осуществленный Ч. Дарвином, или «новый синтез», когда в 30 – 40-е годы XX века, после потрясающих коллизий, удалось объединить дарвинизм с достижениями классической генетики и экологии в рамках синтетической теории эволюции (СТЭ).

В наше время достигнуты большие успехи в изучении различных уровней организации жизни: молекулярного, клеточного, организменного, различных надорганизменных уровней, включая биосферу. Эволюция предстала в виде многоуровневого процесса. По замыслу автора, современная теория эволюции непременно должна учитывать это обстоятельство.

В основе концепции С.В. Пучковского лежит системный подход. Каждый уровень организации жизни рассматривается как подсистема, входящая в систему более высокого уровня. С этой точки зрения автор осмысливает все ключевые понятия своей концепции, что дало возможность создать оригинальный понятийный аппарат, позволяющий не только описывать любой

уровень эволюционного процесса, но и представить его как единое целое.

Второй важный момент заключается в том, что автор не стремится примкнуть ни к одной из существующих теорий. Эволюционный процесс настолько сложен, что в полной мере не охватывается ни одной из них. Его различные стороны изучаются авторами, подчас стоящими на разных идеологических позициях, что накладывает на их взгляды печать непримиримости. С.В. Пучковский стремится преодолеть это противоречие, найти рациональное зерно в любой заслуживающей внимания теории, независимо от принадлежности её автора к тому или иному идеологическому направлению. Это позволяет ему расширить понимание эволюционного процесса, сделать его более многогранным.

Наконец, третье важное требование, предъявляемое автором к современной эволюционной теории, заключается в том, что она должна давать удовлетворительную возможность предвидения, прогнозирования, что особенно важно сегодня, когда природе грозит экологическая катастрофа, в которой человеку не удастся быть сторонним и неуязвимым наблюдателем.

Исходя из этих требований, автор намечает четкие контуры целостного эволюционного процесса. Он рассматривает его как поток жизни, протекающий в эволюционном пространстве-времени (ЭПВ). Что представляют собой структура потока жизни и структура ЭПВ? Как формируется этот поток? Какие силы придают ему движение и структурную направленность? На эти и другие важные вопросы читатель найдет обстоятельный ответ в книге С.В. Пучковского. Мы хотим подчеркнуть лишь следующий момент.

Называя эволюционный процесс потоком жизни, автор подчёркивает не только черты его сходства с любым иным потоком, например воды (автор говорит о давлении жизни, сопротивлении среды и т. д.), но и учитывает его биологическую специфику. Биологический поток создаёт свою историю, память, запечатленную в его внутренней структуре. Больше того, на основании возникших в ходе истории

внутренних особенностей и с учётом внешних факторов поток жизни формирует программу своего дальнейшего развития (программу филогенеза, ПФ), которая, по словам автора, опережает эволюционный процесс точно так же, как причина опережает следствие. Нельзя не сказать, что ПФ является ярким примером того, как идея, разрабатываемая преимущественно в религиозно окрашенных, телеологических концепциях, может быть перенесена на строго научную, материалистическую почву.

Как мы уже подчёркивали, автор вводит целый ряд новых понятий (биокванты, катастрофогены, селектогены и др.). Некоторые из них заслуживают особого внимания. Сюда в первую очередь нужно отнести понятие избыточности биологических систем. Автор подробно останавливается на этом явлении. Избыточность является не только источником многообразия для естественного отбора, но она порождает давление, экспансию жизни, без неё нельзя представить биологический (да и не только биологический) прогресс. Достаточно вспомнить о функциональной избыточности головного мозга современного человека, который, сформировавшись десятки тысяч лет назад и оставаясь с тех пор биологически неизменным, позволил человеку пройти путь от пещеры до освоения космического пространства.

Сила новой теории не только во внутренней логике и целостности. Она должна объяснять факты, особенно те, понимание которых вызывает затруднение. В заключительной главе автор приводит свой взгляд на ряд таких фактов, касающихся причин вымирания пещерного медведя, динозавров. Интересны и прогнозы автора.

Нам думается, что заинтересованный читатель найдёт в книге С.В. Пучковского не только то, с чем он согласен, но и то, что представится ему спорным, с чем он не сможет согласиться. Кто-то найдёт недостаточно обоснованными некоторые из вводимых автором понятий. Кому-то покажутся слишком смелыми заимствования из недарвиновских теорий. Кто-то посчитает, что в вопросах направленности эволюции, биологического прогресса и его долгосрочного

прогнозирования можно было пойти дальше, чем это сделал автор. И так далее, и так далее,

И в этом мы видим ещё одно положительное значение книги. Автор не навязывает читателю своих выводов, а скорее приглашает его к размышлению, к дискуссии. Нам думается, что та сложная проблема, которой посвящена книга, от этого только выигрывает. Что же касается самой книги, то содержащаяся в ней единая, опирающаяся на современные представления и обобщающая большое количество точек зрения концепция эволюционного процесса является хорошей основой для такой дискуссии. Хочется сделать прогноз, что дискуссия, если она состоится, не только не «элиминирует» концепцию С.В. Пучковского, а будет способствовать её дальнейшему развитию.

Л. К. Лайзан,
доцент,
кандидат биологических наук

У природы было достаточно и времени
и пространства — и вот итог её трудов.
А. Франс. Аметистовый перстень

ВВЕДЕНИЕ

Целостной теории эволюции живой материи не существует. Имеется множество учений, гипотез, концепций, принципов и других теоретических построений, которые объясняют какие-либо фрагменты живой материи — их строение, функции и эволюцию. Уже проделанный в науке синтез, результатами которого явилось создание эволюционной концепции Ч. Дарвина, СТЭ — лишь часть того синтеза эволюционных идей, который необходим для формирования эволюционной теории.

Задача по созданию общей теории биологической эволюции трудна: безбрежен океан человеческого незнания, а путеводная звезда, что может привести к желанным берегам — которая из многих? Огромно и море уже имеющихся знаний — это колоссальное изобилие биологических фактов и описаний, различных обобщений, законов и правил. А сколько в этой массе знаний противоречивых направлений, противоборствующих концепций, «единственно правильных» учений и поспешно сформулированных «теорий»! Нередко противостояние и борьба различных концепций гипертрофированы и неестественно раздуты, что порождает взаимное непонимание и непримиримость, даже вражду. Культивируется ложная и недобрая идея о несовместимости различных эволюционных концепций. Вместо конструктивного сотрудничества в поисках истины много сил нередко уходит на бесплодную борьбу идеологий.

Я принимаю как постулат, что каждая научная версия, гипотеза, концепция вносит определённый вклад в понимание научной картины мира. Обычно это бывают теоретические построения, пригодные для понимания фрагмента окружающей действительности. Но все вместе обобщения биологов-эволюционистов представляют собой ценнейший фонд идей,

который, будучи дополненным новыми идеями, ляжет в основу единой, целостной теории эволюции живых систем. Синтез идей уже проводили Ж.Б. Ламарк, Ч. Дарвин, Л.С. Берг, И.И. Шмальгаузен, теперь поле деятельности значительно расширилось.

Мною предпринимается попытка продолжить синтетическую тенденцию в науке об эволюции — соединить в единое целое уже вполне добротно построенные фрагменты эволюционной теории, взаимно подогнав их до соответствия друг другу и дополнив, когда это мне по силам, недостающими идеями и объяснениями. В такой конструкции легче увидеть перспективу и представить ожидаемый результат, в ней чётко обозначается внутренняя логика, которая подсказывает, что в этой конструкции является ненужным излишеством и чего остро не хватает. В ходе выполнения такой конструкторской работы неизбежны просчёты или обозначившаяся неполнота знаний — моих или науки в целом. Исторические справки не могут быть сколько-нибудь полными, да и описания концепций вынужденно даются мной довольно конспективно. Ссылки на первоисточники осуществить во многих случаях было бы очень трудно, поэтому я не всегда следовал данному хорошему правилу. Зато эволюционная конструкция, наращивая системную целостность, неизбежно обретает новые качества и новую объяснительную силу.

В тексте книги я старался достаточно чётко определить свою позицию по обсуждаемым проблемам, разделив мнение других авторов или предложив собственное объяснение. Если оно ошибочно, то ответственность за ошибку лежит только на мне. Если читатель обнаружит возможность улучшить текст этой книги или усовершенствовать мои знания, я буду очень благодарен.

За время, прошедшее после выхода первого издания монографии (1994 г.), прошло немало событий. Теперь уже во многих публикациях отечественные авторы более лояльно оценивают «недарвиновские» эволюционные концепции и не столь ревностно отстаивают дарвинизм и СТЭ. Впрочем, разброс мнений и оценок велик и в этой «свежей» тенденции, а

в отношении к учению Ч. Дарвина некоторые учёные опустились до несправедливой, нередко неквалифицированной и разнузданной критики. Недавний двойной юбилей Дарвина выявил в зарубежном мире огромное уважение, признание величайших заслуг гениального учёного, причём в этих чувствах и оценках едины и учёные, и иерархи католической церкви. К сожалению, на таком фоне учёные, общественность, СМИ и Россия в целом проявили иное отношение, в котором было (и есть) много равнодушия, а также неуважения и незаслуженно негативных оценок.

Помимо потока новых публикаций на темы биологической эволюции, часть которых мною использовалась, множество новых форм (сайты, порталы, блоги и т. д.), используемых, чтобы поделиться с населением Земли новыми фактами, эволюционными концепциями и интерпретациями (новыми и не очень новыми), нарождается в Интернете. К сожалению, владение новыми информационными технологиями очень часто сопряжено с поверхностным знанием эволюционной биологии или даже полным невежеством авторов, имя которых не всегда можно установить. Поэтому я использовал Интернет для справок, но воздерживался от использования его ресурсов с интерпретациями обсуждаемых в тексте монографии тем.

Текст монографии не так уж мал, но у читателя есть возможность использовать довольно подробное оглавление и указатель терминов. Кроме того, каждую главу венчает резюме, в котором в сжатой форме излагаются основные положения соответствующей главы.

На разных этапах работы по выработке своей концепции и её воплощения в виде рукописи книги я получал ценные справки или рекомендации, обсуждал разнообразные вопросы теоретического и практического свойства с А.А. Афониным, С.Е. Беликовым, Г.Д. Дыминой, И.Е. Егоровым, А.Г. Илларионовым, Н.Г. Ильминских, В.М. Колодкиным, А.Г. Куприяновым, А.В. Лётчиковым, Л.К. Лайзаном, В.Ф. Левченко, В.М. Марковым, Н.М. Окуловой, Е.Н. Пановым, Р.С. Пучковским, Л.С. Степаняном, В.В. Туганаевым, Н.М. Черновой и другими коллегами.

Мне известны две рецензии на первое издание монографии: Ю.А. Злобина и А.Г. Юсуфова, чьи компетентные и доброжелательные мнения мною также учтены. Слова поддержки в ответ на выход книги высказал А.В. Яблоков. Нередко дискуссии в студенческой аудитории побуждали меня искать новые объяснения или более убедительные аргументы. Большую помощь в работе над рукописью мне оказали М.С. Буйновская, Л.М. Клименко, И.Л. Присмотрова, Т.А. Пучковская, Л.Ф. Тюкина, Т.П. Хамитова.

Всем, кто мудрым и добрым словом, удачно заданным вопросом, высказанным сомнением или несогласием, практическим вкладом в работу содействовал созданию монографии, я выражаю сердечную благодарность.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АТО — адаптивная точка отбора
БЗС — борьба за существование
МДГ — мобильные диспергированные гены
НЭО — неадаптивный элемент организации биосистем
ПФ — программа филогенеза
СМИ — средства массовой информации
СТЭ — синтетическая теория эволюции
ТБЭ — теория биологической эволюции
ЭПВ — эволюционное пространство-время

Глава 1. ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ КАК СИСТЕМА

1.1. Состояние биосферы

Тревога за состояние природы, которую всё больнее ранит и сильнее разрушает человечество, широко проникает в научную и популярную литературу, СМИ, формирует настроения и мировоззрения людей, всё сильнее влияет на экономику, политику и межгосударственные отношения. За примерами вымирания видов, загрязнения среды и экологических катастроф, не знающих границ между государствами и континентами, учёные видят перспективы далеко идущих изменений в биосфере, всё более опасных для её биосистем и, конечно, для самих людей. Среди учёных крепнет идея о надвигающемся финале биологической эволюции на Земле (Козо-Полянский, 1922; Сулей, Уилкокс, 1983: Гржимек, 1988 и др.). Скорость вымирания видов быстро нарастает и, согласно оценкам, в последние десятилетия становится катастрофической (Эрлих, 1983; Яблоков, Остроумов, 1985). Охрана природы стала проблемой всего мирового сообщества (Красилов, 1992).

Пугающие изменения в экосистемах биосферы (Дорст, 1968; Ленькова, 1971; Коммонер, 1974; Михеев и др., 1987; Ньюмен, 1989; Марфенин, 2007 и др.) плохо соответствуют прекрасной идее ноосферы и ноогенеза (Тейяр де Шарден, 1965; Вернадский, 1989). Эти признаки скорее можно квалифицировать как уже начавшийся и набирающий силу процесс биосферной катастрофы, которая убавляет имеющееся и ещё полностью не изученное биологическое разнообразие, разрушает биосистемы разных уровней организации. Прогрессирующие признаки развивающейся патологии узнаются во всех оболочках Земли, насыщенных жизнью. Как будет развиваться далее сценарий глобальной катастрофы, каким будет её финал и какое место в нём будет занимать человечество? Этого, кроме писателей-фантастов, пока никто не знает. Зато всё глубже мы осознаем свою зависимость от благополучия биосферы.

Может быть, стоит, как и в прежние времена, подождать развития событий, а когда всё закончится и утихнет, учёные

мужи, с достоинством и должным вниманием наблюдавшие события, найдут всему новому названия, навсегда исчезнувшему — объяснения и в своё время опишут всё в своих неторопливо и обстоятельно выполненных трудах? Не лишним будет вспомнить, что в результате прежних глобальных катастроф на Земле вымирали наиболее процветавшие таксоны организмов, игравшие роль «начальников» или «хозяев» в экосистемах прошлых геологических периодов и эпох: такими были пермские амфибии, мезозойские аммониты, меловые динозавры, эоценовые млекопитающие, многие из которых являлись гигантами суши и моря. Сейчас на Земле хозяйничает человек. И есть признаки надвигающейся катастрофы. Кто будет читать отчёт об очередной глобальной катастрофе?

Если человек в силах разрушать, то, быть может, он способен проявить такую же мощь в созидании и исправить поломки в биосфере? Допустим. Однако созидательная деятельность должна направляться разумом, а разум должен руководствоваться теорией. Как же обстоит дело с теорией эволюции живых систем?

1.2. Состояние науки о биологической эволюции

Стало привычным вести отсчёт времени развития эволюционных идей с трудов Ж.Б. Ламарка, а с именем Ч. Дарвина связывать начало бытия теории биологической эволюции (Сковрон, 1965; Завадский, 1973; Грант, 1980; 1991; Воронцов, 1999). С тех пор утекло много воды и несколько обескураживающе звучат выводы некоторых современных эволюционистов, утверждающих, что на сегодня теории эволюции живых систем не существует (Крисаченко, 1990; Apáthy, 1990; Goldsmith, 1990a,b; Лима-де-Фариа, 1991; Мейен, 1991; Пучковский, 1994; 2004). Почти два века (после Ламарка) или полтора (после Дарвина) кропотливых трудов многих ученых имеют столь неожиданный результат: то, что было привычным называть теорией эволюции, перестало быть таковым!

Но парадокс здесь кажущийся, ибо идейного единства в рядах эволюционистов не было никогда. Давно зародились и, как правило, вполне сформировались многочисленные самостоятельные концепции, которые своеобразно объясняют

эволюцию живых систем разных уровней организации, разнообразие этих концепций обнаруживается в ряде публикаций (Майр, 1968; Завадский, 1973; Любищев, 1975; 1982; Давиташвили, 1977; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Татаринов, 1987; Грант, 1991; Пучковский, 1994; 2009; Воронцов, 1999; Чернов, 2008 и др.).

Совокупность общебиологических знаний и эволюционных идей нарастала, приобретала сложность и противоречивость, в ней вполне естественно возникла тенденция к собственной эволюции. Авторы разнообразных гипотез, учений и концепций подходили к оценке эволюционных событий прежде всего с позиций собственных профессиональных интересов и возможностей. Поэтому в процессе биологической эволюции каждый исследователь видел свои, понятные ему стороны, которые отнюдь не казались и не кажутся сейчас столь уж очевидными специалистам в других областях биологического знания. Понимание эволюции было, естественно, различным для биогеографа, систематика, палеонтолога, микробиолога, философа и проч.

Например, идеи направленности эволюции всегда находили наиболее питательную почву в палеонтологии (9.3), а концепция нейтральной эволюции (Кимура, 1985) не могла дать ростков среди окаменелостей, но пышно расцветает в молекулярной биологии. Различное понимание эволюции в каждой конкретной сфере знаний на определённом этапе познания вполне естественно. Когда же автор пытается сделать своё объяснение универсальным, то далеко не все эти попытки оказываются удачными и, тем более, не всегда находят сочувствие у коллег с другими научными интересами. В мировом сообществе эволюционистов была и продолжает быть та же проблема, что помешала, согласно Библии, жителям Древнего Вавилона построить башню до самых небес: это проблема взаимопонимания.

Научные противоречия, как правило, достаточно естественны и со временем находят понимание и универсальное объяснение, однако во многом они утрировались и представлялись в гипертрофированном виде, нередко им придавали идеологический и политический смысл, иногда —

зловещий для оппонента (Ильин, 1967; Вейк, 1990; Грэхэм, 1991; Резник, 1992; Александров, 1992; Любищев, 2006). Эти явления нашли отражение в излишнем накале научных дискуссий, в идеологизированных штампах (типа: «антидарвинизм», «идеализм», «эклектизм») и искусственном противопоставлении эволюционных концепций. Например, для стиля научного общения К.А. Тимирязева были характерны «задорливость характера и хлёсткая фельетонность полемических выступлений» (Житков, 1993, с. 7). По выражению В.Л. Комарова (Тимирязев, 1949, с. 14), «как стальным молотком вбивает в память читателя свои аргументы Климент Аркадьевич, и читатель навсегда усваивает учение Дарвина...».

В эволюционной биологии и сейчас господствует атмосфера диспута, а не диалога (Красилов, 1986; Мейен, 1991; Родин, 1991; Колчинский, 1910а). Высказываниями о «единственно правильной теории Дарвина» (Шмальгаузен, 1969; Борзенков, 1987) или прямо противоположными, но столь же категоричными утверждениями (Лима-де-Фариа, 1990; Goldsmith, 1990a; 1996; Wynne-Edwards, 1991; Чайковский, 2007а; 2007б) насыщена научная и учебная литература на темы об эволюции. Нагнетается атмосфера «жестокого соревнования» между эволюционными концепциями (Завадский, Колчинский, 1977), в которой теряется или полностью отсутствует конструктивный элемент (Теория номогенеза, 1928; Ильин, 1967; Миклин, 1984; Колчинский, 2002).

Достаточно яркой иллюстрацией могут послужить слова Я.М. Галла и Э.И. Колчинского: «Устранение номогенетических, механо-ламаркистских и псевдодарвиновских концепций, имевших сторонников в СССР, лежало в русле главных задач эволюционно-биологических исследований» (Галл, Колчинский, 1983, с. 72). При таком понимании «главных задач» на собственно научную деятельность сил и времени оставалось, видимо, немного. Парадоксально, но позже Э.И. Колчинский (2010б, с. 556), описывая печатный труд, изданный в 2009 г. в США («Мир Дарвина»), с сожалением отмечает, что в нём «очень слабо отражён вклад российских биологов в развитие эволюционной

теории». Как будто бы не Колчинский 26 лет назад писал о своеобразном понимании советскими эволюционистами «главных задач».

В последние 15-20 лет заметная смена критических приоритетов происходит в России, где научное инакомыслие перестало быть рискованным делом, как это было в СССР, и несогласие с СТЭ несколько участилось (Мейен, 1991; Пучковский, 1994; Гродницкий, 1999; Татаринов, 2001), а критика дарвинизма стала обычной (Колчинский, 2010а, б).

Существует другая специфическая черта знаний о биологической эволюции: терминологическая незащищённость. Сравним положение в математике и физике, во многих разделах которых наличие специфических понятий и даже особого языка (термины, символы, формулы и др.) затрудняет вторжение неспециалистов. В науке о биологической эволюции два века вольготно чувствуют себя специалисты в чём угодно, ибо основные понятия (борьба за существование, катастрофы, естественный отбор, изменчивость и проч.) общедоступны и кажутся понятными для всех. Вследствие этого наука об эволюции страдает от обилия дилетантских версий и толкований, где почти полностью отсутствует грань между научным термином и словом (выражением) вполне бытового назначения (6.3, 7.2). Происходит размывание первоначального смысла понятия и превращение последнего в расхожий предмет для общего употребления.

Кроме того, биологической терминологии свойственна высокая степень метафоричности (Долин, 1988; Gray, 1988; Paton, 1992; Ичас, 1994), что увеличивает неопределённость текстов эволюционного содержания и способствует их разночтениям. Оппонент обнаруживает в дарвиновских концепциях догматизм и неудачную терминологию (Любищев, 1973; Henle, 1991). Далеко ходить за примерами не нужно: нередко эволюционисты в текстах пишут «мутационизм и гибридогенез» (Микулинский, Полянский, 1983, с. 61), хотя первый из терминов определяет эволюционную концепцию, а второй — эволюционный процесс на основе гибридизации. К.М. Завадский (1973, с. 348) пишет о «номогенезе и его критике», хотя критиковать можно только номогенетизм. Подобное

смешение понятий разных категорий (природный процесс и знания о нём) встречается в научной (Попов, 2005) и учебной литературе (Северцов, 1987).

За последние два десятка лет уровень терминологической строгости в эволюционной биологии не стал выше, чем прежде, более того, отмечается снижение уровня общебиологической эрудированности современных учёных и авторитета биологов-эволюционистов (Воронцов, 1999; Пучковский, 2004). Авторы объёмистого толкового словаря (Глазко, Глазко, 2008, т. 1, с. 64) в статье «Антидарвинизм» перечисляют концепции: «неоламаркизм, батмогенез, ортогенез, неокатастрофизм, телеогенез, нейтрализм», явно не видя терминологической разницы между эволюционной концепцией и фрагментом эволюционного процесса. «Номогенез» они определяют как «гипотезу эволюции живой природы» (там же, с. 622). Подобного уровня «справки» можно найти в словаре – справочнике (Палеонтология и палеоэкология, 1995).

Отношение биологов к строгим определениям различно: есть сторонники дефинитивности научных публикаций (Миркин, 2003), есть сомневающиеся в полезности биологических определений (Беэр, 1996). Подавляющее большинство не замечает такой проблемы, воспроизводя традиционно используемые определения. Процитирую Л.Н. Гумилёва: «Волей-неволей историк изучает не предмет, а слова, уже потерявшие смысл, в то время как реальные предметы от него ускользают» (2003, с. 21). Сказано про историков, но справедливо для учёных любых направлений. В научных текстах определения (по возможности строгие и элементарные) необходимы, иначе в теоретические построения вносится дополнительная неопределённость. Правилу дефинитивности (Мельников, 1991; Пучковский, 2012) я следую в монографии.

Огромны и вполне объективны трудности эволюционной науки: можно ли дать объяснение строению, функционированию и эволюции той громадной и сложной системы, что представляет собой биосфера, если предполагаемое количество ещё неоткрытых видов из числа ныне существующих (Сулей, Уилкокс, 1983; Пучковский, 1998; Шварц, 2004; Алёщенко, Букварёва, 2010 и др.) превосходит

таковое уже описанных? Неудивительно также, что каждая эволюционная концепция объясняет лишь некоторую часть биологических эволюционных явлений. К примеру, как ни высок уровень знаний об эволюции популяций, соответствующая концепция не может объяснить эволюцию экосистем, качества которых принципиально отличны от таковых популяций.

Налицо огромность и колоссальная сложность предмета изучения биологов. Огромен и пласт знаний, накопленных наукой, обильны частные обобщения, немало идей весьма универсального свойства. Всё более актуальной становится проблема обобщения сделанных ранее обобщений, т. е. формулирования всё более универсальных выводов. Вспомним в этой связи о неодобрительном отношении к теоретизированию Т.Г. Моргана (1936), талантливого экспериментатора. В отношении определённых задач, стоявших в то время перед генетикой, Морган был прав.

В наши дни ситуация иная: накопившийся запас знаний о биологических фактах, частных обобщениях стал таким громоздким, что возникла необходимость привести его в новое системное качество: более универсальных объяснений. По этой причине возникла теоретическая биология (Bertalanffy, 1933, с. 37), повышается роль теоретических исследований. Учёные создают и анализируют математические и имитационные модели эволюционно-экологических ситуаций (Левченко, 1993; Hudson et al., 2002; Killingback et al., 2002; Меншуткин, 2003). Впрочем, «надёжной математической модели биологической эволюции пока не создано» (Меншуткин, 2003, с. 328). Пока мы всё ещё находимся «на пути к теоретической биологии» (Астауров, 1970). Утверждение А.С. Северцова (1987, с. 7) о том, что «теория эволюции — одна из наиболее разработанных и стройных общебиологических теорий», далеко не соответствует сегодняшней научной действительности (Пучковский, 1994; 2009; Воронцов, 1999).

1.3. Грядущий синтез

Ряд авторов-эволюционистов признают перспективность и актуальную необходимость синтеза эволюционных концепций, несмотря на кажущуюся их несовместимость. По мнению этих

авторов, на основе такого синтеза может быть сформирована общая теория эволюции живой материи (Ботнариус, 1970; Филипченко, 1977; Тахтаджян, 1983; Яблоков, Юсуфов, 1989; Воробьёва, 1990; Крисаченко, 1990; Родин, 1991 и др.). Однако В.И. Назарову (1991) такая перспектива не кажется слишком близкой. Некоторые учёные убеждены в невозможности синтеза дарвиновских концепций с финалистическими учениями, имея в виду прежде всего их мировоззренческую несовместимость (Миклин, 1984; Борзенков, 1987; Северцов, 1987; Полянский, 1988; Колчинский, 2002). Эти авторы непримиримо настроены к финализму и номогенетизму. Другие столь же непримиримы и не склонны к компромиссу с дарвиновскими концепциями (Goldsmith, 1990a; 1990b; Лима-де-Фариа, 1991; Чайковский, 2007а; 2007б). Э. Голдсмит считает, что неодарвинизм несовместим с концепцией эволюции биосферы (концепция Геи) Дж.Э. Лавлока. С моей точки зрения, столь же субъективна позиция Г.П. Христозкова (1990), который понимает сальтационизм (цитируемый автор включает сюда пунктуализм, катастрофизм и концепцию бокового переноса) как альтернативу эволюционной теории, понимая под последней только СТЭ.

Теоретические построения наиболее крупных эволюционистов, как правило, были синтетическими. В большей мере синтетичность теоретических объяснений была характерна для авторов XIX века (Ж.Б. Ламарка, Ч. Дарвина, А. Уоллеса, Г. Спенсера), однако этим же свойством в определённой степени обладали труды Л.С. Берга, В.И. Вернадского, И.И. Шмальгаузена, А.А. Любищева. В XX веке, при большей дифференциации наук, синтез знаний чаще совершался уже не учёными-одиночками, а совместными усилиями многих исследователей. Такова история «современного синтеза» (Huxley, 1974), давшего СТЭ. Однако попытки объяснить эволюцию биосистем всех уровней на основе СТЭ, ядром которой является теория эволюции популяций (Завадский, 1975; Дубинин, 1987; Воронцов, 1999), оказываются несостоятельными (Любищев, 1973; 1975; Тахтаджян, 1983; Депенчук, Крисаченко, 1987; Apáthy, 1990a; Goldsmith, 1990a; 1990b; Стегний, 2010). СТЭ пока не «усвоила»

идеи многоуровневой эволюции (Лойт, 1980; Голубец, 1984; Haller, 1988; Пучковский, 1990; 1994; 2006; Goldsmith, 1990b).

Сравнительно молодая наука синергетика (Хакен, 1980; 1985; Лоскутов, Михайлов, 1990) быстро прогрессирует, включая в свою сферу проблемы самоорганизации и эволюции сложных систем любой природы (Баблоянц, 1990; Kauffman, 1995; Мелик-Гайказян и др., 2001). Синергетика во многом пересекается с биологическими эволюционными концепциями. Попытки синтеза эволюционной биологии и синергетики в научной литературе уже представлены (Хакен, 1993; Князева, Курдюмов, 2007). Впрочем, Е.Н. Князева и С.П. Курдюмов (2007) построили свой текст в основном по принципу «мечтая и проектируя будущее» (с. 10), а также в ущерб фактологии и аргументированности. В трудах подобной направленности (Мелик-Гайказян и др., 2001; Гринченко, 2007) даёт себя знать дефицит биологической эрудиции. Нестыковки синергетики и эволюционной биологии ещё предстоит преодолеть.

Тенденция к синтезу в науке об эволюции биосистем будет продолжаться; на мой взгляд, даже самая еретическая и, казалось бы, одиозная научная версия может оказаться весьма полезным звеном в будущей теории биологической эволюции.

1.4. Какой может быть теория биологической эволюции

1.4.1. Предмет, методы, цель

Наука о биологической эволюции должна иметь название. Долгое время таковым для многих было слово «дарвинизм». Однако были и есть недарвиновские концепции, была и есть необходимость в общем названии. Удобным мне представляется термин «эволюционика», предложенный Ю. А. Урманцевым для обозначения теории эволюции любых систем. Возможно, будет найдено название для обозначения эволюции живых систем. Пока этого не произошло, я буду пользоваться имеющимся общим понятием «**эволюционная биология**».

По вопросу о предмете теории биологической эволюции также есть объективная возможность для дискуссии, которой я не воспользуюсь, а предложу своё понимание такового. **Предметом эволюционной биологии являются потоки жизни**, которые будут охарактеризованы далее (2.1). Эволюционную биологию можно понимать как часть общей

биологии, предметом которой является эволюционный процесс на всех уровнях биологической организации. Эволюционная биология описывает и систематизирует потоки жизни, изучает строение и действие механизма эволюции, объясняет и прогнозирует направления эволюции.

Как правило, авторы учебников по дарвинизму (теориям эволюции) называют множество разнообразных методов, необходимых для изучения эволюционного процесса. Например, А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов (1989; 2004) причисляют к таковым палеонтологические, биогеографические, генетические и многие другие методы. Эти авторы полагают (1989, с. 97), что «нет ни одного “абсолютного” или совершенного метода для изучения особенностей протекания процесса эволюции». Если учесть, что каждая самостоятельная наука имеет свой предмет изучения или специфический метод (методы), такая позиция открывает возможности для сомнений в том, является ли учение о биологической эволюции наукой. Действительно, к чему же ещё громоздить, например, дарвинизм, если эволюцию и без него вполне хорошо описывают конкретные науки: палеонтология, биогеография, молекулярная биология, генетика и многие другие?

Непризнание методического своеобразия эволюционной биологии, на мой взгляд, имеет достаточно прямую связь и с вопросами подготовки специалистов. Имеется в виду, что они вполне хорошо образуются на общих основаниях с другими биологами. Между тем в эволюционной биологии есть свой набор методов и терминов, а подготовка специалистов должна базироваться на изучении соответствующих дисциплин: теории доказательств, логики научного познания, прогностики и основ управления сложными системами, филогенетики и элементов синергетики.

А. Вейсман (1918) считал, что установить роль отбора в приспособлении организмов можно только через могущество логики; методам логического анализа придавал большое значение А.А. Любищев (1972; 1982). Е.Г. Судьина (1985) основным методом теоретической биологии назвала логический анализ. Я считаю, что для эволюционики одним из основных

методов можно с бóльшими основаниями назвать логический синтез идей (Пучковский, 1994; 1998). Э. Лекявичус (1986) использовал в своём исследовании моделирование, которое я тоже отношу к числу главных методов теоретической биологии и эволюционной биологии. К их числу полезно также отнести и прогноз, который, как и синтез идей, может быть сведён к моделированию (11.2).

Главные методы эволюционной биологии — моделирование, логический синтез идей, прогноз и управление. Логический синтез, т. е. конструирование логических объяснений эволюции на непротиворечивой основе, может иметь своим результатом словесную модель эволюционного процесса. Вообще, модели для потоков жизни могут быть разными: логическими (т. е. словесными), математическими, графическими, цифровыми и т. д. Однако любая модель должна иметь смысл, т. е. её эквивалентом должна быть словесная (вербальная) модель. В эволюционной биологии роль эксперимента ограничена. Например, в создании филогенетической модели мезозойских позвоночных возможен не эксперимент, но ретропрогноз; экспериментировать с выживанием последних особей вымирающего вида неоправданно. Зато в эволюционной биологии велика роль прогнозирования и управления потоками жизни (гл. 10 и 11).

Выделение названных основных методов эволюционной биологии не означает наложения искусственных ограничений на методологию эволюционных исследований. Описательный, сравнительный, экспериментальный, количественный и любые другие методы, включая логический анализ, могут быть полезными в эволюционике. Система знаний о живой природе и её эволюции, с одной стороны, и совокупность методов, средств и подходов - с другой в идеале должны быть столь же органично взаимосвязаны и комплементарны друг другу, как едина и целостна сама живая природа. Выделение различных наук и наиболее характерных для них методов — искусственная, но временно полезная необходимость. По мере научного познания возникает необходимость в междисциплинарных подходах и заимствовании методов из других наук.

Приведу пример, иллюстрирующий возможности логического синтеза идей. Широко известен и всё ещё активно обсуждается в научных кругах принцип актуализма Ч. Лайеля. Например, Э.И. Воробьёва и С.В. Мейен (1988) тезису актуализма «настоящее — ключ к познанию прошлого» противопоставляют тезис историзма «прошлое — ключ к познанию настоящего». А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов (1989) вполне справедливо пишут об органичном сочетании в изучении эволюционного процесса двух этих принципов, не отказываясь ни от одного из них. Однако можно пойти дальше и сформулировать ещё более универсальный принцип познания эволюционного процесса: познание прошлого и настоящего позволяет прогнозировать будущее.

Цель эволюционной биологии - создание теоретических возможностей для познания, прогнозирования и управления потоками жизни.

1.4.2. Взаимодействие с другими науками

Очевидно, что эволюционная биология получает научные факты и частные обобщения из разнообразных разделов знания: биологии, географии, геологии, экологии, химии и т. д. Такие науки, как математика и физика, значительно раньше, чем биология, встали на путь развития теоретических направлений, в них давно сложились традиции культивирования теоретических знаний, а среди физиков и математиков больше привычки к теоретизированию и уважения к теоретикам. При таком сравнении становится очевидным, что теоретическая биология развивается замедленно и с определённым запаздыванием. По оценкам физиков и математиков, биологи, как правило, весьма непоследовательны и нерешительны в теоретических построениях (Young, 1958; Аптер, 1970; Ляпунов, 1984). Недостаточное развитие биологических теорий и частных обобщений при уже имеющемся изобилии фактического материала очевидно и для самих биологов (Берг, 1922; Любищев, 1965; 1982; Тимофеев-Ресовский, 1984; Мейен, 1990; Гурвич, 1991).

При таком положении дел неудивительно, что в истории науки много раз высказывались мнения о ведущем значении в теоретической биологии математики, о сводимости всех

биологических объяснений к законам химии и физики. Естественно, что нет недостатка и в противоположных мнениях. Согласно мнению Л.В. Фесенковой (1991), редукционизм и холизм (или композиционизм) в равной мере неопровержимы, а их противоречия неизбежны. В этой связи роль теоретического исследования я вижу именно в снятии определённых противоречий процесса познания. Вместе с тем, снятие некоторых противоречий путём выработки универсальных объяснений — процесс мучительно трудный. В ряде случаев приходится выбирать не окончательно доказанное, а более правдоподобное объяснение.

В общем, признавая определённую значимость редукционистских объяснений, при возможности выбора я предпочитаю холистическую версию. Поэтому я не разделяю уверенности М.В. Волькенштейна (1984) в предназначении именно физики решить биологические проблемы, включая проблему направленности эволюции. Напротив, я вижу достаточно оснований поддержать мнение о незаменимости биолога и биологического объяснения в теоретической биологии (Майр, 1968; Руттен, 1973; Emlen, 1973; Mayr, 1988). Подобным образом, на мой взгляд, более объективную позицию занимают учёные, которые, не отрицая полезность математики, определяют её роль в теоретической биологии как вспомогательную, отдавая первое место биологическим знаниям, воображению и биологической прозорливости (Любищев, 1965; 1983; Bertalanffy, 1969; 1982; Грант, 1980; Солбриг, Солбриг, 1982; Лекявичус, 1986). Справедливо понимание математики как особого языка науки (Харвей, 1974). Очевидно, что перевод учения Л.С. Берга о номогенезе с русского языка на английский отнюдь не означает развития эволюционной теории. Поэтому биологи должны сами вырабатывать биологические теории, не уповая на теоретические возможности физиков и математиков.

Специфическими для биологии являются биологические явления, идеи, концепции и объяснения. Однако биологические объяснения всегда вынужденно обрастают идеями (а также методами, подходами, объяснениями), свойственными другим наукам: химии, физике, математике, социологии и проч.

Биологические явления и системы всегда синтетичны, в силу чего синтетичность биологических объяснений столь же очевидна. Каждая биологическая система может быть количественно изучена — и в этом смысле явиться объектом математики. Поскольку живая система может явиться физическим телом (клетка, организм, плод), постольку в ней действенны законы физики. В той же степени живые системы могут явиться объектами изучения теории множеств, химии, теории систем, лингвистики, теории информации и т. д.

Специфичность предмета биологии и биологических объяснений так же трудно объяснима, как сущность самой жизни и её эволюции. Однако своеобразие биологии и её предмета столь же несомненно, как и сама жизнь! И никто, кроме биолога, не даст биологического объяснения.

1.4.3. Теория эволюции как система

Теория систем обладает универсальными объяснительными возможностями для понимания строения, функционирования и эволюции любых систем (Богданов, 1927; 1989). Приняв эту мысль за постулат, я высказываю предположение, что теория биологической эволюции — типичный случай системы. Зародившись в форме отдельных талантливых догадок, более или менее универсальных объяснений и в разной степени обоснованных гипотез, учение об эволюции биосистем поднялось до уровня комплекса из многих взаимодействующих и конкурирующих концепций (Берг, 1922а; Завадский, 1973; Любищев, 1975; Mayr, 1988; Грант, 1991; Пучковский, 1994; 2009; Воронцов, 1999). Продолжая движение по пути собственной эволюции, этот комплекс теоретических построений приобретает всё более явную системную целостность, в нём набирают силу и будут прогрессировать черты единой эволюционной теории — теории биологической эволюции (ТБЭ).

Теория — «знак качества» науки (Харвей, 1974). Однако о полной применимости к науке об эволюции этого знака пока говорить не приходится. С одной стороны, уже эволюционная концепция Ч. Дарвина обычно определяется как теория, кроме того, названо много других научных биологических теорий разной степени универсальности. С другой стороны, единой

теории биологической эволюции не выработано (1.2). Вряд ли можно сейчас определить рубеж, после которого появятся достаточные основания для того, чтобы говорить о рождении ТБЭ.

Система знаний, которую можно именовать теорией, отвечает двум главным требованиям (критериям): на основе теории осуществим удовлетворительный прогноз состояния описываемой системы (Бунге, 1962; Мейен, 1990; 1991); справедливость теории подтверждается практикой. В учении Ч. Дарвина этим требованиям соответствует только теория искусственного отбора, причём последующие достижения селекции, практики животноводства и растениеводства не выявили противоречия принципиальным положениям этой теории.

Принципиальной чертой системы является её целостность (Эшби, 1966; Шмальгаузен, 1969; Василевич, 1983; Гумилёв, 2003). Подсистемы, составляющие теорию эволюции, должны быть комплементарными, т. е. дополняющими друг друга в выполнении общей системной функции. Подсистемы не могут быть противоречащими одна другой в такой степени, чтобы это сделало невозможным их совместное функционирование. Роль теоретика, соответственно, можно видеть в том, чтобы на непротиворечивой основе строить ТБЭ из более частных теоретических конструкций. Более общее объяснение должно быть более универсальным, но в то же время учитывающим частное своеобразие подсистемы. Например, отбор действует в процессе эволюции популяций и биоценозов (6.7), однако единицы и количественные показатели отбора будут в пределах биосистем разных уровней существенно различными.

Рассмотрим пример оценки мнений. Два историка науки подвергли критике эволюционные воззрения Г. Симпсона, высказавшись следующим образом: «было доказано, что палеонтологический материал не согласуется с ортогенетическими, номогенетическими, финалистическими, неокатастрофическими представлениями. Данные палеонтологии совместимы только с учением о естественном отборе» (Колчинский, Любомиров, 1988, с. 176). Эти фразы — пример бездоказательного утверждения, ибо не «было

доказано», т. к. подобными доказательствами наука не располагает. Данные палеонтологии не противоречат дарвинизму, но пока ничего не дали науке в доказательство реальности естественного отбора (6.10).

Именно среди палеонтологов часто возникали и продолжают находить развитие недарвиновские версии биологической эволюции, и объяснить это можно: у палеонтолога нет возможности судить о механизме эволюции, а значит и об отборе, однако есть такая благодатная возможность судить о направленности филогенеза (9.3), равной которой, пожалуй, не располагает никакая другая наука.

«Понять - значит прежде всего унифицировать» (Камю, 1989, с. 232). Отмежёвываясь от названных выше недарвиновских концепций, Э.И. Колчинский и О.Е. Любомиров (1988) проявляют мировоззрение редукционистов, призывая отказаться и от поиска возможных универсальных объяснений эволюции. Позднее Колчинский (2002) отнёсся к неокатастрофизму более положительно, но номогенетизм своим признанием не удостоил.

Для меня выбор очевиден: в пользу универсальной концепции, не противоречащей принципу отбора и концепциям ортогенеза, номогенеза, финала и катастроф в эволюции (Пучковский, 2009). Каждая из научных эволюционных концепций может быть адаптирована до внутрисистемного соответствия другим концепциям и быть полезной в системе ТБЭ.

В природных биосистемах налицо значительная избыточность (гл. 5). Избыточные подсистемы нередко оказываются конкурентами, т. е. определённое противоречие между ними естественно, неизбежно и полезно для последующего развития. В этой связи затрону практику «отбрасывания» устаревших идей, которая свойственна биологии (Красилов, 1986) и которую можно определить как порочную. Гипотеза, которая сегодня кажется устаревшей или неубедительной, завтра может оказаться просто незаменимой (Красилов, 1997). Я не разделяю неудовольствия С.Н. Родина (1991) по поводу обилия «всевозможных скороспелых теоретических спекуляций», гипотез и парадоксов. В

развивающейся системе должен быть избыток объяснений, ибо только на его основе возможен выбор лучших идей. Например, о биологической роли избыточной ДНК высказано не менее 15 гипотез (Акифьев, 2004).

Мысли, высказанные учёными в разное время (и не всегда востребованные современниками), представляют собой тот самый хаос или информационный шум, из которого может родиться новая упорядоченность (Пригожин, 1980; 1985; Эткинс, 1987), появляются ростки новых идей (Красилов, 1997).

Г.А. Заварзии (1990, с. 119) пишет: «Для меня всегда остаётся вопросом, что продвигает знание более — ошибочная гипотеза, которая может быть обоснованно отвергнута, или же неопровержимое отсутствие обобщения». В данной альтернативе я предпочитаю гипотезу. Напомню, что легендарная Атлантида возбудила интерес человечества к знанию и уже в немалой степени способствовала приумножению результатов геологии, океанографии, истории и проч. (Кукал, 1989). **В эволюционной биологии роль теоретика — создание конкурентоспособных объяснений для рынка эволюционных идей.**

Выше я упомянул терминологическую незащищённость науки о биологической эволюции (1.2). Тем не менее, теоретическая система должна быть открытой, однако открытой избирательно: для новых подходов, разнообразных методов, новых биологических и иных научных фактов, научных гипотез и концепций. Избирательность должна осуществляться, конечно, не на почве личных симпатий или идеологических расхождений. Здесь полезен принцип комплементарности, хорошо известный как принцип внутренней непротиворечивости (Любищев, 1982; Поппер, 1983). Каждый новый фрагмент развивающейся эволюционной теории должен быть увязан с другими её подсистемами.

Обращусь к метафоре, в соответствии с которой биолог-теоретик является строителем, а ТБЭ — строящимся домом. Строителю не придёт в голову тратить десятки лет жизни на обоснование фундаментальнейших идейных разногласий между учением о возведении стен и доктриной научного формирования потолочных перекрытий, об острых и, конечно

же, непримиримых противоречиях между бревном и топором, об историческом противостоянии (с античных времён!) фундамента и крыши. Если строитель в здравом уме, он не будет направлять усилия целых поколений на философское обоснование и поиски всё новых доказательств единственно правильного способа установки краеугольного камня. Я считаю, что здравомыслие обыкновенного строителя — достойный образец для подражания.

В биологии, видимо, нет предмета, о котором уже не было бы мнения, а чаще — многих мнений. Поэтому работа теоретика в принципе проста: из нескольких мнений об объекте выбрать лучшее, а если нет подходящего — предложить своё. Частные идеи, подобно кирпичам в стенной кладке, должны успешно дополнять друг друга в соответствии с внутренней логикой системы, которая со временем будет проявлять себя всё более определённо. Поскольку для многих ситуаций биологической эволюции уже предложены объяснения (концепции, гипотезы и т. д.), их нужно, по мере возможности, использовать все: в науке нет (или почти нет) идей, которые не объясняли бы вполне удачно какой-либо группы явлений. Со временем почти любая научная идея окажется полезной в здании ТБЭ: она может предстать кирпичом, балкой или цементирующим началом, гвоздиком или, на худой конец, строительными лесами.

1.5. Перспективы

«Между законами мышления и познания, с одной стороны, и строем природы — с другой, есть некая предустановленная гармония» (Берг, 1977, с. 71). Определённое сходство в развитии познания и биологической эволюции отметил А.К. Скворцов (1992). Основания для этого можно видеть в теории систем (Богданов, 1989), а также в концепциях единого вселенского процесса эволюции, включающего преобразование биосферы и эволюцию разума (Тейяр де Шарден, 1965; Вернадский, 1988; 1989; Моисеев, Поспелов, 1990). Создание столь универсальной теории, видимо, — ещё более отдалённая перспектива, чем формирование ТБЭ. Однако сама идея единого процесса эволюции Вселенной, где возникают новые формы организации, которые взаимодействуют в дальнейшей

эволюции (Гринченко, 2007), вряд ли будет «отброшена».

Эволюция идёт и разворачивает всё новые формы организации в соответствии с собственной логикой, которую я обозначаю как программу филогенеза (10.4). Логика человеческого познания развивается своим путём, но её результат не может быть иным, чем отражением логики эволюции. Поэтому критерием истинности теоретических построений в русле ТБЭ я считаю их соответствие логике эволюции. Практически это должно означать, что эволюционный прогноз (11.2) будет, в пределах возможностей, достаточно обоснованным и покажет удовлетворительное совпадение с состоянием прогнозируемых биосистем. Однако ещё до наступления будущих состояний сравнение логики эволюции и логики эволюционной теории может явиться предметом внимательного рассмотрения ученых. И в этой работе окажутся полезными различные критерии научности и достоверности теоретических построений (Любищев, 1982; Поппер, 1983; Судьина, 1985; Ньюэлл, 1986; Ичас, 1994; Пучковский, 1998 и др.).

Очевидно, что выработка теории биологической эволюции не может более пониматься как предмет умственных упражнений для лиц особо любознательных, далёких от реальной жизни и не обременённых более достойными занятиями. Единственная известная нам естественная биосфера, а вместе с ней — и Человек разумный, находятся в опасности. Разрушительной стихии антропогенной катастрофы можно противопоставить только одно: формирование ТБЭ и на её основе разумное управление развитием биосферы и её подсистем, подлинный ноогенез.

1.6. Резюме

В биосфере нарастают признаки надвигающейся глобальной экологической катастрофы, причиной которой является деятельность человека. Перспектива катастрофы грозит благополучию биосистем, биосферы в целом и самому человеку. Выход только один: выработка теории биологической эволюции (ТБЭ) и на её основе — разумное управление эволюцией биосферы и её подсистем.

Одна из важнейших проблем эволюционной биологии —

проблема взаимопонимания, на основе которого окажется возможным продолжение синтеза эволюционных концепций, преодоление их кажущейся несовместимости и формирование ТБЭ. Предметом эволюционной биологии понимаются потоки жизни. Главными методами эволюционики признаются моделирование, логический синтез идей, прогноз и управление потоками жизни. Познание прошлого и настоящего позволяет прогнозировать будущее. Цель эволюционной биологии — создание теоретических возможностей для познания, прогнозирования и управления потоками жизни. В создании ТБЭ роль биологов-теоретиков и биологических объяснений незаменимы. ТБЭ должна обладать всеми качествами системы, в том числе целостностью и избыточностью идей. Критерием истинности теоретических построений в русле ТБЭ является их соответствие логике эволюции.

Глава 2. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ЕЁ СОСТАВЛЯЮЩИЕ

2.1. Эволюция — потоки жизни

В настоящее время нет количественного недостатка в определениях биологической эволюции (Берг, 1922а; Северцов, 1949; Кастлер, 1967; Шредингер, 1972; Dobzhansky et al., 1977; Майр, 1981; Айала, 1986 и др.), наиболее существенными чертами которой обычно называют исторический характер, необратимость изменений, направленность. Способность к самоорганизации, которая признаётся за живыми системами от макромолекул до биосферы (Вернадский, 1967; Эйген, Шустер, 1982; Арманд, 1988; Ньюмен, 1989), я тоже отношу к проявлению направленности.

Каждое из приводимых в литературе объяснений сущности биологической эволюции имеет свои достоинства, но дать безукоризненно строгое определение пока ещё, видимо, невозможно (Солбриг, Солбриг, 1982). Выделю мнение А.П. Мозелова (Ефимов и др., 1985, с. 311): «Эволюция — это существования биосистем: вне эволюции живое не существует и существовать не может». Близкое понимание эволюции представляется мне полезным и достаточным в предлагаемой вниманию читателя книге: **биологическая эволюция есть потоки жизни в эволюционном пространстве-времени.**

Это определение эволюции соответствует представлению П. Тейяра де Шардена (1965) об эволюции бытия как форме движения. Возможно, для современного биолога, вооружённого знанием высшей математики, теории систем, синергетики, молекулярной биологии и т. п., оно покажется анахронизмом. Однако такое понимание биологической эволюции даёт определённую основу и достаточную свободу для последующих рассуждений в пределах авторской концепции.

Подчеркну, что, согласно предложенному определению, существенных признаков в биологической эволюции только два: непрерывность потока жизни во времени и его ограниченность эволюционным пространством-временем (ЭПВ). Выживанию биосистем соответствует продолжение потока жизни во времени, эволюции биосистем — более или

менее сложная конфигурация потока жизни в эволюционном пространстве, а вымиранию — прекращение потока жизни.

Потоки жизни понимаются как единое, но весьма сложное целое и приравниваются к биологической эволюции. Потоки жизни включают процессы, относимые к трём эволюционным уровням: филогенетическому (2.2), микроэволюционному (2.3) и биоквантному (3.6).

2.2. Филогенез (макроэволюция)

Видимо, раньше других, еще с 20-х годов XX-го века, деление процесса эволюции на два уровня: микрозволюции и макроэволюции — применил Ю.А. Филипченко (1978). Удобство в применении этих терминов оценили Р. Голдшмидт, Т. Добжанский и Н.В. Тимофеев-Ресовский, публикации которых (см. обзоры: Левонтин, 1978; Грант, 1980; Айала, Кайгер, 1988; Назаров, 1991; Воронцов, 1999) положили начало очень широкому применению в эволюционных концепциях, особенно в СТЭ, соответствующих понятий. Термин «мегаэволюция», предложенный Г. Симпсоном (1948) для обозначения процессов формирования таксонов от семейства и выше, широко в науке не привился и употребляется редко (Красилов, 1977; Любищев, 1977).

По мере дальнейшего развития эволюционных идей возникло мнение, что термин «макроэволюция» синонимичен филогенезу (Ригер, Михаэлис, 1967; Татаринов, 1985; Северцов, 1987). Я также считаю, что по своему содержанию и применению в теории эволюции эти два понятия совпадают в очень большой степени (Пучковский, 1984; 1990; 1994). Полагаю также, что филогенез Э. Геккеля как значительно более давнее понятие предпочтительней. Однако, учитывая широкое хождение термина «макроэволюция», я употребляю оба термина как равнозначные.

Поскольку назначение моей концепции — найти универсальные объяснения для эволюции биосистем разных уровней организации, меня уже не может удовлетворить понимание филогенеза как вереницы средних для поколения онтогенезов, введённое ещё У. Гарстангом (Шмальгаузен, 1969). Эволюция любых биосистем автономна, хотя и зависима от биосистем других уровней, в ней можно обнаружить

собственный микроэволюционный механизм (Пучковский, 1990; 1994) и собственный филогенез (2.5). В этом смысле можно говорить о филогенезе (макроэволюции) макромолекулы, клетки, индивидуума, вида, биоценоза и т. д. Понятие филогенеза несёт в себе лишь часть характеристик потока жизни (редукционистский подход!), однако они весьма существенны: непрерывность потока жизни и его ограниченность ЭПВ. **Филогенез — это модель биологической эволюции, отражающая непрерывность и направление потока жизни** (Пучковский, 1994; 2006).

Можно понимать филогенез как временну́ю последовательность биосистем «предков–потомков», из которых каждая является средней, типичной для своей генерации. Можно представить ряд более частных биосистем: органов, отдельных признаков, любых фрагментов, интересующих исследователя. Необходимо соблюдение лишь критерия непрерывности потока жизни, а целью филогенетической модели всегда был и остаётся поиск направленности эволюции. Филогенез свободен от вероятностных событий, свойственных микроэволюции, это номогенетический процесс (Берг, 1922а).

В принципе филогенез как модель определённых свойств потока жизни может быть графическим, словесным, математическим, имитационным и т. д (2.4). Возможно, наибольшую ценность представит модель филогенеза, в которой последний окажется потоком обновляющейся информации, описывающей строение и функции биосистем, типичных для каждой генерации.

В понимании филогенеза обнаруживается сравнительно меньше противоречий между учениями Ж.Б. Ламарка, Ч. Дарвина и теоретическими построениями их многочисленных последователей. На филогенетическом уровне исследования ученые вынуждены абстрагироваться от механизма эволюционного процесса. Рассмотрение факторов эволюции и их взаимодействие принято, как правило, рассматривать на другом уровне эволюционного процесса и, соответственно, на другом уровне исследования. По мере выявления направлений филогенеза возникает возможность поиска факторов, задающих

определённые векторы направленности – факторов филогенеза (гл. 7).

2.3. Микроэволюция

В биологической науке широко используется представление о микроэволюции как эволюционном процессе, ограниченном уровнем популяций (Майр, 1968; Huxley, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Dobzhansky, 1977; Грант, 1991 и др.). Для СТЭ характерен популяциоцентризм (Депенчук, Крисаченко, 1987), что существенно обедняет её объяснительные возможности. В стремлении разграничить явления макро- и микроэволюции многие эволюционисты склонны подчёркивать ограниченность последней как во времени, так и в пространстве, причём в ряде толкований микроэволюция предстаёт буквально как маленькая часть макроэволюционного процесса (Милсум, 1968; Четвериков, 1968; Levins, 1968; Тахтаджян, 1970; Паавер, 1979; Иорданский, 1988 и др.). К примеру, микро- и макроуровни в эволюции белков предложено различать по величине структурных изменений в их молекулах (Степанов, 1980). По мнению ряда авторов, микроэволюция является альтернативой макроэволюции (см. обзор: Одум, 1986).

Всё это, в свою очередь, породило новые вопросы: проблему гиатуса между микроэволюцией и макроэволюцией (Эрлих, Холм, 1966; Шмальгаузен, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1977), проблему сводимости последней к первой (Шварц, 1969; Яблоков, Познанин, 1975; Фетисенко, 1980; Bock, 1980; Грант, 1991; Красилов, 1986; Северцов, 1990; Назаров, 1991 и др.), а также проблему специфичности факторов филогенеза (7.1). По этим проблемам существуют очень разные мнения, которые, на мой взгляд, всё ещё трудно совместимы из-за недостаточной определённости самих обсуждаемых понятий. Этот вопрос будет рассмотрен далее (2.4).

В моём представлении (Пучковский, 1984; 1990; 1994) микроэволюция есть отнюдь не «маленькая» эволюция, ибо она сопутствует филогенезу всегда. Не существует потока жизни или какого-либо его этапа без микроэволюции или, в равной мере, без филогенеза. Филогенез и микроэволюция — облигатные составные части биологической эволюции (рис. 1),

«отпрепарированные» исследователем в процессе познания. Микроэволюция включает вероятностные процессы, имеющие пространственную (ареал биосистемы) и временну́ю протяжённость: одному микроэволюционному акту соответствует время существования одной генерации подсистем.

Процесс микроэволюции есть сфера действия эволюционного механизма, поэтому на данном уровне рассмотрения эволюционного процесса обнажаются острые противоречия во взглядах Ж.Б. Ламарка, Ч. Дарвина и многих других эволюционистов. **Микроэволюция – это модель, отражающая взаимодействие всех факторов, детерминирующих эволюционный процесс и объединяющихся в понятии эволюционного механизма** (Пучковский, 1994; 2006). Микроэволюция в названной трактовке есть такой уровень детализации потока жизни, где прослеживаются изменения количества и качества подсистем (составляющих биосистему, эволюция которой рассматривается), их количественного соотношения и связей между ними (Пучковский, 2006).

Микроэволюция понимается как процесс и результат действия универсального эволюционного механизма (селективной системы в сочетании с факторами микроэволюции), который привлекается для объяснения эволюции биосистем любого уровня организации — от макромолекул до биосферы (Пучковский, 1990; 1994). Я расхожусь с позицией С.М. Стенли (Stanley, 1979, цит. по: Назаров, 1991), который считает, что механизмы эволюции на микро- и макроуровнях совершенно различны. С моей точки зрения, микроэволюционный механизм действует на каждом уровне организации живой материи, он объединяет в себе универсальные факторы, работающие на всех уровнях, что не исключает частных черт своеобразия эволюции различных биосистем.

Я не вижу оснований разделять суждение В.И. Назарова (1991), который считает, что учение о микроэволюции в перспективе прекратит своё существование. Считаю

ошибочным широко распространённое мнение о невозможности непосредственного изучения макроэволюционных (филогенетических) сдвигов в сроки, соответствующие индивидуальной человеческой жизни (Яблоков, Юсуфов, 1989, с. 196). Зарубежные коллеги, изучаюшие популяции медведей Северной Америки с применением методов популяционной и молекулярной генетики, обсуждают вопросы филогеографии, потоков генов и филогенетики (Talbot & Shields, 1996; Kendall et al., 2009). Думаю, на этом пути больше возможностей решить проблему соотношения филогенеза и микроэволюции.

2.4. Эволюция, филогенез, микроэволюция: соотношение понятий

Своё понимание процесса биологической эволюции я уже определил (2.1). Холистическое толкование эволюции не означает полного отказа от редукционизма в соответствующих ситуациях, одна из которых здесь рассматривается.

Сравнительное рассмотрение понятий, обозначенных в названии (2.4), позволяет лучше представить своеобразие каждого из них. На рис. 1 ось T соответствует времени, две горизонтальные оси (Ph_1 и Ph_2) отражают численность подсистем, составляющих генерацию, к примеру, в популяции (целая система). Поначалу численность подсистем (в данном случае особей) максимально велика, однако впоследствии она снижается до момента образования следующей генерации. Каждой генерации соответствует фигура — усечённый конус. Смене одной генерации соответствует один микроэволюционный цикл, в котором взаимодействие факторов микроэволюции может оказать влияние на качество системы (4.8). Уменьшение диаметра конуса в верхней части соответствует снижению численности подсистем со временем. Отрезок эволюции, графически представленный на рис. 1, составлен тремя последовательно сменяющими друг друга генерациями.

Некоторые авторы сводят филогенез к микрофилогенезу (Ригер, Михаэлис, 1967; Тимофеев-Ресовский и др., 1977), однако здесь необходимо сделать следующее уточнение. Традиционно линия, изображающая филогенез (в том числе на

схеме видообразования по Ч. Дарвину), располагается на плоскости снизу вверх, напоминая ветвящееся дерево. Однако попытки графически представить соотношение филогенеза и микрофилогенеза мне неизвестны. Напомню, что В. Циммерман (Zimmermann, 1943, цит. по: Ригер, Михаэлис, 1967) приравнивал микрофилогенез к микроэволюции, что мне представляется неверным.

На рис. 1 филогенетическое изменение показано в форме сдвига линии филогенеза по осям горизонтальной плоскости (Ph_1 и Ph_2), т. е. под прямым углом к оси времени. Без такого уточнения невозможно решить проблему сводимости в сфере разбираемых понятий. Поэтому термину «микрофилогенез» я предпочитаю «филогенетический сдвиг» (Пучковский, 1984; 1994), т. е. горизонтальное отклонение линии филогенеза на рисунке.

Каждый микроэволюционный цикл соответствует элементарному фрагменту потока жизни. Это значит, что в рамках развиваемой концепции **процесс эволюции живых систем сводится к микроэволюционному циклу.**

Микроэволюционные изменения могут быть обнаружены в каждой генерации подсистем, составляющих биосистему; микроэволюция, понимаемая как уровень работы механизма эволюции, столь же протяжённа в пространстве и времени, как и сами потоки жизни. Микроэволюция ограничена только принадлежностью к разным потокам жизни и объёмом потока жизни.

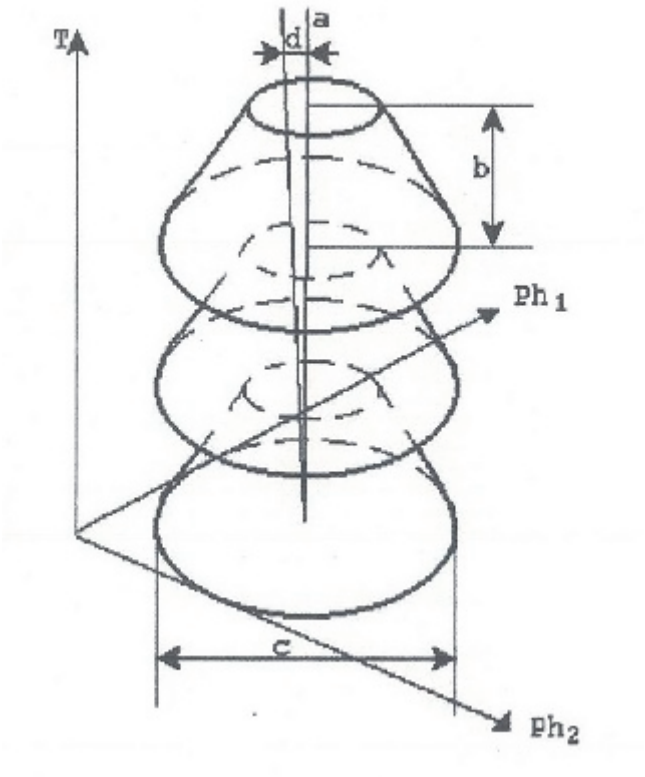

Рис. 1. Эволюция (поток жизни), филогенез и микроэволюция:
a — линия филогенеза; b — время существования генерации; c - генерация подсистем и микроэволюционный цикл; d — филогенетический сдвиг; T — ось времени; Ph_1 и Ph_2 — оси эволюционного пространства

В отличие от микроэволюции филогенез в каждый момент времени сводится только к одной средней (т. е. абстрактной) подсистеме, например, к особи, типичной для генерации или даже к её фрагменту. В этом проявляет себя редукционистский смысл понятия филогенез. Однако его протяжённость во времени такова же, как и всего потока жизни. Удобство филогенеза в том, что он свободен от механизма эволюции, а охват времени может быть огромным.

Качественное различие микроэволюции и филогенеза (макроэволюции) состоит в том, что данные гносеологические модели отражают существенные черты организации разных фрагментов целостного эволюционного процесса, на любом этапе которого всегда взаимодействуют факторы микроэволюции и

филогенеза. В этом смысле поиски, «на уровне каких таксономических единиц (видов, родов, а может быть, и более высоких) заканчиваются сугубо микроэволюционные процессы и начинаются именно макроэволюционные» (Тиходеев, 2005, с. 23), бесперспективны. Напомню читателю, что триплетный генетический код (свойство субмолекулярного уровня организации) является универсальным для всех царств живой природы. Филогенез без микроэволюции невозможен ни на каком уровне или отрезке эволюции (Пучковский, 2006).

В системе представленных мною рассуждений филогенез не может быть сведён к микроэволюции. Если учёный озабочен непрерывностью потока жизни, т. е. проблемой предков - потомков, то ему удобно рассматривать линию филогенеза, в которой каждый крупный отрезок сводится к её фрагментам. Если учёный рассуждает о направленности филогенеза (гл. 10), то ему полезней обратить внимание на отклонение линии филогенеза в эволюционном пространстве, т. е. на филогенетический сдвиг. Очевидно, что движение вдоль линии филогенеза и её сдвиг не могут быть сведены один к другому. Столь же очевидно, что к микросдвигу может быть сведён только макросдвиг вдоль осей эволюционного пространства.

2.5. Филогенез структурно-организационных уровней живой материи

2.5.1. Эволюционная биология и уровни живой материи

Как известно из истории эволюционной биологии (Морган, 1936; Сковрон, 1965; Шмальгаузен, 1969; Крисаченко, 1990; Воронцов, 1999; Юсуфов, Магомедова, 2003 и др.), принятие в качестве единицы эволюции организма со временем сменилось признанием в качестве таковой популяции. Популяционное мышление характерно для различных направлений эволюционизма, включая неодарвинизм (вейсманизм) и СТЭ. Я присоединяюсь к мнению тех авторов, которые считают, что на основе популяциоцентризма невозможно объяснить все проявления биологической эволюции, в том числе — эволюцию надвидовых биосистем, биологический прогресс, ограничены возможности прогноза эволюции (Любищев, 1975; 1982; Ивановский, 1976; Apáthy, 1990; Лима-де-Фариа, 1991 и др.). Противоположное мнение (Шмальгаузен, 1968; Dobzhansky,

1968; Levins, 1968; Меттлер, Грегг, 1972; Завадский, Колчинский, 1977; Рьюз, 1977; Майр, 1981 и др.) справедливо оценивается как редукционистское (Любищев, 1977; Депенчук, Крисаченко, 1987; Goldsmith, 1990a).

Вместе с тем в арсенале СТЭ есть значительные объяснительные потенции, реализованные пока лишь частично, и сравнительно хорошо развитый понятийный аппарат, что может явиться основой для последующего формирования концепции, которая будет лишена многих слабостей СТЭ. Надежда на грядущие успехи может оказаться ещё более реальной с включением позитивных ингредиентов, выработанных эволюционистами в русле других концепций. В частности, есть достаточные основания говорить о филогенезе любой отдельно взятой биосистемы — от генома до биоты (2.5.3). Концепция многоуровневой эволюции разрабатывается в трудах многих учёных (Лойт, 1980; Голубец, 1984; Haller, 1988; Goldsmith, 1990b; Пучковский, 1990; 1994 и др.).

Л.П. Татаринов (2001) пишет: «Эволюционные процессы идут на разных организационных уровнях: молекулярном, организменном, популяционном (микроэволюционном), видовом, макроэволюционном, экосистемном и биосферном». В развиваемой мной эволюционной концепции уровни эволюции (микроэволюция, макроэволюция = филогенез: главы 2, 4, 7) принципиально отличаются от уровней организации живой природы (Novikoff, 1945).

2.5.2. Первичные уровни организации живой материи

Хотя в проблеме происхождения жизни иа Земле наибольшее внимание обращалось на её химический аспект (Бернал, 1969; Деборин, 1970; Фокс, Дозе, 1975; Эгами, 1980 и др.), уже А.И. Опарин (1972) писал об одновременном возникновении трёх уровней организации: организменном, популяционно-видовом и биогеоценотическом. Видимо, не будет ошибкой отнести к числу уровней, возникших в ходе биогенеза почти одновременно, если иметь в виду геологический масштаб времени, следующие: макромолекулярный, организменный, популяционно-видовой, биоценотический и экосистемный (биогеоценотический). Предположение А.И. Опарина находит всё новые

подтверждения в виде фактов и объясняющих их гипотез о возникновении примитивных сообществ (Камшилов, 1974; Corliss, 1989; Заварзин, 1990; Левченко, 2010).

К числу более молодых уровней организации относят клеточный уровень и уровень многоклеточных организмов. По некоторым оценкам момент возникновения клетки отстоит от современности на 1900 млн. лет, многоклеточных организмов — на 900 млн. лет (Соколов, Барсков, 1988).

2.5.3. Филогенез биосистем в пределах уровней

В качестве завязки приведу любопытное мнение В.М. Медникова (1985, с. 468), который пишет: «С появлением консументов второго порядка эволюция земных экосистем практически закончилась». Автор этой цитаты, несомненно, прав, однако лишь частично. Если согласиться с его позицией полностью, придётся признать, что эволюция популяций тоже давно завершилась, ибо сам популяционный уровень сформировался, видимо, с происхождением всех основных типов размножения, включая половой процесс (Эрлих, Холм, 1966; Майр, 1968; 1974; Меттлер, Грегг, 1972; Яблоков, 1987; Грант, 1984; 1991). Тогда в чём же смысл формирования и развития СТЭ, в которой вся биологическая эволюция сводится к эволюции популяций? Видимо, ей пришлось бы, окажись Б.М. Медников полностью прав, превратиться в незначительный придаток палеонтологии.

По-моему, в филогенезе биосистем любого уровня, так же как и уровня организмов и онтогенезов, на рассмотрении которого в основном сложилось учение о биологическом прогрессе и его путях (Шмальгаузен, 1939; Северцов, 1949; Huxley, 1957), можно выделить свои арогенезы и аллогенезы. Возможно, для эволюциониста и таксономиста более привычно использовать понятия Б. Ренша (Rensch, 1960): анагенез и кладогенез. Этапы арогенной эволюции для всех уровней биологической организации уже давно позади, и в этом, видимо, прав Б.М. Медников. Частные эволюционные изменения продолжаются, здесь проявляет себя современный этап филогенеза. Механизм же эволюции будет рассмотрен далее (3.4).

Задача этого раздела — убедиться в том, насколько

широко применяется или может применяться понятие филогенеза по отношению к биосистемам разных уровней организации, а также в краткой форме дополнить представление о сложной структуре процесса эволюции живой материи.

Определённой автономностью в эволюции обладают биосистемы макромолекулярного уровня, а также органоиды клетки (Оно, 1973; Маргелис, 1983; Хесин, 1984; Альбертс и др., 1994). Тема происхождения и филогенеза эукариотной клетки является предметом обсуждения авторов многочисленных публикаций (Хахина, 1979; Студитский, 1981; Маргелис, 1983; Завадский, Колчинский, 1987; Мирабдуллаев, 1991 и др.). Весьма детально разработано учение о филогенезе особи и её онтогенеза (Северцов, 1949; Мирзоян, 1974; 1980; Gould, 1977 и др.), развивается учение о филогенезе поведения (Иваницкий, 1989; Панов, 1989; Крушинский, 1993).

В эволюции популяционно-видового уровня можно выделить два самостоятельных подуровня. Первый из них — это собственно филогенез популяций, т. е. формирование уровня как такового (Эрлих, Холм, 1966): возникновение разных форм размножения, где значительное место принадлежит различным вариантам полового размножения, формирование популяционных циклов с повышением роли внутренних факторов (3.7), систем скрещивания и т. д. Другой подуровень филогенеза, который, несомненно, весьма тесно связан с первым, но по своим результатам сильно от него отличается, общеизвестен. Это формирование видов и других таксонов, которые традиционно изображали в виде большей или меньшей части филогенетического дерева. Данный подуровень филогенеза нуждается в пояснениях в наименьшей степени.

Однако теперь я рискну высказать следующее предположение: возможно, что есть смысл в каждом уровне филогенеза биосистем выделить два подобных самостоятельных подуровня: первый из них, отражающий эволюционное становление биосистем данного уровня, и второй, которому будет соответствовать разнообразие биосистем данного уровня, становление и эволюционная динамика этого разнообразия. По сути дела, этот второй подуровень должен явиться филогенетической системой со своей таксономией. К первому

подуровню, например, будет относиться филогенез, отражающий становление биоценотического уровня организации материи, ко второму — формирование биоценотического разнообразия. Если второй подуровень филогенеза будет сравнительно полно соответствовать потокам жизни, то понятие о первом подуровне явится примером редукционизма в значительно большей степени. Оба подуровня филогенеза будут соответствовать одним и тем же потокам жизни, однако первый из них будет выявляться значительно труднее. Одно из проявлений названного обстоятельства – вечно молодая проблема «переходных форм», которые существовали недолго и шансы обнаружения их следов в геологических отложениях минимальны.

Можно видеть, что общепринятые уровни филогенеза не равноценны по составу биосистем. Среди них есть примеры собственно филогенеза (т. е. становления) уровня организации: таковы филогенез клетки, индивидуума. Есть пример филогенеза, которому соответствует диверсификация биосистем в пределах одного уровня организации - это формирование популяций различного таксономического положения. Каждому уровню организации живой материи из числа названных далее соответствует свой подуровень филогенетического становления организации (вирусной, прокариотной и клеточной) и, соответственно, один из трёх подуровней филогенетического разнообразия (вирусы, прокариоты и клетки). Подобным образом, уровню многоклеточных организмов соответствует филогенетический результат - разнообразие жизненных форм (Одум, 1986; Либберт, 1982; Алеев,1986; Рейвн и др., 1990 и др.).

Популяционно-видовому уровню организации соответствует их таксономическое (Грин и др., 1990; Рейвн и др., 1990; Васильева, 2001 и др.) и внутривидовое (Айала, Кайгер, 1988; Алтухов, 1989; Кайданов, 1996 и др.) разнообразие; биоценотическому — разнообразие и классификация биоценозов (Сукачёв, 1972; Бигон и др., 1989; Рысин, Савельева, 2002 и др.).

Очевидно, что представленные в краткой форме рассуждения могут явиться только предварительным

наброском, темой для более обстоятельного изучения и обсуждения. К тому же соотношение таксономии и филогенеза — давняя и трудно решаемая проблема (Майр, 1971; Любищев, 1972; Кузин, 1992; Павлинов, 1992).

Среди специалистов есть авторы, не признающие филогенез сукцессионных систем (Разумовский, 1981) и сообществ (Уиттекер, 1980; Мэй, 1981), другие вполне уверенно пишут о филогенезе биоценозов (Куркин, 1970; 1976; Сукачев, 1972; Василевич, 1983; Дымина, 1987). В частности, термин «филоценогенез», введённый В.Н. Сукачёвым для обозначения эволюции сообществ, применяется широко, однако понимается не всеми одинаково. Так, Ю.И. Чернов (1983) видит существенные различия в филоценогенезе и филогенезе. Р. Уиттекер (1980) считает, что эволюция сообществ в основном является результатом эволюции видов, входящих в их состав. Однако в применении к эволюции сообществ он считает возможным писать о сетчатой эволюции и дивергенции, которые являются формами филогенеза. П. Джиллер (1988) пишет о конвергенции сообществ. Отмечена антропогенная эволюция фитоценозов (Миркин, 1990; Ишбирдина, Ишбирдин, 1992). Вполне соответствует филогенезу сообществ сингенез (Du Rietz, цит. по: Красилов, 1977). Часто учёные пишут об эволюции биоценозов и экосистем (биогеоценозов) (Мазинг, 1970; Яблоков-Хизорян, 1972; Emlen, 1973; Быков, 1975; Одум, 1986; Уэбб, 1986; Красилов, 1986; Номоконов, 1989 и др.). М. Конрад (Conrad, 1983) считает, что эволюционная система есть экосистема и эволюция есть экосистемный процесс.

В связи с развитием экологической инженерии становится реальным создание новых экосистем, имеющих заранее определённые функции (Яблоков, Остроумов, 1985; Хансон, 1991), в том числе моделирующих биосферу (Аллен, Нельсон, 1991). В науке складывается представление об эволюции биосферы (Вернадский, 1967-1989; Камшилов, 1974; Будыко, 1981; Goldsmith, 1990b; Маргалеф, 1992; Левченко, 2004 и др.), причем она может рассматриваться как часть эволюции планетарной или космической надсистемы (Тейяр де Шарден, 1965; Шипунов, 1980; Вернадский, 1988).

Из краткого обзора разных уровней в иерархии биосистем

достаточно определённо можно заключить, что применение понятия «филогенез» привычней всего для средних уровней: клеток, особей, онтогенезов, популяций и таксонов. Отношение учёных к филогенезу надвидовых биосистем неоднозначно. На уровне рассмотрения таких макрообъектов, как биосфера, Земля, солнечная система попытки использовать термин филогенез мне неизвестны. Пока можно отметить наличие любопытного феномена: ограниченной экстраполяции понятия «филогенез» на различные объекты в пределах иерархически организованных макросистем — Земли и проч. Думаю, что с точки зрения науковедения и гносеологии этот случай достоин внимания.

2.5.4. Переплетение потоков жизни разных уровней организации

Переплетение потоков жизни известно, в частности, как явление, называемое сетчатым родством (Шмальгаузен, 1969) и введённое, видимо, Ф.Д. Добжанским (Яблоков, Юсуфов, 1989). Сетчатое родство рассматривается, как правило, в пределах популяции или вида. Предполагаю, что сетчатая эволюция может пониматься значительно шире и включать в себя гибридогенез, горизонтальный перенос, симбиогенез и т. д.

В этой связи интересна проблема происхождения новых уровней от более примитивных, в частности роль симбиогенеза в происхождении клетки (Stadnichuk, 1969; Заварзин, 1976; Хахина, 1979; Воронцов, 1999; Эвери, 2006). Любопытно, что, по мнению Л. Маргелис (1983), в ходе экспериментов за пять лет удалось наблюдать происхождение клеточных органоидов из бактерий.

Стройное и, конечно, весьма удобное в использовании деление на уровни организации биосистем нередко проявляет свою искусственность (Завадский, 1968). В одной биосистеме вполне могут совмещаться особь и биоценоз (включающий симбионтов или паразитов) либо даже экосистема (Любищев, 1982; Гиляров, 1983; Бигон и др., 1989). Не всегда простым оказывается различение модулярных организмов и колоний (Иванов, 1968; Бигон и др., 1989), клеточного и организменного уровней среди Protozoa (Иванов, 1968; Багоцкий, 1991). По

мнению А.В. Иванова (1968, с. 230), индивидуальности разных уровней сменяют друг друга в процессе эволюции.

Метапопуляция может пониматься двояко: классически, как сообщество многих клонов, размножающихся независимо, или как популяция, в которой совместно могут размножаться половым путём особи разных видов (Crowley and Mcletchic, 2002, p. 191).

Проблематичны попытки объяснить происхождение вирусов, хотя довольно популярно объяснение С.Д. Дарлингтона (цит. по: Дяченко и др., 1980), в соответствии с которым вирус — это «взбесившийся» ген.

Есть особый аспект эволюционного взаимодействия различных уровней организации, обусловленный тем, что каждая биосистема может выступать в роли единицы естественного отбора и единицы эволюции (6.7). Исключение из этого правила в масштабах Земли мне известно только одно: биосфере-1 альтернативы мы не знаем, и единицей отбора она быть не может. Возможно, это мнение придётся пересмотреть с расширением познанной человечеством части Вселенной, в которой будут обнаружены другие биосферы.

Свой вклад в эволюционный процесс вносят явления, которые обобщённо называют горизонтальным (боковым) переносом (Davey, Reanney, 1980; Маргелис, 1983; Хесин, 1984; Грант, 1991; Глазко, Глазко, 2008). Круг явлений горизонтального переноса в теории и практике современной биологии быстро разрастается, однако поначалу это новое для науки понятие получало весьма различные оценки в отношении значимости для эволюционного процесса (Татаринов, 1987; Лима-де-Фариа, 1991). Отмечу, что в ходе горизонтального переноса взаимодействуют такие уровни организации, как вирусный, прокариотный, клеточный, организменный, популяционно-видовой и, как полагает В.А. Кордюм (1982), биоценотический.

Авторы, использующие для объяснения эволюции биосистем понятия из теории систем и кибернетики (Шмальгаузен, 1968; Goldsmith, 1990b; Агаев, 1978; Алеев, 1986; Красилов, 2001; Заварзин, 2003), склонны неизменно подчёркивать управляющую роль надсистемы («большой»

системы) по отношению к составляющим её биосистемам. Такое понимание односторонне освещает реальное положение вещей и взаимодействий в мире, где господствует взаимодействие прямых и обратных связей: видимо, имеет место обоюдное действие биосистем в иерархии, и любые биосистемы оказывают более или менее существенное влияние на эволюционную судьбу своих надсистем. Ограничусь примером: человек, всего лишь один биологический вид из миллионов, оказывает всё более заметное управляющее воздействие на биосферу. В свою очередь, микроскопически мелкие паразиты и сожители (вирусы и бактерии) существенно «поправляют» биологическую и технологическую эволюцию человека (об управлении см. 10.3.3).

2.5.5. Фауна и флора — квазибиосистемы

Среди названий биосистем, имеющих широкое применение в биологии, несколько особое место занимают два: фауна и флора. Авторы, обсуждающие иерархию системных подразделений биосферы, как правило, не помещают соответствующих биосистем в эту иерархию (Шмальгаузен, 1961; Ушаков; 1963; Conrad, 1983). С другой стороны, давнее и очень широкое применение этих понятий в самых различных разделах биологии и природопользования, конечно же, легко убеждает читателя в большой ценности этих терминов и, стало быть, реальности соответствующих биосистем. В действительности же отношение к этим понятиям нуждается в уточнении и переоценке.

Фауны и флоры не вписываются в иерархию биосистем биосферы далеко не случайно. Если целостность любых биосистем из числа не только общепринятых, но и не нарушающих принцип иерархичности в организации биосферы, проявляет себя в той или иной, но вполне определённой форме, то для фауны и флоры природного механизма, обеспечивающего их целостность, не обнаружено. Традиционно этим понятиям соответствует список видов, объединённых для удобства исследователя или пользователя по самым различным соображениям: территориальной принадлежности (фауна острова), хозяйственному применению (охотничье-промысловая фауна), биоценотической значимости (паразитофауна) и т. д.

Очевидна прагматическая обусловленность самых различных вариантов применения названных понятий, что далеко не исчерпывает всех возможных случаев.

С моей точки зрения, фауна и флора представляют собой искусственно созданные множества видовых названий, которые лишены внутренней системной целостности, хотя и удобны в научном и хозяйственном обиходе. Они уже во многом проявили свою положительную и достаточно важную роль, видимо, их полезное применение будет продолжено. Тем не менее, вне науки и номенклатуры ни фауне, ни флоре не соответствуют никакие своеобразные и целостные природные биосистемы.

Весьма условны представления о флорогенезе и фауногенезе (Чернов, 1984; Лопатин, 1989; Реймерс, 1990 и др.), ибо и в этих случаях исследователь оперирует списком видов (Мейен, 1988; Татаринов, 1988). В пределах, которые я уже очертил, вывод очевиден: говорить о филогенезе фаун и флор научных оснований нет, а сами флоры и фауны являются квазибиосистемами (Пучковский, 1992).

2.6. Эволюционное пространство-время (ЭПВ)

В широкий научный обиход идея о едином пространстве-времени, видимо, вошла благодаря А. Эйнштейну (цит. по: Харвей, 1974). Версия многомерного пространства оказалась весьма удобной для математики, где и нашла своё достаточно широкое применение. В биологии названные идеи могут оказаться не менее полезными (Banerjee et al., 1990). Многомерное пространство, например, удобно для интерпретации экологических ниш (Hutchinson, l965, цит. по: Одум, 1975); о пространстве признаков и логических возможностей говорится в филогенетике (Расницын, 1988).

По моему представлению, в модели эволюционного пространства-времени (ЭПВ) каждому измерению соответствует своя ось (рис. 2), вдоль которой и происходят предполагаемые эволюционистом элементарные филогенетические сдвиги, отражающие эволюцию изучаемой биосистемы. Каждому элементарному шагу (сдвигу) филогенеза соответствует элементарный акт одного из факторов филогенеза (гл. 7). В процессе эволюции на

биосистему действует одновременно не менее двух факторов, их эффект находит отражение в ЭПВ. За вычетом микроэволюционных подробностей направление потока жизни показывает линия филогенеза: она отражает действие фактора, обеспечивающего движение биосистемы строго вдоль оси времени, а также действие одного или нескольких факторов, каждый из которых в отдельности сдвигает линию филогенеза по одной из осей эволюционного пространства. В результате построения, отражающего интегральный результат всех элементарных эволюционных движений, формируется более или менее сложная траектория, характеризующая эволюцию изучаемой биосистемы.

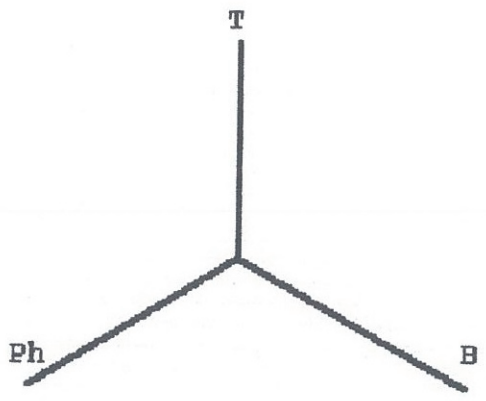

Рис. 2. Основные оси эволюционного пространства-времени: T — ось времени; Ph — ось Ph-пространства; B — ось B-пространства

Основных измерений в ЭПВ всего четыре, из них на рис. 2 показаны три. Оси T соответствует реальное время в общепринятом понимании, как это обычно представляется в истории, геологии, палеонтологии. Физическое пространство, которое в обычном понимании является трёхмерным, из-за ограниченных возможностей плоскости бумажного листа на рис. 2 представлено только осью Ph. Оси B соответствует биологическое пространство, под которым я понимаю реальное и весьма сложное множество возникающих и меняющихся в

процессе эволюции разнообразных взаимодействующих биосистем. Это пространство, в свою очередь, неодномерно. Очевидно, что для него недостаточно и привычных трёх измерений. Далее в тексте два эти пространства будут мною называться как Ph-пространство и B-пространство.

Полагаю, что каждому из аспектов: экологическому, таксономическому, арогенному, аллогенному, а также внутрибиосферной иерархии — должны соответствовать собственные пространственные измерения и им соответствующие оси. Возможно, что названных пяти измерений далеко не достаточно, чтобы охватить подлинную сложность биологического пространства. Однако моя задача в данном случае состоит лишь в том, чтобы обозначить своеобразие н сложность B-пространства в самом общем виде.

Есть необходимость в числе четырёх основных составляющих эволюционного пространства-времени назвать S-пространство — социальное пространство, соответствующая ему ось на рис. 2 не показана.

Привлечение понятия об ЭПВ даёт возможность с иной степенью определённости подойти к проблеме факторов эволюции, которая была поднята Ж.Б. Ламарком, обсуждалась Ч. Дарвином и не утратила своей актуальности в наше время (Шмальгаузен, 1968; Грант, 1991; Пучковский, 1994; Воронцов, 1999; Назаров, 2007 и др.). Этот подход будет апробирован далее (4.7).

Согласно позиции В.И. Вернадского (1988) в процессах жизни время неразрывно связано с пространством. Время проявляет себя в последовательности событий и обладает дискретностью (квантованностью) (Марков, 1964; Игамбердиев, 1985; Косыгин, 1995), направленностью и необратимостью (Аскин, 1966; Пригожин, 1985; Хокинг, 2008). Мерность времени отражена в наличии природных часов: известны химические часы (в том числе знаменитая реакция Белоусова-Жаботинского), атомные, геологические и биологические, а также молекулярные часы эволюции (Айала, Кайгер, 1988; Вагнер, 2006; Захаров, 2011). Наиболее заметно биологическое время проявляет себя в чередовании поколений и эволюционной смене форм жизни, предполагается, что и

биологическое время однонаправленно и необратимо (Вернадский, 1988).

2.7. Эволюция пространства-времени

Утверждение об увеличении темпов биологической эволюции в геологических масштабах времени стало хрестоматийным (Абакумов, 1971; Медников, 1975; Эвери, 2006). Именно используя понятие физического времени (Орир, 1981) и сравнение со шкалой геологического времени (Вагнер, 2006), можно говорить об ускорении биологического времени и о различных его темпах в потоках жизни с различной частотой смены генераций (гл. 12).

Ph-пространство менялось в составе планетной системы (Личков, 1965; Камшилов, 1974; Шипунов, 1980; Будыко; 1981). При этом исчезали старые и возникали новые океаны, подвергались фрагментации и сдвигу континенты, менялся газовый состав атмосферы и многие другие физико-химические свойства поверхностных оболочек Земли (Руттен, 1973; Мелекесцев, 1986; Мернер, 1986; Оуэн, 1988; Кэрри, 1991; Голубев, 2001 и др.). Вулканы подвергали биосферу катастрофическим воздействиям, обогащали её плодородным материалом и органическими веществами. Разнообразные процессы трансформировали лик Земли, что меняло её пригодность для обитания тех или иных форм жизни. Почти общепризнано, например, что жизнь зародилась и очень долго была ограничена водами Мирового океана, более того, диапазон её распространения по глубине был очень узким (Руттен, 1973). Лишь около 500 миллионов лет назад появились условия для выхода биосистем на сушу, жизнью были освоены пресные воды. Однако прокариотные формы жизни, видимо, вышли за пределы океана на сотни миллионов лет раньше.

Ещё более динамичной можно считать эволюцию B-пространства, ибо каждое существенное изменение в организации биосистем и среды обитания открывало новые возможности биологической эволюции. Так, живые организмы способны кардинально преобразовывать косные системы Земли (Вернадский, 1967; 1988; Лапо, 1987; Заварзин, 2003), а для других организмов они могли явиться либо средой обитания, либо её важнейшим условием (объектом питания, укрытием и т.

д.), с чем связано широкое распространение в природе явлений коэволюции (Родин, 1991). Несколько подробней об этих явлениях будет сказано далее (9.8, 10.4).

Названного достаточно, чтобы сделать вывод: эволюционное пространство-время является эволюционирующей системой, в которой нарастала доля биологического пространства.

2.8. Резюме

Биологическая эволюция есть потоки жизни в эволюционном пространстве-времени. Филогенез — это модель биологической эволюции, отражающая непрерывность и направленность потока жизни. Уровню микроэволюции соответствуют процесс и результат действия эволюционного механизма. Процесс эволюции (поток жизни) сводится к одному микроэволюционному циклу (генерации). Филогенез не сводится к микроэволюции. Эволюционные изменения в эволюционном пространстве выражает филогенетический сдвиг. Линия филогенеза является траекторией движения потока жизни в эволюционном пространстве-времени. Жизнь на Земле формировалась как иерархия из биосистем нескольких уровней. Филогенез различных уровней относительно независим, однако потоки жизни разных уровней в истории многократно переплетались. Предполагается, что каждому уровню организации соответствуют два подуровня филогенеза: становление самого уровня и формирование разнообразия биосистем этого уровня. Фауна и флора являются квазибиосистемами. ЭПВ подвержено собственной эволюции, при этом заметно возрастает сложность биологического пространства.

Глава 3. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

3.1. Введение

Литература о факторах возникновения жизни и её эволюции огромна: видимо, трудно обнаружить проблему или вопрос из этой области знаний, не подвергшиеся внимательному и критическому рассмотрению. В ходе долгого и широкого применения многие понятия значительно изменили свой первоначальный смысл, что нередко затрудняет взаимопонимание. В.В. Лункевич уже имел основания сказать о факторах эволюции по Ч. Дарвину: со временем эти понятия «беднеют содержанием, обесцвечиваются, превращаются в звук пустой, ничего не говорящий ни уму, ни сердцу вдумчивого человека» (1929, с. 11).

Некоторая трансформация понятийного содержания термина — обычное явление в истории науки, поэтому словесные определения понятий (следуя принципу дефинитивности), при невозможности обозначить их символом или выразить уравнением, желательно приводить в каждом труде, даже если это покажется читателю тривиальным. Постараюсь придерживаться этого правила, ибо опасение быть ложно истолкованным — немаловажное соображение.

3.2. Внутренние и внешние факторы эволюции

В научной литературе признание важности как внешних, так и внутренних факторов эволюции высказано не однажды и принято весьма широко (Шмальгаузен, 1961; Вернадский, 1967; Филипченко, 1977; Одум, 1986; Дымина, 1987; Бигон и др., 1989; Левченко, Старобогатов, 1990 и др.). Тем не менее, некоторые эволюционисты склонны видеть в концепциях дарвиновского толка недооценку внутренних факторов (Берг, 1922; Руттен, 1973; Лима-де-Фариа, 1991). Замечательно высказывание И.И. Шмальгаузена: «Говорить о детерминирующем значении внутренних (автогенез), или внешних (эктогенез) факторов совершенно не приходится. Направление процесса эволюции определяется исключительно взаимодействием внутренних и внешних факторов» (1969, с. 381). Вторая фраза этой цитаты вряд ли вызовет какие-то возражения, однако в таком общем виде она даёт мало пользы

исследователю, пытающемуся найти объяснение эволюционному процессу и, более того, взявшемуся за решение проблем прогнозирования и управления эволюцией. Не случайно именно неспособность к серьёзным сдвигам в решении двух последних проблем А. Лима-де-Фариа (1991) относит к числу наиболее уязвимых сторон СТЭ. Первая фраза из высказывания И.И. Шмальгаузена мне представляется данью тому сложному для отечественной биологии периоду, в который писались эти строки (Вейк, 1990; Грэхэм, 1991; Александров, 1992).

Эволюционные концепции, базирующиеся на теории систем и кибернетике (10.3), как я уже отметил выше (2.5.3), обычно сопровождаются утверждениями об управляющей роли надсистемы по отношению к биосистеме (являющейся частью надсистемы). В данном случае явно выпячивается эволюционная роль внешних факторов. Хочу обратить внимание читателя на пример биосистемных адаптаций в иерархии биосистем: они всегда взаимны (8.7).

Существует некоторая условность выделения внешних и внутренних факторов для биосистемы (Берг, 1922а; 1977). В процессе эволюции соотношение внешнего и внутреннего переменчиво, например, при рассмотрении процессов интеграции биосистем. По проблеме взаимодействия внешних и внутренних факторов в биологической эволюции существует много разногласий, иногда довольно острых, которые в той или иной мере затронуты в трудах, где проводится критический обзор эволюционных концепций (Завадский, 1973; Любищев, 1975; Завадский, Колчинский, 1977; Давиташвили, 1977; Татаринов, 1986; 1987; Apáthy, 1990a; b; Goldsmith, 1990a; b; Грант, 1991; Лима-де-Фариа, 1991 и др.). В мою задачу подобный разбор не входит. По моему мнению, эволюционная роль факторов, как внешних, так и внутренних, своеобразна и достойна внимательного изучения — как по отдельности, так и во взаимодействии. Пренебрежение любой из сторон обернётся ущербом для качества эволюционных концепций, замедлит процесс конструирования ТБЭ и скажется в пониженной эффективности их практического применения.

3.3. Абиотические, биотические и антропогенные факторы

Хотя типология факторов жизни довольно сложна (Одум, 1975; 1986; Дедю, 1989; Реймерс, 1990; Воронов и др., 2002 и др.), обычно по их природе выделяют физико-химические, биотические и антропические факторы. Предполагается, что по отношению к первым из них адаптация живых систем всегда идет в одном направлении, т. е. только за счёт изменения самих биосистем; по отношению к биотическим факторам всегда имеет место взаимное приспособление (Грант, 1991). Такое различие кажется очевидным, однако в некоторых пределах воздействие живых систем на косные, в свою очередь, тоже не вызывает сомнений и определяется как средообразующая деятельность биосистем. Вследствие этого происходит дальнейшее распространение живых систем, т. е. расширение биологического пространства (2.7). В этой ситуации, видимо, можно говорить о взаимодействии, но трудно допустить взаимную адаптацию в привычном понимании этого термина (8.7).

Широко распространено мнение о ведущем значении биотических факторов в эволюции живых систем (Вернадский, 1967; 1988; Камшилов, 1974; Давиташвили, 1977; 1978; Алёхин, 1986; Лапо, 1987; Попов, 1989 и др.). Видимо, в вопросе о том, что в конкретной ситуации важнее — воздействие абиотических или биотических факторов, трудно быть точным, поскольку возможности судить о непосредственном действии и его эффективности в естественных условиях ученый-неонтолог, как правило, лишён. В ещё большей мере это затруднение действенно для палеонтолога. Однако с гораздо большей степенью уверенности можно полагать, что на ранних этапах эволюции роль ведущих факторов в становлении форм жизни играли факторы физического пространства (2.7), т. е. факторы физико-химической природы. По мере развития биологического пространства возрастала роль биотических факторов, видимо, с какого-то, нам пока неизвестного, момента она стала ведущей. Оба тезиса не являются результатом строгих доказательств, возможны и противоположные мнения. Так, В.А. Красилов (1977) и М.И. Будыко (1982) считают, что радиация Солнца, земной климат и тектоника сохраняли значение ведущих

факторов во всей «доантропогенной» эволюции.

С выходом на арену жизни человека возникли факторы новой группы, которые постепенно наращивали своё влияние на эволюцию биосферы и в настоящее время превратились в главные по своему разрушительному воздействию на биосистемы биосферы (Козо-Полянский, 1922; Эрлих, 1983; Гржимек, 1988; Вернадский, 1989; Ньюмен, 1989 и др.). Высказано предположение, что природная зональность голоценовых ландшафтов Восточной Европы складывалась под значительным воздействием антропогенных факторов (Смирнова и др., 2001). Видимо, таким образом начинается антропогенный этап эволюции биосферы, однако созидательная сторона этого процесса явно уступает разрушительной.

3.4. Множественный эффект и взаимодействие факторов

Общеизвестно множественное, комплексное действие факторов на биосистемы (Шмальгаузен, 1969; 1982; Одум, 1975; 1986; Шноль, 1979; Шмидт-Ниельсен, 1987; Бигон и др., 1989 и др.). Например, загрязнение среды радиоактивными элементами вызывает изменения в биогеоценозах, популяциях и отдельных организмах (Ильенко, Крапивко, 1989). В частности, возрастает изменчивость генотипов и самых различных признаков фенотипов.

Однако ещё до своего прямого воздействия на интересующую нас биосистему изучаемый фактор вызывает в природе целый каскад изменений физико-химической и биотической природы. Каждое из этих изменений, в свою очередь, может явиться фактором, воздействующим на биосистемы. На биосферу действуют излучения целого ряда космических объектов (Паглиа, 1991), однако их воздействие на биосистемы может оказаться не столько прямым, сколько опосредованным, причём в большом числе вариантов. Космический фактор может вызвать в атмосфере вторичные излучения; повлиять на проницаемость атмосферы для других излучений; вызвать в косных системах биосферы химические изменения; оказать влияние на экосистемы, вызвать в них разветвлённые цепи воздействий и взаимодействий и т. д. Нетрудно представить множественный эффект любого достаточно мощного фактора через потоки вещества, энергии и

информации (Риклефс, 1979; Энгельгардт, 1984; Одум, 1986; Бигон и др., 1987; Маргалеф, 1992; Горшков и др., 2002; Эвери, 2006 и др.), пронизывающие всю биосферу и не оставляющие в стороне никакую, даже самую простую биосистему.

Другой аспект взаимодействия факторов отражён в понятии «констелляция». Совместное участие двух или нескольких факторов может очень существенно отличаться по эффекту от их раздельного воздействия на биосистемы. Монофакторные объяснения в биологии нередко оказываются несостоятельными (Dobzhansky, 1970; Башенина, 1977; Давиташвили, 1978; Грант, 1980). В самых разнообразных естественных ситуациях исследователь имеет множество оснований для того, чтобы вспомнить о том, что проблема «конечных причин» не утратила своей актуальности (Emlen, 1973; Красилов, 1977), а нахождение причинно-следственной связи, к примеру, между наличием катастрофического фактора космической природы и вымиранием таксона остаётся задачей с очень многими неизвестными (13.3).

3.5. Механизм и факторы эволюции

Я не являюсь приверженцем никакой эволюционной концепции, в которой утверждается главенство каких-либо факторов, одного или немногих: будь то СТЭ с её гипертрофированной ролью естественного отбора (6.3) или концепция автогенеза, в том числе и самые новые её варианты (Эйген, Шустер, 1982; Apáthy, 1990b; Лима-де-Фариа, 1991; Jablonska and Lamb, 1995). С моей точки зрения, в процессе эволюции жизни на Земле имело и имеет место взаимодействие многих эволюционных факторов. Каждый из факторов играет собственную эволюционную роль, своеобразную и достойную пристального внимания.

Фактором эволюции является любая внешняя причина или внутренняя особенность организации биосистемы, как-либо влияющая на положение биосистемы в эволюционном пространстве-времени.

В научной литературе нередко пишется о механизме эволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), хотя и высказано мнение против применения этого выражения (Завадский, Колчинский, 1977). Я вижу определённое удобство в данном

понятии и не считаю полезным отказ от него. **Под механизмом эволюции я понимаю систему взаимодействующих факторов эволюции — как внешних, так и внутренних.**

Полезно различать факторы микроэволюции и филогенеза, обоснование такого понимания можно будет обнаружить в последующих главах. Тем не менее, механизм эволюционного процесса един, и он подразделяется мною на две группы факторов из тех же соображений редукционистского удобства, что и выделение в процессе биологической эволюции (в потоке жизни) микроэволюции и филогенеза. В некоторой степени это деление соответствует взглядам Э. Копа (Cope, 1904, цит. по: Ивановский, 1976), который ещё в начале прошлого века делил факторы эволюции на вызывающие или производящие (originative) и направляющие (directive), что не утратило актуальности и в наше время.

Должен оговорить, что выделение факторов филогенеза (глава 7) ещё не может опереться на хорошо разработанную концептуальную основу, да и в понимании количества и качества факторов микроэволюции ещё много спорного (глава 4). Представленная мною версия деления факторов на микроэволюционные и филогенетические нуждается в обсуждении и совершенствовании.

3.6. Ограниченная доступность биосистем для внешних воздействий

Относительная новизна и несомненная перспективность для развития биологии системного подхода, идей самоорганизации диссипативных систем (Богданов, 1927; Будыко, 1986; Bertalanffy, 1969; Берталанфи, 1973; Пригожин, 1985; Хакен, 1985; Малиновский, 1987; Баблоянц, 1990) способствовали широкому распространению понимания живых систем как открытых. Обычно авторы называют биосистемы открытыми без всяких оговорок (Шредингер, 1972; Новосельцев, 1978; Яковлев, 1986; Моисеев, 1987; Рубин, 1987; Дедю, 1989 и др.). Реже пишут об ограниченной открытости биосистем (Шмальгаузен, 1961; 1990; Куркин, 1976; Суходолец, 1984). Однако я вижу основания разделить мнение именно последних из цитируемых авторов (Пучковский, 1994; 2011).

Участвуя в биосферном круговороте веществ, живые

системы проявляют хорошо выраженную избирательность по отношению к веществам, в той или иной форме включающимся в состав биосистем. В этом частное проявление принципа отбора (6.2). Такая избирательность общеизвестна по отношению к солнечному излучению со стороны фотосинтезирующих организмов (Гэлстон и др., 1983; Грин и др., 1990; Рейвн и др., 1990). Свойство избирательности биосистем универсально и проявляет себя на уровне макромолекул, которые включают в свой состав лишь определённые элементы или соединения; подобное свойство обнаруживается на уровне клеточных структур, например, проявляя себя в селективной проницаемости мембран; это же свойство можно обнаружить у клеток, тканей, органов и целых организмов (Вилли, Детье, 1975; Гэлстон и др., 1983; Грин и др., 1990; Фокс, 1992; Альбертс и др., 1994).

Избирательность организмами половых партнёров, хищником — мест обитания, жертв различной видовой принадлежности, пола и возраста (Наумов, 1963; Шилов, 2003) и объектов питания в разные сезоны, объектов маркировочного поведения, как это характерно, например, для бурого медведя (*Ursus arctos L.)* (Гептнер и др., 1967; Медведи.., 1993; Bears.., 1994; Пучковский, 2009) — вот примеры, которые легко приумножить, опираясь на сведения из генетики, физиологии, этологии и экологии. Значительные масштабы избирательности проявляются в геологической роли живых систем (Вернадский, 1967-1989; Лапо, 1987), которую человечество обнаруживает в виде различных пород биогенного происхождения. В частности, образование более чем 90% всех запасов железных руд мира (Сорохтин, Ушаков, 1991) обязано деятельности докембрийских микроорганизмов.

Есть столь же веские основания говорить об избирательности биосистем суборганизменных и организменных уровней по отношению к энергии. Ограничусь примером групп организмов, выделяемых по типам питания, представители которых могут быть встречены в разнообразных экосистемах: хемотрофы, фототрофы, гетеротрофы и сапротрофы. Для каждого типа питания энергия имеет свою «упаковку».

Организационная закрытость в сочетании с ограниченной возможностью для обновления наследственной информации характерна для биосистем: от гена до организма (Дубинин, Глембоцкий, 1967; Майр, 1974; Дубинин, 1976; Айала, Кайгер, 1988; Алтухов, 1989; Грин и др., 1990 и др.).

Избирательность биосистем надорганизменного уровня целесообразно представить холистически: в отношении к подсистемам, сочетающим в себе вещество, энергию и информацию. Оговорю, что в монографии обсуждается в основном структурная информация (Урсул, 1974).

Высокая, хотя и сильно варьирующаяся степень закрытости от чужеродных особей общеизвестна для популяций и видов (Наумов, 1963; Майр, 1968; Меттлер, Грегг, 1972; Грант, 1980; 1991 и др.). Лёгкая доступность биоценозов для внедрения в их состав видов-вселенцев нередко оказывается кажущейся: на самом деле биосистемы этого уровня обладают некоторой степенью закрытости, и иммиграция оказывается возможной лишь для видов, выдержавших конкуренцию (Куркин, 1976; Уиттекер, 1980; Василевич, 1983; Бигон и др., 1989; Виноградов, Куклина, 2012 и др.).

Считаю неверным безоговорочное распространение представлений об открытых физических системах на биосистемы (Пучковский, 1992). Живые системы обладают определённой степенью избирательности вещества, энергии и информации, поступающих из внешней среды. В этом — широкое проявление селективности живых систем. В частности, избирательность биосистем по отношению к информационным воздействиям внешней среды проявляет себя во взаимодействии таких факторов эволюции, как изоляция (7.7), приток генов и горизонтальный перенос (4.7).

3.7. Квант жизни и его фазы

Потоки жизни не демонстрируют абсолютной однородности, а проявляют относительную дискретность в эволюционном пространстве-времени, которая выражается в том, что мощность потока жизни меняется, иногда очень заметно. Эти своеобразные пульсации (рис. 1), в той или иной мере выраженные, можно обнаружить у биосистем различных уровней организации. Так, широко известны многолетние и

сезонные колебания численности популяций разных таксонов (Лэк, 1957; Элтон, 1960; Одум, 1975; Максимов, 1984; Яблоков, 1987; Шилов, 2003 и др.).

Для обозначения отдельностей, проявляющихся в потоке жизни по оси времени, очень подходящим понятием оказывается биологический квант (Короткова, 1988). Предполагаю, что введение этого термина, универсального для биосистем любого уровня организации, окажется более удачным вариантом, чем попытки распространить понятия индивидуума и онтогенеза на биосистемы надорганизменных уровней (Clements, 1928, цит. по: Дымина, 1987), в целом вызвавшие негативную оценку (Разумовский, 1981; Номоконов, 1989). Хотя определённые аналогии в строении и развитии биосистем уровней индивидуума и экосистемы склонны обнаруживать и другие авторы (Голубец, 1984; Banerjee et al., 1990; Стебаев, Пивоварова, 1992), использование особого термина вполне оправдано. Отмечу также, что понятие «квант роста» для характеристики прерывистого характера онтогенеза растений использовалось ещё А. Томпсоном в 1917 г. (Юсуфов, 1985, с. 86).

Г.Д. Дымина (1987) распространяет понятие «биоквант» на проявления дискретности биосистем всех уровней организации. В таком смысле я и буду пользоваться этим термином, однако онтогенез в моём понимании является частным случаем биокванта, а не равноценным понятием.

Стремление вычленить среди разнообразных изменений, которые со временем происходят в биоценозах и экосистемах, явления филогенетические и онтогенетические (Сукачёв, 1972; Яблоков-Хизорян, 1972; Северцов и др., 1991), видимо, отражает реально существующую двойственность в динамике сообществ. Со временем, возможно, будет усовершенствован понятийный аппарат, и возросшая степень изученности позволит дать более полную картину динамики надвидовых систем. Пока же я склоняюсь к мнению, что онтогенеза, в привычном понимании этого слова, у надорганизменных биосистем в ходе предшествующей эволюции не сформировалось, быть может, по причине сравнительно небольшой степени интегрированности биосистем этих уровней

организации.

Дискретность потока жизни, представленного индивидуумом, т. е. биосистемой, имеющей онтогенез в общепринятом смысле, обусловлена в основном эндогенно (Комфорт, 1967; Юсуфов, 1988; Кирпичников, 1990). Надорганизменные биосистемы могут пониматься как потенциально бессмертные (Коган и др., 1972; Василевич, 1983), хотя соответствующие им потоки жизни тоже дискретны. Природа этой дискретности несколько иная: кванты в потоках биосистем, объединяющихся в популяции, виды, биоценозы и экосистемы отмеряются действием катастрофогенов (Пучковский, 1992; 1994), которые с некоторой правильностью (периодически) или непериодически вызывают в биосистемах катастрофы различного масштаба. Причинами частичного разрушения биосистем могут быть внешние и внутренние факторы (4.3). Можно предположить, что адаптивное значение выраженной дискретности во времени у потоков жизни имеет прямое отношение к процессу эволюции.

Дискретность потоков жизни означает чередование в процессе эволюции двух обязательных фаз: **стабильной** и **акцептивной**. В стабильной фазе организация биосистемы вполне консервативна, а по информационному содержанию она, видимо, приближается к классу закрытых систем.

Предполагаю, что прошлая эволюция возрастающей стабильности в организации биосистем шла в компенсационной зависимости от эволюционного развития акцептивной фазы. Входя в акцептивную фазу, биосистема повышает степень изменчивости своей организации. Для биосистем с онтогенезом акцептивной фазой стало время размножения, а наличие гаметогенеза, полового процесса и других механизмов обеспечило генотипическую изменчивость. Для надорганизменных биосистем акцептивная фаза представлена состоянием катастрофического снижения численности подсистем и частичного разрушения организации биосистемы. В обоих случаях предполагается взаимодействие и внешних, и внутренних факторов.

В результате в организации биосистем возникают более или менее глубокие изменения, которые я именую в общем

виде катастрофами (4.3.2). Мнение А.С. Северцова (1990) о нецикличности эволюционного процесса сильно расходится с фактической основой, изложенной выше, а также с концепцией прерывистого равновесия (4.3.2).

Наличие акцептивной фазы в потоках жизни можно рассматривать как важнейшую универсальную черту организации биосистем, без которой функционирование эволюционного механизма вряд ли оказалось бы возможным. Видимо, квантованность потоков жизни разных уровней биологической организации и названная двухфазность биоквантов являются арогенными чертами полифилетического происхождения (Пучковский, 1994).

3.8. Происхождение и разнообразие биоквантов

Дискретность потоков жизни проявляет себя с достаточно хорошо выраженной периодичностью, в виде разнообразных по своей протяжённости во времени и пространстве циклов (Ашофф, 1984; Михайловский, Захватин, 1986). Видимо, уже самые ранние формы жизни проявляли цикличность (Камшилов, 1974; Соколов, 1981; Савенков, 1991). Первопричиной для этого вполне могла стать периодичность разнообразных физических событий в космосе и на Земле (Шноль, 1998; Анатомия кризисов, 1999; Яковец, 1999; Проблемы глобальной геодинамики, 2000; Балобаев, Шепелев, 2001 и др.): таковы галактический и земной годы, циклы оледенений, лунный месяц, приливы и отливы, волны прибоя, земные сутки, активность гейзеров и т. д. Современные живые системы обнаруживают различные варианты суточной, сезонной и многолетней цикличности, из которых в связи с проблемами эволюции наиболее интересны последние.

Организменные и суборганизменные биосистемы определённо ограничены временем индивидуальной жизни. Видимо, акцептивной фазе биокванта в них соответствует время размножения индивидуума или его автономной субъединицы. Последней категории соответствует репликация ДНК или её фрагментов, гаметогенез, гистогенез, ранние стадии онтогенеза и т. д.

Надорганизменные биосистемы проявляют выраженную многолетнюю цикличность, акцептивной фазе биоквантов при

этом соответствует состояние биосистемной катастрофы, о возможных эволюционных последствиях которой будет говориться далее (4.3.4).

Периоды циклических изменений в состоянии популяций, биоценозов, зкосистем и даже биосферы имеют различную протяжённость: от немногих лет (Лэк, 1957; Башенина, 1977; Максимов, 1984; Максимов, Ердаков, 1985) до геологически значимых отрезков времени — во многие миллионы лет (Соболев, 1924; Личков, 1965; Григорьева, 1971; Красилов, 1977; Соколов, Барсков, 1988), включая и такие грандиозные периоды, как галактический год (Руттен, 1973; Левченко, 1992). Сравнительно хорошо изученная динамика оледенений в геологической истории Земли показывает (Джон и др., 1982), что периодичность ледниковых циклов многообразна: интервалы между сходными фазами могут составлять от 150 миллионов лет до 44, 22 и 11 лет.

3.9. Различение факторов микроэволюции и филогенеза

Среди факторов эволюции (3.4) микроэволюционные выделяются мной согласно критерию, который является чисто формальным: это все те факторы из числа эволюционных, которые составляют механизм эволюции и остаются за вычетом факторов филогенеза. Напомню, что последние тоже функционируют в составе механизма эволюции, однако их результат весьма трудно обнаружить на микроэволюционном уровне, зато он очень нагляден на уровне филогенеза. Напротив, непосредственный результат действия факторов микроэволюции в филогенезе не обнаруживается. По этой причине, например, выводы о действии той или иной формы естественного отбора на так называемые живые ископаемые (6.6) носят чисто умозрительный характер.

Используя сформулированное выше (3.4) понимание эволюционного фактора, скажу, что факторы микроэволюции изменяют положение в эволюционном пространстве-времени подсистем, составляющих биосистему, которая рассматривается как единица эволюции. Например, из имеющегося в природных популяциях огромного запаса генотипической изменчивости (Лобашов, 1968; Четвериков, 1968; Dobzhansky, 1970; Gould, 1977; Айала, Кайгер, 1988, Алтухов, 1989 и др.) в процессе

эволюции может быть использована неопределённо долго лишь некоторая его часть, т. е. многие гены и генотипы не окажут заметного влияния на филогенез популяции. Так будет продолжаться до тех пор, пока изменение условий в среде обитания не «востребует» запасной микроэволюционной потенции и она не воплотится в филогенезе, как это было в общеизвестной ситуации с индустриальным меланизмом березовой пяденицы (*Biston betularia L.*) (Меттлер, Грегг, 1972; Рафес, 1990), формированием ядостойких рас организмов и т. д.

К числу факторов микроэволюции я отношу следующие: естественный отбор, избыточность, катастрофогены, дрейф подсистем, наследственность (глава 4). **В отличие от факторов микроэволюции факторы филогенеза влияют на положение в эволюционном пространстве-времени всей эволюционирующей биосистемы**. По этой причине действие факторов филогенеза как бы растворено среди микроэволюционных событий, и на микроэволюционном уровне его обнаружение потребует методов, которые пока ещё не найдены. Материалы, получаемые палеонтологами и сравнительными морфологами, нередко дают удовлетворительные возможности для понимания направленности филогенеза и выявления факторов, детерминирующих это направление (9.6). Например, наличие филогенетической дивергенции, знаменующей видообразование, может решительно ничего не сказать исследователю о действии естественного отбора и других факторов микроэволюции. Однако можно вполне определённо полагать, что в данном случае в той или иной форме сработал фактор изоляции.

К факторам филогенеза я отношу давление жизни, биокванты, сопротивление среды, селектогены (Пучковский, 1992; 1994) и изоляцию (гл. 7). Особое положение занимает как фактор эволюции избыточность. Я считаю, что она является и фактором микроэволюции, и фактором филогенеза. В этом тексте избыточность помещена среди факторов микроэволюции (4.2).

3.10. Резюме

Для объяснения биологической эволюции одинаково важно изучение внешних и внутренних факторов.

Относительная роль физико-химических, биотических и антропических факторов в процессе эволюции может существенно меняться. Любой достаточно мощный фактор может вызвать в биосфере целый комплекс последствий и оказать на биосистему не только прямое воздействие, но и множество опосредованных комплексных влияний. Каждый эволюционный фактор имеет своеобразную для эволюции роль. Фактором эволюции понимается любая внешняя причина или внутренняя особенность организации, как-либо влияющая на положение биосистемы в эволюционном пространстве-времени. Система взаимодействующих факторов, как внешних, так и внутренних, представляет механизм эволюции. Факторы микроэволюции изменяют положение в эволюционном пространстве-времени подсистем, составляющих биосистему, которая рассматривается как единица эволюции. Факторы филогенеза влияют на положение в эволюционном пространстве-времени всей эволюционирующей биосистемы.

Безоговорочно понимать живые системы как открытые неверно: биосистемы обладают определённой степенью избирательности по отношению к веществу, энергии и информации, поступающим из внешней среды. Для потоков жизни любого уровня организации характерна дискретность в виде биологических квантов: это индивидуумы, генерации, циклы биосистем надорганизменных уровней. Биоквант включает в себя две обязательные фазы — стабильную и акцептивную. В акцептивной фазе более вероятна организационная перестройка биосистемы. Цикличность была характерна уже для ранних форм жизни, а биокванты являются чертой организации всех современных потоков жизни.

Глава 4. ФАКТОРЫ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

4.1. Псевдослучайность микроэволюционных явлений

Как было отмечено выше (2.4), факторы микроэволюции и филогенеза различаются по объектам воздействия: если рассматривается эволюция биосистемы, объектами микроэволюции оказываются её (биосистемы) части, т.е. подсистемы. Это означает, что в ЭПВ факторы микроэволюции влияют на положение подсистем. Например, в пределах ареала локальной популяция какого-либо вида насекомых велико разнообразие условий среды, которые по-разному направляют действие отбора; есть много разнообразных по генотипу и жизнеспособности особей; возможно влияние случайных причин, возникновение локальных изолятов, обмен генами с другими популяциями и даже видами и т. д.

В целом в пределах популяции разнонаправленность частных микроэволюционных явлений создаёт впечатление хаотичности и отсутствия направленности, что является в глазах оппонентов дарвинизма основанием для критики (Берг, 1922а; Волькенштейн, 1986; Яблоков-Хизорян, 1990; Лима-де-Фариа, 1991). Близкую природу имеют затруднения в различении эволюционных результатов отбора и дрейфа генов (Меттлер, Грегг, 1972; Тыщенко, 1992; Кайданов, 1996).

Обращение к литературе по проблеме направленности эволюции обнаруживает большое разнообразие мнений (глава 10). По этому вопросу я исхожу из аксиомы: в эволюции биосистем нет ненаправленных процессов по причине существования второго закона термодинамики (Пригожин, 1980), а также вследствие однонаправленности биологического времени (Вернадский, 1988). Рассматривая множество подсистем, можно говорить об отсутствии направленности только при абсолютной равновероятности любых частных направлений, приобретаемых подсистемами. В генетике мутагенеза это означало бы полное отсутствие специфичности мутагенов и абсолютную равновероятность всех мыслимых мутаций в каждом случае изучения большого множества наследственного материала, испытывающего воздействие мутагена, либо статистически значимых множеств спонтанных

мутаций. В действительности же разнообразие (спектр) мутаций генома или генофонда популяции всегда ограничен особенностями организации генетической системы, с одной стороны, и свойствами мутагена — с другой (4.3.4).

Процесс микроэволюции в каждом случае, т. е. в каждый мнкроэволюционный акт, в каждом месте эволюционного пространства, осуществляет изменения, в значительной мере адаптивные, за счёт взаимодействия факторов эволюции. Строго говоря, механизм эволюции включает в себя взаимодействие неадаптирующнх факторов (катастрофогены, случайные явления) и адаптирующие воздействия отбора, порождая эволюционный результат, в связи с которым Э. Майр (Mayr, 1976) пишет об эволюционном парадоксе: случай или творческий замысел (accident or design)? Можно сказать, что микроэволюция — это вечный процесс приспособления биосистемы к надсистеме, но данный процесс, как и труд легендарного Сизифа, никогда не завершится полным успехом. Ибо столь же вечен и эффективен результат действия других факторов микроэволюции, которые вносят некоторую дисгармонию в адаптивное соответствие биосистемы и надсистемы.

Факторы микроэволюции традиционно делят на те, которые умножают изменчивость популяций, и те, которые её ограничивают (3.5; Вермель, 1931; Грант, 1980). Факторы микроэволюции не могут сами по себе обеспечить направленность потока жизни ввиду своей разнонаправленности. Зато они могут повлиять на отдельные подсистемы, а интегральный результат этих микроэволюционных явлений проявится в виде филогенетического сдвига. Хотя в рамках развиваемой концепции направленность филогенеза понимается как результат действия факторов филогенеза, я не считаю факторы микроэволюции совершенно лишёнными направленности. Другое дело, что направление действия факторов микроэволюции может не совпадать с направлением действия факторов филогенеза. Представление о случайности или хаотичности следствий действия факторов микроэволюции

нуждается в уточнении: эта случайность кажущаяся. Каждый микроэволюционный результат направлен, однако таких направлений в биосистеме может быть много и очень разных. Такого рода направленные явления, производящие впечатление случайности, можно считать псевдослучайными (pseudorandom).

Данный вопрос имеет довольно болезненный оттенок в связи с проблемой наследования приобретённых признаков (Бляхер, 1971). Поэтому нелишне будет уточнить, что причины и их следствия на уровнях филогенеза и микроэволюции различны и относительно независимы. Если мутаген вызывает мутацию гена, то причина и следствие здесь очевидны, направленный характер мутации тоже. Относительно ЭПВ направленность мутации может быть иной, прежде всего в связи с вероятным изменением жизнеспособности биосистемы, несущей эту мутацию. Однако для филогенеза эта мутация, да и многие другие, как правило, не будут иметь никакого значения.

Случайность, обычно рассматриваемая в паре контрастирующих понятий (необходимость — случайность), является недостаточно строгим понятием. Эволюционисты часто оперируют этим словом, не пытаясь адаптировать его значение к эволюционным событиям разного уровня вероятности и конкретным эволюционным ситуациям (Берг, 1922а; Дарвин, 1935; Августинек, 1967; Кеньон, Стейнман, 1972; Завадский, 1973; Mayr, 1976; Ли, 1978; Грант, 1980; Лима-де-Фариа, 1991; Красилов, 2001; Скворцов, 2001 и др.). Я хочу обратить внимание читателей на то, что микроэволюционные события могут быть случайными лишь относительно причин и направлений филогенетических сдвигов (гл. 2, 9, 10), в то время как отдельно рассматриваемое микроэволюционное событие может вполне соответствовать статусу необходимого. В этом смысле в книге пишется о псевдослучайных событиях.

Различную направленность явлений микрозволюции и филогенеза можно показать и на примере с отбором. Один из обычных аргументов в арсенале оппонентов дарвинизма состоит в утверждении, что естественный отбор не создает новых качеств, а наоборот, уменьшает разнообразие популяции;

следовательно, это фактор не созидательный, а разрушительный. Дарвинисты, тем не менее, твёрдо уверены, что именно отбор, и только он, является исполнителем творческой роли в процессе эволюции (гл. 6). Можно признать правоту и тех, и других, но частично. В каждом микроэволюционном цикле отбор снижает и численность, и разнообразие подсистем данного поколения (рис. 1). Однако вероятный филогенетический результат действия эволюционного механизма, включающего, кроме прочих, отбор, — сокращение, поддержание на прежнем уровне или увеличение разнообразия подсистем в составе эволюционирующей биосистемы.

В связи с обозначенным противоречием были предложены понятия микроэволюционной и филогенетической сложности (Пучковский, 2006). Микроэволюционная сложность популяции, например, будет максимальной на пике численности и генетического разнообразия. Известному эффекту эволюционного бутылочного горлышка, напротив, соответствует низкая численность и обеднённое генетическое разнообразие популяции.

Из этого следует вывод: микроэволюционные процессы имеют направленность, независимую от направленности филогенеза. Совпадают с направлением филогенеза лишь микроэволюционные процессы, прошедшие через фильтр отбора. Видимо, поиски этого «мостика», соединяющего микроэволюцию и филогенез, являются одной из интереснейших проблем эволюции.

4.2. Избыточность как фактор эволюции

Общая характеристика этого понятия даётся в отдельной главе (5). Наличие в биосистеме некоторого избытка подсистем, функций, структур и т. д. позволяет биосистеме успешно выживать при элиминации некоторых подсистем и приспосабливаться к новым условиям среды. Несомненно избыточным может быть количество особей в большинстве популяций, в тропических лесных биоценозах нередки избыточные виды, и выпадение отдельных из них не способно заметно повлиять на функционирование биоценоза. Универсальность избыточности велика: помимо общего

значения для существования, адаптации и эволюции биосистем (Пучковский, 1998; 1999) она может рассматриваться как фактор эволюции генома позвоночных животных (Оно, 1973), фактор надёжности физиологических систем (Фёдоров, 1988), фактор антропогенеза (Черносвитов, 1992), основа для биологического прогнозирования (Пучковский, 1999).

Хотя в естественных эволюционных ситуациях, а также в их моделях, которые описывали Ч. Дарвин и его последователи, избыток объектов отбора всегда имел место, как фактор эволюции видов и популяций избыточность не рассматривалась. Это было определённое упущение: например, именно избыточность, как считает С. Оно (1973), обеспечивает в процессе эволюции геномные новообразования. Однако этот автор столь же явно недооценивает роль отбора в эволюции. Я же считаю, что именно избыточность делает возможной эволюционную роль отбора (Пучковский, 1990; 1998).

Избыточность — необходимая предпосылка отбора. В той же степени, в какой разнообразными могут пониматься единицы отбора (6.7), широко представлена в эволюционном процессе избыточность. Чем значительней избыточность биосистем, тем больше разнообразие возможных векторов отбора. В такой же зависимости от избыточности находятся дрейф подсистем и изоляция.

Избыточность является фактором, который с полным основанием можно отнести к числу микроэволюционных, ибо он обеспечивает возможность работы отбора, дрейфа и изоляции подсистем. Однако очевидна связь избыточности и с филогенезом, поскольку, пройдя через фильтр отбора, избыточность может обеспечить возможность новообразований филогенетической значимости, в том числе условия для дивергенции потока жизни (Пучковский, 1998; 1999). Сама избыточность может быть представлена в двух вариантах: селективно безразличной (нейтральной) и селективно значимой. Первая избыточность оправдывает возникновение концепции нейтрализма (Кимура, 1985), вторая — делает возможным возникновение филогенетических новшеств (5.6). Разница между нейтральной и селективно значимой избыточностью, как

можно предположить, является преходящей. Но, быть может, именно процесс превращения нейтральной избыточности в избыточность, селективно значимую, пока ещё не нашедший должного объяснения, представляет собой одну из значительных эволюционных проблем. В этой проблеме, похоже, ключевое значение имеет выработка методики, которая обеспечит возможность различать и регистрировать факты превращения одной формы избыточности в другую.

Избыточность можно отнести к числу псевдослучайных явлений: она, с одной стороны, ограничена организационными свойствами самой биосистемы. В этом смысле избыточность популяций и генеративная избыточность организма, как правило, неизмеримо больше, чем избыточность биоценозов, а в пределах многоклеточного организма можно обнаружить множество других количественно разных примеров избыточности его подсистем. С другой стороны, избыточность может обеспечить не один вектор отбора, а несколько, нередко целый «букет» векторов. В подсистемах биосистемы, эволюцию которой можно рассматривать, избыточность порождает, в соответствии с пониманием Н. Винера (Анохин, 1968; Винер, 1968), незначительное подсистемное новшество. Поначалу это новшество не будет замечено отбором и само по себе лишь несколько обогатит запас генотипической изменчивости популяции (Четвериков, 1968; Дубинин, 1976; Кайданов, 1996). Однако с изменением условий обитания (действует новый селектоген) возникает новый вектор отбора, который будет способствовать, допустим, выживанию именно носителей этого новшества. Сама последовательность названных событий для эволюции популяций широко признана (Darwin, 1886; Плате, 1928; Дарвин, 1935; Дубинин, Глембоцкий, 1967; Шмальгаузен, 1969; Серебровский, 1973; Кайданов, 1996; Алтухов и др., 2004 и др.), не было лишь признания за избыточностью статуса фактора эволюции.

Итак, в ЭПВ избыточность обеспечивает возможность новых векторов отбора и случайных событий (дрейф подсистем) на уровне микроэволюции. Кроме того, избыточность является внутренним условием возможности

филогенетического сдвига, обеспечивая новое направление потока жизни и даже его ветвление. В таком случае избыточность порождает новую организационную особенность биосистемы, которая может явиться уже фактором филогенеза и определить новое направление эволюции. Приведу пример. Наличие двух глаз у млекопитающих обеспечивало широту обзора. Частичное совмещение секторов обзора двух глаз обеспечило возможность образования нового филогенетического направления: возникновения бинокулярного зрения и на этой основе способности определять расстояние до объекта и скорость его перемещений.

Рассмотрим возможные варианты биосистем — с избыточностью и без неё и представим микроэволюционные потенции таких биосистем.

1. В биосистеме каждой адаптивной функции соответствует только одна подсистема. Биосистема с такими свойствами может приспосабливаться к условиям надсистемы только за счёт онтогенетических возможностей, а эволюционный механизм в ней не работает.

2. В биосистеме есть функционально подобные подсистемы, налицо структурная избыточность. Однако функционально подсистемы абсолютно равноценны, поэтому ни отбор, ни дрейф подсистем в рамках такой биосистемы не работают.

3. В биосистеме представлены функционально сходные подсистемы (структурная избыточность), они несколько различны (есть функциональная изменчивость как вариант избыточности), однако эти различия не влияют на жизнеспособность подсистем. В такой биосистеме может действовать дрейф подсистем, однако адаптивно значимые эволюционные изменения невозможны.

4. В биосистеме есть структурная и функциональная избыточность: различия в функции подсистем существенно влияют на их жизнеспособность — здесь будет работать естественный отбор. Это пример селективной системы (Пучковский, 1990; 1994), способной при смене поколений приспосабливаться к надсистеме благодаря микроэволюционному механизму.

Особая роль избыточности состоит в том, что только на её основе возможно действие таких факторов микроэволюции, как дрейф подсистем и отбор, а сама изменчивость (в том числе и организационная) есть избыток качества и разнообразия подсистем. Избыточность — нисколько не менее значительный фактор, чем любые другие факторы микроэволюции.

Напомню ситуацию с индустриальным меланизмом, где в популяциях берёзовой пяденицы тёмноокрашенные бабочки были проявлением избыточности, которая стала актуально необходимой при смене условий. В условиях прогрессирующего индустриального загрязнения со временем теперь уже светлоокрашенные бабочки стали резервом, т. е. проявлением избыточности.

Согласно мнению С. Оно (1973), в основе эволюции генома лежит дупликация генов, в частности, новые гены возникают в результате избыточной дупликации старых. Колониальные формы самых различных организмов, от прокариотов до хордовых, возникли как следствие бесполого размножения (Кузьмичёва, 1988), на основе избытка особей.

Заслуживает интереса понятие «эписелекционных» процессов эволюции (Северцов и др., 1990), которые протекают без непосредственного действия отбора и приводят, по мнению авторов, к «адаптивным эписелекционным преобразованиям» в организации биосистем. Сама идея о возникновении в ходе эволюции неселективного эпифеномена, на мой взгляд, является плодотворной, в ней как раз и находит своё точное определение эволюционная сущность избыточности. Избыточность — это сверхселективный эпифеномен, где результат микроэволюционного акта всегда чуть-чуть больше того, что бы вышло при строгой адаптивности эволюции. Однако я считаю полезным внести некоторое уточнение в версию А.С. Северцова и соавторов: эписелекционные изменения поначалу не могут быть адаптивными, ибо критерий адаптивности — успех биосистемы с новым качеством в сравнении с альтернативной организацией как результат отбора. Лишь со временем на основе эписелективных свойств могут сформироваться адаптивные новшества, контролируемые отбором.

4.3. Катастрофогены как факторы эволюции
4.3.1. Идея катастрофизма

Понятие катастроф применяется в научном обиходе довольно широко (Woodcock, Davis, 1978; Любищев, 1982; Raup, 1989; Реймерс, 1990; Колчинский, 2002 и др.). В математике и синергетике теория катастроф сравнительно молода и её возникновение связано с работами Р. Тома 70-х годов (Свирежев, 1987). Однако в палеонтологии речь идет о другой теории катастроф (Charig, 1989), которая значительно старше и начинается с работ Ж. Кювье. Как нередко в таких случаях бывает, оказалось, что донаучные идеи катастрофизма были высказаны в трудах древних мыслителей ещё до нашей эры (Красилов, 1986; Воронцов, 1999).

В концепциях биологической эволюции катастрофизм (включая неокатастрофизм) обычно противопоставляется селектизму (Давиташвили, 1978; Завадский, 1973; Майр, 1981; Любищев, 1982; Татаринов, 1987; Степанов, 1988 и др.). Непримиримость ряда адептов СТЭ (Парамонов, 1945; Степанов, 1959; Завадский, Колчинский, 1977; Назаров, 1984; Борзенков, 1987) имеет явно идеологическую основу и может явиться объектом исследования для социолога или историка. Я считаю, что катастрофизм и селектизм — совершенно равноправные концепции, одинаково незаменимые в теории эволюции, формирование которой ещё предстоит осуществить (Пучковский, 1994; 2009). СТЭ на сегодня — преходящая фаза в развитии синтетической тенденции, начало которой было положено ещё Ч. Дарвином. Начатый синтез знаний многих разделов науки имеет большие перспективы (Levins, 1968; Slobodkin, 1968; Яблоков, Познанин, 1975; Филипченко, 1977; Любищев, 1982; Вернадский, 1989; Воробьева, 1990; Воронцов, 1999) и продолжается в последние десятилетия (Пучковский, 2009; Колчинский, 2010б; Мамкаев, 2010). Полагаю, что антагонизм названных концепций, сменяясь конкуренцией, а потом и равноправным сотрудничеством, вполне может завершиться их синтезом в едином здании будущей теории биологической эволюции.

Стержнем развиваемых взглядов являются следующие рассуждения. В иерархически организованной биосфере все взаимодействующие биосистемы адаптивны (комплементарны) друг другу — как по вертикали (т. е. биосистемы разных уровней организации), так и по горизонтали (биосистемы одного уровня организации). В такой биосфере, явно идеализированной, нет места отбору и эволюции на его основе. В реальной же биосфере слагающие её биосистемы (от макромолекул до биот), да и биосфера в целом, подвергаются действию факторов, более или менее сильно повреждающих названные биосистемы. При этом нарушается адаптивное соответствие биосистем: например, подвергшийся мутации ген уже не вполне комплементарен другим генам и генотипу в целом; нарушенный биоценоз хуже, чем прежде, выполняет экосистемную роль и т. д. И тогда возникает необходимость в действии естественного отбора, который приводит расстроенные межсистемные отношения в более упорядоченное состояние, восстанавливая адаптивность биосистем. Предполагается, что отбор действует на всех уровнях организации живого (6.9), его неизбежность вытекает из того, что адаптивность (комплементарность) межсистемных отношений может нарушаться. Названные нарушения связаны с биосистемными «поломками», которые вызываются случайно действующими достаточно сильными факторами.

4.3.2. Катастрофы в иерархии биосистем

В пределах онтогенетического уровня организации катастрофы представлены мутациями генетических структур и сальтациями, под последними понимаются генетически детерминированные крупные сдвиги в онтогенезе организмов. Вообще, для наследственных структур в пределах клетки или организма характерно наличие хорошо выраженного консерватизма, который обеспечивается разнообразными механизмами, поддерживающими высокую степень защищённости наследственного материала от ошибок и повреждений (Darlington, 1958; Дубинин, 1976; Уотсон, 1978; Айала, Кайгер, 1987; 1988; Фогель, Мотульски, 1989; 1990 и др.). Кроме того, имеются механизмы, которые обеспечивают поддержание разнообразия биосистем и его обновление на

уровнях макромолекул, клеток и организмов. Частично это элементы организации самих биосистем (мейоз, кроссинговер, половой процесс и т. д.), с другой стороны, это действие разнообразных мутагенов. Последние составляют одну из категорий катастрофогенов, следствием их взаимодействия с наследственными структурами являются разнообразные мутации: от точковых до геномных.

На популяционно-видовом уровне обнаруживаются периоды стабильного состояния системы, которые со временем нарушаются её крахом (Darlington, 1958; Уиттекер, 1980; Яблоков, 1987; Сулей, 1989; Кайданов, 1996; Северцов, 2008 и др.). Крушение популяции проявляется в массовой гибели особей, снижении интенсивности размножения, уменьшении генотипического разнообразия. Такая фаза неизбежно наступает вслед за периодом благополучного состояния популяции, даже если не обнаруживается действие неблагоприятных внешних факторов (Collier et al., 1973; Башенина, 1977; Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Шилов, 2003 и др.). Видимо, вне зависимости от конкретных причин краха популяции сами резкие спады численности неизбежны, более того, они необходимы. Здесь полезно вспомнить идею С. Райта (Wright, I960, цит. по: Меттлер, Грегг, 1972) об «адаптивном поле» популяции и необходимости для перехода с одного адаптивного пика на другой появления каких-то чрезвычайных событий, явно неадаптивных в отношении к среде обитания.

Идея неравномерного хода событий и значительной роли случайных явлений в процессе эволюции популяций и видообразования многократно высказывалась в эволюционных концепциях: это мутационизм Г. де Фриза, сальтационизм (Соболев, 1924; Goldscmidt, 1940; Тахтаджян, 1970; Иорданский, 2006), пунктуализм С. Гулда, С. Стенли и Н. Элдреджа (Maynard Smith, 1981; Lewin, 1982; Гулд, 1986), идеи квантовой (Симпсон, 1948), эксплузивной, а также когерентной и некогерентной эволюции (Красилов, 1986). Высказано мнение, что видообразование можно уподобить фазовому переходу (Иванцов, 1927),

Развивающаяся катастрофа популяции приводит к резкому сокращению её численности, нарушению сложившейся системы

скрещиваний, увеличивает вероятность инбридинга либо, напротив, межпопуляционных и межвидовых скрещиваний. При этом увеличивается степень неопределённости будущего популяции: она может со временем вернуться в прежнее состояние, вымереть полностью и, наконец, может существенно обновиться генетически. Видимо, такое развитие событий и есть проявление сущности эволюции популяций: адаптивный сдвиг в организации популяций через неадаптивные катастрофы, результат которых контролируется последующим отбором; жёсткость последнего, поначалу минимальная, может существенно возрастать.

С. Гулд (1986) склонен распространить концепцию пунктуализма (прерывистого равновесия) не только на популяционно-видовой уровень, но и на надвидовые уровни организации жизни. Этому вполне соответствуют взгляды исследователей, признающих в существовании биоценозов и экосистем длительные периоды спокойного течения событий, прерываемые относительно кратковременными этапами революционных изменений в их организации (Красилов, 1977; Жерихин, 1978; Разумовский, 1981; Jablonski, 1989; Назаров, 1991; Анатомия кризисов, 1999). По величине последствий, возникших в сообществе, могут различаться нарушения, бедствия и катастрофы (Бигон и др., 1989). Отмечу, что один из типов динамики фитоценозов К.А. Куркин (1976) называет «мутацией».

Экологические катастрофы могут затрагивать локальные биоценозы и экосистемы, а также более крупные биосистемы вплоть до биот и, видимо, биосферы в целом (Красилов, 1973; 1986; Берггрен и др., 1986; Schopf, 1989; Левченко, 2004). Причины катастроф, как предполагается, могут иметь различную природу, нередко глобальные экологические кризисы оказываются сопряжёнными с плутоническими или космическими воздействиями большой мощности (Herman, 1981; Raup, Sepkosky, 1982; Pollack et al., 1983; Wolbach et al., 1985; Берггрен и др., 1986; Назаров, 1986; Raup, 1989), чему соответствуют очень значительные изменения в биотах континентов и океанов. (См. также обзоры на эту тему: Завадский, Колчинский, 1977; Красилов, 1986; Татаринов, 1987;

Степанов, 1988; Назаров, 1991; Sagan, 1994; Арманд и др., 1999; Астероидно-кометная опасность, 2010).

Предполагается, что именно в периоды глобальных кризисов, когда нарушаются климаксные сообщества, оказывается возможной перестройка биоценозов и экосистем (Соболев, 1924; Красилов, 1973; 1986; Жерихин, 1987), при этом эволюция биосистем обнаруживает в масштабе геологического времени явно выраженную цикличность. Возможно, подобно кризисам популяций кризисы биоценозов и экосистем могут иметь эндогенную обусловленность (Дымина, 1987; Соколов, Барсков, 1988; Ньюмен, 1989; Левченко, Старобогатов, 1990; Стебаев, Пивоварова, 1992). В общей теории систем это предположение уже высказывал в 20-е годы прошлого столетия А.А. Богданов (1989).

4.3.3. Природа катастрофогенов

По своей природе катастрофогены могут быть разнообразными факторами – космическими, а также планетарными: биотическими, физическими, химическими и антропическими. Катастрофа может быть вызвана действием единственного фактора, нескольких или многих факторов. Как природные явления, катастрофогены могут присутствовать в надсистеме (среде обитания) постоянно, периодически или эпизодически. Здесь можно выделить два важных условия: а) катастрофоген — достаточно мощный фактор, способный нарушить организационную целостность биосистемы, открыть её для обновления внутренней структурной информации; б) катастрофоген не должен одинаково сильно действовать на протяжении всей жизни биосистемы, ибо это привело бы к её полному разрушению.

Видимо, второму условию могут соответствовать два варианта (или их сочетание): либо катастрофоген действует лишь изредка, либо восприимчивость биосистемы к его действию периодически возрастает. Первому варианту соответствует, например, циклическая активность Солнца, определяющая периодичность функционирования экосистем и популяций (Чижевский, 1976; Максимов, Ердаков, 1985), второму — наличие в онтогенезе организмов фазы, восприимчивой к действию факторов генотипической

изменчивости, а также в биоквантах любого уровня — акцептивной фазы (3.6). Катастрофогены являются факторами малой специфичности действия и вне зависимости от их природы вызывают неадаптивные изменения (нарушения) в биосистемах.

Мощный фактор, который может быть отнесён к числу катастрофогенов, вне зависимости от его природы взаимодействует не с какой-либо определённой группой организмов, а в первую очередь — с физико-химическими составляющими экосистем и биосферы. Например, космические факторы действуют сначала на планетарную систему Земли (Личков, 1965; Шипунов, 1980; Pollack et al., 1983; Арманд и др., 1999; Балобаев, Шепелев, 2001; Астероидно-кометная опасность, 2010 и др.), т. е. на её гравитационное и магнитное поля, озоновый экран, различные по физической активности и плотности слои атмосферы и т. д. Лишь после этого космический фактор или порождённый им вторичный фактор действует прямо или косвенно на биоты Земли.

Последствия внешнего воздействия оказываются ещё более разнообразными также по той причине, что наряду с вещественно-энергетическими воздействиями возможен сигнальный (информационный) эффект (Шмальгаузен, 1969; Gatlin, 1972; Винер, 2003). Подобную многозначность воздействия на биосистемы можно обнаружить, рассмотрев прочие факторы земной природы. Любой достаточно мощный фактор взаимодействует с геосистемами и вызывает в них множество (комплекс или систему) изменений, каждое из которых само может явиться инициатором явлений, каковые могут множиться по типу цепной реакции. Представление о многозвенных взаимодействиях (системных и межсистемных) лежит в основе современной экологии и учения о биосфере (Вернадский, 1967; Одум, 1975; 1986; Будыко, 1984; Lovelock, 1987; Бигон и др., 1989; Маргалеф, 1992), а науки о прошлом Земли располагают значительным потенциалом соответствующих знаний (Красилов, 1973; Руттен, 1973; Давиташвили, 1977; Берггрен и др., 1986; Современная палеонтология, 1988; Мелекесцев, 1986; Заварзин, 1997; Проблемы

глобальной геодинамики, 2000 и др.).

Космический фактор может повлиять на количественное и качественное проявление других космических факторов (например, через изменение проницаемости земной атмосферы); подействовать на физико-химические свойства какой-либо из планетарных сфер Земли; оказать воздействие на экосистемы — прямо или через цепи опосредованных физико-химических воздействий, а также через комплекс биоценотических и других внутрисистемных и межсистемных взаимодействий. К этому можно добавить, что воздействие может оказаться как вещественно-энергетическим, так и сигнальным. Единичный космический, планетарный (физико-химический, биотический или антропический) фактор, взаимодействуя с системами Земли, вызывает к жизни сложную систему последствий, как экологических, так и эволюционных.

К примеру, причины ледниковых периодов в геологической истории Земли всё ещё не являются окончательно выясненными (Джон и др., 1982), однако их следствия поняты гораздо лучше и они многообразны: это изменения рельефа, формирование озёр и речной сети, изменения климатических показателей, тектоника, влияние на динамику океанических процессов, перераспределение экосистем, фаун и флор, эволюция и вымирание биосистем, эволюция человека и т. д. Очевидно, что какой бы специфический фактор экологических катастроф ни был рассмотрен, предполагаемые причины разрушения и вымирания биосистем всегда более или менее комплексны (Давиташвили, 1969; 1978; Красилов, 1986; Арманд и др., 1999; Калякин, Турубанова, 2003; Астероидно-кометная опасность, 2010).

4.3.4. Эволюционное значение катастрофогенов

Результат действия катастрофогенов — нарушение информационной изолированности биосистем и их готовность в новом состоянии воспринять элементы новой организации. Однако возможны и другие варианты: прежняя организация может восстановиться либо биосистема, утратив

жизнеспособность, вымрет. Новое направление в изменении выживших биосистем прямо не зависит от катастрофогенов. Невзирая на их мощность и масштабность действия, катастрофогены являются факторами микроэволюции биосистем (Пучковский, 1990; 1992), ибо их следствие — изменчивость организации биосистем. Частный случай последствия биосистемных катастроф — генотипическая изменчивость. Подобным образом я понимаю результат действия катастрофогенов на биосистемы любого уровня организации: катастрофогены умножают разнообразие биосистем как одно из проявлений избыточности. Качественная избыточность в организации биосистем является необходимым условием для действия отбора и дрейфа биосистем.

Считаю, что убеждённость многих авторов в совершенной ненаправленности мутационной изменчивости (Darlington, 1958; Берман и др., 1967; Северцов, 1987; Моисеев, 1989) являет пример крайности, нуждающейся в уточнении. В действительности «букет» изменчивости, который можно обнаружить при изучении любого объекта (гена, генома, генофонда популяции), ограничен прежде всего организацией самого объекта (Дубинин, Глембоцкий, 1967; Оно, 1973; Дубинин, 1976; Айала, Кайгер, 1988; Радиация, 1988; Инге-Вечтомов, 1989). Кроме того, проявляет себя некоторая степень специфичности мутагенов; например, колхицин, как известно, является причиной возникновения в основном геномных мутаций. Есть и третий аспект направленности, в данном контексте наиболее существенный: изменение организации биосистемы под действием катастрофогена меняет её положение в ЭПВ (3.4). Совершенно определённо, что мутанты имеют разную жизнеспособность, различной может оказаться их эволюционная судьба и перед лицом случайных событий.

Противники ведущей эволюционной роли естественного отбора (Берг, 1922а; Лима-де-Фариа, 1991 и др.) считают преувеличенной роль случайности в эволюционных построениях дарвинистов, в том числе оценку случайности генотипической изменчивости. Последняя отнюдь не является абсолютно случайной и ничем не ограниченной (Голдовский, 1973; Айала, Кайгер, 1988). О коррелятивной изменчивости

писал ещё Ч. Дарвин; закономерный характер многих проявлений генотипической изменчивости отражён в законе гомологических рядов (Вавилов, 1968); в этой связи интересна версия дестабилизирующей роли искусственного отбора (Беляев, 1981; Воронцов, 1987; Трут, 1991), которая имеет своим следствием увеличение фенотипических проявлений изменчивости вне прямой связи с направлением отбора. Существуют хромосомные механизмы ограничения комбинативной изменчивости (Бородин, 1991). В связи с изучением процесса транспозиций МДГ предполагается способность генома обусловливать неслучайное возникновение приспособительных генетических изменений (Хесин, 1984; Воронцов, 1999). А. Лима-де-Фариа (1991) различает три уровня канализации биологической изменчивости, которые ограничивают её разнообразие: физико-химический, минеральный и генетический.

В рамках развиваемой концепции действие катастрофогенов на биосистемы любого уровня является направленным, однако эти направления в каждом конкретном случае могут быть различными и в этом смысле неопределёнными. Результат действия катастрофогенов, как правило, не совпадает с направленностыо естественного отбора. По этой причине катастрофогены, как и другие факторы микроэволюции, являются, как по своей направленности, так и по результату псевдослучайными.

Экологические катастрофы, которые в зависимости от тяжести последствий именуются в палеонтологии кризисами, катастрофами и катаклизмами (Бенсон, 1986), вызывают более или менее глубокие разрушения не только экосистем и биоценозов, но и любых других биосистем. Нарушение равновесности экосистем и разнообразных биосистем, их частичное разрушение, вымирание ряда видов и популяций, освобождение экологических ниш, снятие многих барьеров для обмена мигрантами, более частое возникновение бастардов — эти и многие другие явления соответствуют организационной изменчивости биосистем различных уровней: от макромолекул до биот. Известно, что к числу наиболее грандиозных катастроф в истории Земли относится вымирание на рубеже мела-

палеогена (глава 13). При этом произошли масштабные изменения целого комплекса физико-химических показателей планетных систем, а катастрофическое вымирание охватило аммонитов, белемнитов и многие другие группы морских беспозвоночных, многие формы фитопланктона, ряд таксонов рептилий. Можно предположить, что более или менее полному разрушению, элиминации и вымиранию подверглись разнообразные подсистемы биосферы, включая биокосные системы и биосистемы различных уровней организации.

Можно видеть две основные роли, выполняемые катастрофогенами в процессе эволюции. Первая из них состоит в том, что взаимодействие внутренних и внешних катастрофогенов влияет на мощность потока жизни, порождая его деление на биокванты, в крайнем случае приводя к вымиранию. Вторая роль катастрофогенов — уже названное выше порождение организационной изменчивости биосистем. В целом же катастрофогенез, обозначая акцептивную фазу биокванта (3.6), «вскрывает» организацию биосистемы и способствует её преобразованию. Направленность организационной изменчивости биосистем является псевдослучайной, адаптивное значение она приобретает только после действия естественного отбора.

4.4. Отбор как фактор эволюции

Тема естественного отбора обсуждается отдельно (глава 6). Поэтому здесь я кратко пишу лишь о трактовке роли отбора в эволюции биосистем в рамках развиваемой концепции. Отбор понимается мною как акт выбора из двух подсистем, одна из которых выживает, другая элиминируется. В этом смысле нет никакого различия в понимании ситуаций, которые принято относить к сфере действия естественного отбора, полового или каких-либо иных «форм» естественного отбора, точно так же и искусственного отбора: во всех случаях действует отбор в единственной и универсальной форме.

Единицей отбора может явиться подсистема любых биосистем: от макромолекулы до экосистемы. При этом понимается, что эволюция конкретной биосистемы может осуществиться при участии отбора составляющих её подсистем. Единица эволюции всегда крупнее, чем единица отбора,

который служит фактором для эволюции биосистемы. Так, эволюция биома основана на отборе её подсистем: экосистем, биоценозов, паразитоценозов, консорций, видов, популяций и, видимо, более мелких биосистем.

В потоке жизни всегда сочетаются элементы адаптивные с неадаптивными, последние возникают как следствие действия катастрофогенов и сохраняются в виде избыточности. Именно адаптивная часть потока жизни формируется в значительной мере как результат действия отбора. Конкретный вектор отбора всегда бывает направлен на определённую часть единицы отбора, именуемую здесь как «адаптивная точка отбора» (АТО). Единица отбора всегда или почти всегда значительней, чем АТО. Видимо, это обстоятельство может представлять определённое «неудобство» для эволюции: каким бы мелким ни был признак, на который направлен отбор в эволюции, например жирафа, единицей отбора всё равно является целая особь. Диспропорция между АТО и единицей отбора, видимо, минимальна для микроорганизмов.

В эволюционном механизме отбор является адаптирующим фактором, так как приводит биосистему в комплементарное соответствие факторам-селектогенам (7.3), которые могут быть как внешними, так и внутренними. Если говорить о направляющих факторах эволюции, то таковыми являются селектогены, а совсем не отбор. Если селектоген направленно меняется (к примеру, происходит прогрессирующая аридизация климата), то отбор в каждом поколении приводит биосистему в адаптивное соответствие меняющемуся климату.

Учёными предложено множество форм отбора, исчисляемое уже многими десятками (6.6). К этому можно добавить несколько меньшее, но тоже впечатляющее богатство функций, вменяемых в эволюционные обязанности отбора неиссякаемой творческой выдумкой эволюционистов. Ко многим ранее названным (Шмальгаузен, 1969; Яблоков, Познанин, 1975; Тимофеев-Ресовский и др., 1977 и др.) С.Н. Родин (1991) добавил ещё одну — функцию распространения полезных мутаций. Учение об отборе вследствие такой тенденции становится всё более аморфным, а его

объяснительные возможности столь же безбрежными, как и возможности всемогущего Творца (Нельсон, 1988; Goldsmith, 1998a). В результате скепсис оппонентов СТЭ приобретает всё большие основания. Само объяснение эволюционной роли отбора в рамках этой концепции рассматривается её критиками как тавтологическое или почти таковое (Поппер, 1983).

С моей точки зрения, у отбора есть одна эволюционная функция: приспособительная. **Отбор — это процесс микроэволюционной адаптации биосистемы к надсистеме через уменьшение числа избыточных подсистем.**

Отбор действует в иерархии биосистем, и его единицами могут быть биосистемы любых уровней: от макромолекул до сообществ. Однако направленности отбора, задаваемой селектогеном, в конкретной биосистеме соответствует АТО (6.8), а результатом взаимодействия отбора и других факторов эволюции является формирование адаптации соответствующего уровня (8.7).

4.5. Дрейф подсистем

Идея дрейфа генов, т. е. случайных изменений в концентрации генов в популяции, не связанных с их селективной ценностью, была предложена С. Райтом и эксплуатируется исследователями при математическом моделировании и экспериментальном изучении эволюции популяций (Ригер, Михаэлис, 1967; Меттлер, Грегг, 1972; Дубинин, 1976; Грант, 1980; Солбриг, Солбриг, 1982 и др.). Широкое применение эта идея нашла в концепции нейтральной эволюции (Кимура, 1985). Вклад дрейфа генов в эволюцию популяций лишь предполагается, проблема его определения пока не решена (Грант, 1980; Кейлоу, 1986). Сама идея возможной эволюции популяций по неселективным различиям особей вполне допустима, хотя вероятный эволюционный сдвиг на основе дрейфа генов вряд ли может быть существенным. В процессе самоорганизации живых систем ненаправленный дрейф не может породить новую информацию (Эйген, Винклер, 1979). Это соображение весьма существенно для понимания адаптации, однако не может явиться запретом для формирования неадаптивных или слабо адаптивных признаков.

Возможно, что в эволюции любых биосистем, где есть

избыточные подсистемы и допустимо действие отбора, вероятен и дрейф подсистем. По аналогии с дрейфом генов **под дрейфом подсистем я понимаю неселективное изменение состава подсистем в биосистеме.** Дрейф подсистем — гипотеза, для верификации которой вряд ли скоро будут найдены надёжные способы экспериментального подтверждения. Пока эта идея может опереться лишь на применение методов, общих для теоретической биологии.

На мой взгляд, в явлениях горизонтального переноса (Кордюм, 1982; Маргелис, 1983; Хесин, 1984; Грант, 1991; Лима-де-Фариа, 1991; Воронцов, 1999; Прозоров, 2000) дрейфу генов близко соответствует случайная компонента этой категории изменения генетических систем. На уровне эволюции популяций я бы предпочел говорить о дрейфе генотипов и особей как основных подсистем на этом уровне организации.

В островной биогеографии накоплено много фактов, которым соответствует идея о становлении относительно хорошо изолированных экосистем (Mac-Arthur, Wilson, 1967; Майр, 1968; Бигон и др., 1989). Если в фазе насыщенности экосистемы вымирание видов или появление новых видов является, в основном, селективным процессом, то в ненасыщенную экосистему, в силу стечения случайных обстоятельств, могут внедряться иммигранты из числа не «самых достойных». Здесь уместно напомнить, что в процессах самоорганизации стохастические эффекты играют наиболее важную роль вблизи точек бифуркации (Николис, Пригожин, 1990).

Океанические острова, где прежде не было хищников, могут заселяться животными, завезёнными сюда случайно (без намерения человека оказать управляющее воздействие на местные экосистемы) или по прихоти мореплавателей, что в любом случае для местных экосистем окажется случайным. Роль хищников могут сыграть случайно завезённые змеи, крысы, одичавшие кошки, свиньи, собаки и т. д. В отсутствие конкурентов каждый из видов может успешно обжить остров, став единственным хищником. Однако для местной экосистемы случайное появление хищника может привести к последствиям

весьма значительным, включая снижение биоразнообразия (Маргалеф, 1992; Пузаченко, 1992; Global biodiversity assessment, 1995; Барсков и др., 1996; Пучковский, 1998; Шварц, 2004).

В проблеме биоразнообразия сообществ на основе математического моделирования рассматривают нейтральные (neutral model) и компромиссные (trade-off model) модели, взаимное вытеснение видов друг другом, случайные события (Chave et al., 2002). По сути, предполагается примерно тот же набор факторов, что и в эволюции популяций.

Видимо, говорить о полной аналогии случайных событий на популяционном уровне эволюции и уровнях эволюции сообществ и экосистем нет достаточных оснований. Но сопоставительные исследования актуальны.

4.6. Наследственность подсистем

Понятие наследственности сложилось как результат длительного изучения биосистем организменного и суборганизменного уровней (Сковрон, 1965; Шмальгаузен, 1969; Воронцов, 1999). Потоки жизни дискретны, проблема воспроизведения биокванта следующего поколения вызвала к жизни и обусловила формирование в процессе эволюции особого аппарата, обеспечивающего достаточно точное копирование организации биокванта родительского поколения. Наследственность в применении к макромолекулам, клеткам, организмам и онтогенезам — общепринятое понятие. Роль наследственности в эволюции — консервативная, это воспроизведение ранее сформированных черт организации, не утративших своей полезности.

Очевидная способность биосистем любого уровня организации с некоторой точностью воспроизводить свою организацию объективно порождает необходимость во введении универсального понятия для обозначения этой способности. Небиологи решительно используют понятие «наследственность» или «память» для описания процессов самоорганизации систем любой природы (Моисеев, 1987; Гринченко, 2004). Биологи, как правило, более осторожны в своих выводах, однако в их среде рождаются сходные мнения.

М.А. Голубец (1984) считает, что биосистемам свойственны память и внутренние регуляторы, их роль на уровне организмов осуществляет генотип, на популяционном — генофонд, на экосистемном уровне — генопласт. Г.Д. Дымина (1987) полагает, что биологические виды играют в биоценозах роль своего рода хромосом и обеспечивают самовоспроизведение биоквантов этого уровня организации.

А.С. Раутиан (1988) пишет о преемственности в эволюции биосистем с позиций палеонтологии, А. Лима-де-Фариа (1991) — о функции «закрепления патерна», которую он склонен обнаруживать среди атомов, молекул и минералов. Х. Патти (1966) считает возможным писать о наследственной упорядоченности в примитивных химических системах. В.И. Василевич (1983) не одобряет применения понятий памяти к биоценозам и экосистемам, сходную позицию занимает Ю.И. Чернов (1984). Однако положительное отношение к памяти надвидовых биосистем, пожалуй, высказывается в литературе чаще, во всяком случае, вполне уверенно (Одум, 1975; Бигон и др., 1989; Banerjee et al., 1990).

Возможно, расширение сферы действия старого, давно устоявшегося понятия и представляет для части учёных некоторое неудобство, однако положительный эффект может оказаться более значительным. Подбор универсального понятия — насущная необходимость. В данном тексте я буду писать о наследственности подсистем любого уровня организации, имея в виду свойство и соответствующий механизм, обеспечивающие относительно точное воспроизведение подсистемы в потоке жизни.

Можно рассматривать названные выше мнения М.А. Голубца и Г.Д. Дыминой как интересные поисковые идеи. О памяти биосистем в общебиологическом смысле пишет также С.Н. Гринченко (2004, с. 59-60). Возможно, наследственный аппарат экосистемы имеет более сложную природу и включает в себя не только виды, но и почвенный запас жизнеспособных семян, что является важным фактором регуляции состава и структуры экосистемы (Петров, 1988). Характеризуя большую роль почвы в жизни экосистемы, Л.О. Карпачевский (1992)

пишет о функции управления экосистемой, консервативной функции, роли памяти, признаках, унаследованных почвой. В целом, по моему мнению, можно говорить о наследственной роли почвы в экосистеме. Отмечу, что по отношению к образованию глинистых минералов пишут об унаследовании структур (Франк-Каменецкий и др., 1991).

При отсутствии действия других факторов эволюции фактор наследственности обеспечивает неизменность положения подсистем в эволюционном пространстве.

4.7. Другие факторы микроэволюции

К области микроэволюции можно отнести ещё несколько факторов: механизмы комбинативной изменчивости, приток биосистем, горизонтальный перенос генов и макромутации. Кроссинговер, мейоз и прочие генетические механизмы формируют комбинативную изменчивость, являющуюся, наряду с мутагенезом, мощным источником избыточности подсистем, составляющих популяции. Приток генов также способствует увеличению избыточности (генотипической изменчивости) на этом уровне, его источник — межпопуляционная и межвидовая гибридизация (Завадский, 1968; Майр, 1968; Грант, 1980; 1991; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004 и др.), а по своей направленности это антипод изоляции. Горизонтальный перенос (Хесин, 1984; Кордюм, 1982; Грант, 1991; Лима-де-Фариа, 1991 и др.) — своеобразный источник изменения организации клеток и особей. В трактовке В.А. Кордюма (1982) названный фактор — типичный катастрофоген, фабрикующий совершенно несуразные, неадаптивиые живые формы. В позиции этого автора очевидна недооценка эволюционной роли отбора.

Макромутации и сальтации иногда квалифицируются как факторы макроэволюции (Назаров, 1991). С моей точки зрения, они представляют собой типичные микроэволюционные явления псевдослучайной направленности, хотя своеобразие носителей макромутаций значительно ярче. На этой основе, возможно, появляются популяции особей с признаками принципиально новой организации. Из таких популяций, вероятно, формируются виды и таксоны надвидовых уровней (Тахтаджян, 1983; Воронцов, 1999, с. 5-13; Стегний, 2010), но ни популяции, ни особи не могут миновать селектирующего

фильтра. Вне зависимости от уровня своеобразия подсистемы она должна быть достаточно жизнеспособной: механизм эволюции любых биосистем включает в себя отбор, действующий на микроэволюционном уровне.

О притоке или миграции подсистем можно говорить в отношении разных уровней организации. Процессу, который по традиции называют притоком генов, фактически соответствует миграция особей, однако можно также представить миграцию видов и сообществ. Все эти явления, изучаемые в эволюционной биологии, биогеографии и экологии (Майр, 1968; Чернов, 1983; Шмальгаузен, 1983; Одум, 1986; Воронов, 1987; Лопатин, 1989; Воронцов, 1999; Яблоков, Юсуфов, 2004 и др.), расширяют поле деятельности отбора и других факторов микроэволюции.

4.8. Взаимодействие факторов микроэволюции

Здесь я рассматриваю взаимодействие факторов, составляющих эволюционный механизм, как микроэволюционных, так и факторов филогенеза (гл. 7). Берутся примеры из широко доступной литературы, как правило, ставшие уже хрестоматийными, ибо смысл такого рассмотрения именно в применении предложенного мною толкования факторов эволюции и их роли. Трактовка эволюционных ситуаций, естественно, может быть более или менее удачной и, как многое другое в этой книге, рассчитана на обсуждение.

Весьма детально описан индустриальный меланизм берёзовой пяденицы в Англии (Эрлих, Холм, 1966; Солбриг, Солбриг, 1982; Рафес, 1990). Давление жизни обеспечивает движение потока жизни в ЭПВ, кванты жизни представлены онтогенезами бабочек. Актуальная роль катастрофогенов (мутагенов) не была обнаружена, но для биосистем уровня популяций характерна значительная избыточность генетического материала, что имеет место и в популяциях берёзовой пяденицы. Из факторов, ограничивающих изменчивость, учёными доказано действие отбора. В эволюционном пространстве жизнеспособность светлых и тёмных бабочек различна, изменчивость в данном случае

является генотипической. Наследственный фактор обеспечивает воспроизводство генотипов и фенотипов при любой направленности отбора, т. е. популяции по окраске особей всегда избыточны, разумеется, в пределах рассматриваемой ситуации.

Направление сдвига в генотипическом составе популяции определяется в основном взаимодействием трёх селектогенов: это окраска стволов деревьев (включая лишайники), на которых располагаются отдыхающие бабочки; окрасочный полиморфизм бабочек в популяциях берёзовой пяденицы; насекомоядные птицы, питающиеся бабочками. Птицы элиминируют часть бабочек во всех популяциях; полиморфизм поддерживается также во всех популяциях; соотношение окрасочных вариантов зависит от фона, т. е. окраски древесных стволов. Ведущая роль в данной ситуации принадлежит последнему селектогену, придающему через соответствующий вектор отбора филогенетическую направленность динамике популяции. Изменение окраски фона, в свою очередь, имеет антропическую обусловленность. Известно, что при улучшении охраны природы постепенный возврат естественной окраски стволов деревьев вызывает обратную направленность динамики состава популяции и постепенное восстановление количественного доминирования светлой формы бабочки.

Разнообразие и динамика популяций наземных улиток рода *Cepaea* (Эрлих, Холм, 1966; Меттлер, Грегг, 1972; Солбриг, Солбриг, 1982; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004), для которых описаны более сложные варианты полиморфизма в окраске и рисунке на поверхности раковины, не поддаются однозначному объяснению. В данном случае существенно то, что соотношение фенотипов в локальных популяциях может зависеть от нескольких векторов отбора, обусловленных разными селектогенами (окраска фона, хищники, физиологические особенности улиток, генетически коррелированные с типом окраски), к чему добавляется возможное действие дрейфа подсистем, роль которого более вероятна в относительно небольших группах улиток.

Упоминания заслуживают популяции ужей (*Natrix*

sipedon) на островах оз. Эри (Эрлих, Холм, 1966). Островные популяции этого вида формируются, в частности, под действием сильного вектора отбора со стороны птиц, поедающих ужей (чайки, цапли, дневные хищные птицы), и людей; элиминации подвергаются в основном тёмноокрашенные особи, более заметные на плоских светлоокрашенных известняковых скалах в прибрежной зоне островов. Однако действие отбора уравновешивается притоком мигрантов из материковых популяций, составленных преимущественно тёмноокрашенными особями. Факторами филогенеза можно считать в данном случае, по меньшей мере, два селектогена: окраску скал, на которых проводят часть времени ужи; хищников, которые элиминируют часть ужей. Эти селектогены взаимодействуют с притоком мигрантов, который выступает как антипод изоляции, препятствующий возникновению особой островной формы ужей через нейтрализацию действия отбора.

Интересные данные были представлены ещё в начале XX века Н.В. Цингером, который дал объяснение образованию рас погремка большого (*Rhinanthus major*) (цит. по: Берман и др., 1967). В объяснении этой эволюционной ситуации некоторые авторы склонны обращаться к «дизруптивному» отбору (Ригер, Михаэлис, 1967; Северцов, 1987; Яблоков, Юсуфов, 1989), своё отношение к которому я высказываю в главе об отборе (6.6). В моём понимании режим выкашивания лугов является фактором изоляции, одновременно он же оказывается селектогеном. На основе избыточности, присущей естественным популяциям погремка большого, селектоген и изолирующий фактор, совмещённые в пространстве и времени, обеспечивают дивергентный характер филогенеза и возникновение различных рас этого вида.

Примеры действия «уравновешивающего» (балансирующего, нормализующего) отбора (Ригер, Михаэлис, 1967; Грант, 1980; Северцов, 1987; Яблоков, Юсуфов, 1989), якобы поддерживающего полиморфизм популяций, могут найти другое объяснение. Имеет место взаимодействие генофонда, законов наследственности Г. Менделя и отбора в его обычной

(т. е. единственной!) форме. Организация амфимиктических популяций проявляет себя в полиморфизме, который воспроизводится из поколения в поколение вне прямой связи с действием отбора либо даже вопреки таковому. Известно, например, что можно снизить долю в популяции рецессивных гомозигот (аа), но самый жёсткий отбор особей вряд ли приведёт к полному исчезновению рецессивного аллеля из популяции. В популяциях берёзовой пяденицы при любой направленности отбора сохраняется полиморфизм, меняется лишь соотношение генотипов и фенотипов. В соответствии с законом Дж.Г. Харди - В. Вайнберга наследственность менделевской популяции воспроизводит полиморфизм из поколения в поколение. Для возникновения нового полиморфизма необходимо действие других факторов, видимо, катастрофогенов. Отбор, как и всегда, проявит свою адаптирующую роль.

Примеры коэволюции дают отношения паразита и хозяина. Для борьбы с кроликами в Австралию в 1950 году был завезён вирус миксома (Солбриг, Солбриг, 1982). Поначалу вирус губил кроликов очень эффективно, однако со временем смертность кроликов от миксоматоза стала снижаться. Считается, что среди вирусов появились мутанты со сниженной вирулентностью, которые смогли уже без помощи человека существовать и воспроизводиться в популяциях кроликов, в отличие от вирусов исходного штамма, которые неизменно губили своих хозяев, но этим (в зимнее время) обрекали на гибель и себя. Среди вирусов, таким образом, взаимодействовали мутации и отбор. Кроме того, себя проявили избыточность и давление жизни, «нашедшие» возможность для продления потока жизни. Кролики поначалу выживали просто в силу своей массовости и, возможно, по причине некоторой генотипически обусловленной избыточности, которая проявилась в стойкости немногих особей к вирусу. Со временем в популяциях кроликов повысилась стойкость к миксоме: при участии жёсткого отбора и, возможно, вновь возникающих мутаций. В целом же картина коэволюции паразита и хозяина вполне типична (Грант, 1991;

Родин, 1991).

Попробуем дать волю воображению и представим себе типичный случай кольцевого ареала, примеры которого авторы, обсуждающие проблему видообразования, приводят почти обязательно (Завадский, 1968; Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Северцов, 1987; Воронцов, 1999 и др.). Если какая-либо причина существенно нарушит сплошность ареала, разорвав его на две эффективно изолированные части, систематик, скорее всего, отнесёт сохранившиеся популяции к двум «хорошим» видам. Для эволюциониста ситуация, наблюдаемая только post factum, напротив, окажется довольно неопределённой. Ортодоксальный сторонник СТЭ ещё раз с удовлетворением констатирует результат творческой роли дарвиновского естественного отбора, пунктуалист обнаружит соответствие концепции прерывистого равновесия. Прогноз на непримиримость представителей двух концепций будет иметь хорошие шансы.

Если отойти от этих двух типовых крайностей, то можно высказать, например, такое объяснение. Срединная часть кольцевого ареала была уничтожена в результате обширной экологической катастрофы неизвестной природы. Её причина в отношении эволюции анализируемой биосистемы (кольцо популяций, видимо, соответствует надвиду) выступает по меньшей мере в трёх эволюционных качествах (факторах). Первое качество — катастрофоген, уничтоживший часть популяций в ареале надвида; второе — фактор изоляции, нарушивший целостность надвида как генетической системы; третье — фактор элиминации как составной части межпопуляционного отбора. В моём понимании версии видообразования, как правило, обнаруживают в трактовке действующих факторов свойство синкретичности.

В селекции организмов большое место занимает закономерная последовательность основных методов, применяемых селекционерами при выведении новых форм (Дубинин, Глембоцкий, 1967; Мюнтцинг, 1967; Лобашов, 1968; Серебровский, 1969; Шмальгаузен, 1969; Инге-Вечтомов, 1989; Жебровский, 2002). Сначала вводятся в действие факторы-катастрофогены — скрещивание и мутагены, что вызывает

частичное разрушение сложившихся биосистем: генотипа, фенотипа, популяции, генофонда. В результате получается «букет» изменчивости, т. е. необходимый избыток разнообразных генотипов, среди которых проводится массовый и индивидуальный отбор. Роль селектогенов, задающих направление отбору, играют цели, которые ставит перед собой селекционер. В последующей работе, если подходящие особи обнаружены, на первые места выходят близкородственное скрещивание и изоляция. Полученную породу, соответствующую требованиям, сохраняют, применяя изоляцию и производя выбраковку особей с нежелательными признаками. На этом этапе полученная порода представляет особый поток жизни, в котором взаимодействуют давление жизни, избыточность (генотипическое разнообразие особей сверх актуально необходимого), селектогены, роль которых играет стандарт породы, и отбор, соответствующий этому стандарту. Биологические кванты в данном примере представлены в двух вариантах: это индивидуумы, а также биоквант, соответствующий популяционному уровню. Акцептивная фаза биокванта соответствует времени породообразования, а стабильная — последующему периоду поддержания выведенной породы.

Селекция организмов (например, домашних собак) является подтверждением предположений о важном значении в филогенезе макромутаций (2.4, 4.7). Многие, если не все, породы собак различаются теми или иными довольно яркими чертами своеобразия, в том числе морфологического и физиологического (Палмер, 1988), которые нередко могут расцениваться как типичные уродства. Это укороченные ноги и челюсти, пегость и монохромность окраски, аномалии в строении волосяного покрова (шнуровидность шерсти, нарушение линьки, почти полное отсутствие шерсти и т. д.), деформации хвоста, висячие уши, неспособность к лаю, миниатюрность или, напротив, гигантизм, акромегалия и многое другое.

4.9. Происхождение факторов эволюции

Проблема возникновения новых факторов эволюции и их смены в эволюционном процессе обсуждалась в ряде обзоров

(Берг, 1922а; 1922б; Шмальгаузен, 1968а; 1969; Завадский, Ермоленко, 1972; Татаринов, 1987; Грант, 1984; Назаров, 1991; Воронцов, 1999). Решение этой проблемы тормозится прежде всего отсутствием единого понимания хотя бы перечня современных факторов эволюции и, тем более, их эволюционной роли. Свою задачу я ограничу кратким соотнесением факторов микроэволюции и филогенеза, которые рассматриваются в рамках развиваемой концепции. Частично об этом сказано в порядке рассмотрения роли каждого из факторов (гл. 4, 7).

К числу наиболее примитивных факторов эволюции можно отнести избыточность, которая в такой же степени предшествовала самой жизни, как и добиологический (предбиологический) отбор (6.6). Избыточность сделала возможным функционирование факторов эволюции, ограничивающих разнообразие подсистем в биосистеме: отбора, изоляции и дрейфа. Избыточность в числе своих проявлений обеспечила организационную изменчивость, а также давление жизни. Давление жизни своим возникновением автоматически спровоцировало противостояние в виде сопротивления среды. Отбор действовал только при наличии селектогенов, представленных собственными свойствами организации примитивных биосистем, конкуренцией между ними и внешними физико-химическими воздействиями умеренной силы. Столь же примитивны (изначальны для биосистем) были катастрофогены, которые, с одной стороны, явились испытанием биосистем на жизнеспособность, с другой — умножали изменчивость биосистем, т. е. способствовали увеличению качественной избыточности. Видимо, все факторы, перечисленные здесь, могут быть отнесены к одной группе **первичных факторов**. Среди них в геологических масштабах времени вряд ли можно (на сегодня) доказательно выделить первые и последние.

К другой группе факторов, условно именуемых **вторичными**, можно отнести биокванты, наследственность подсистем (фактор микроэволюции), ограничения организации (внутренние факторы филогенеза), приток мигрантов, горизонтальный перенос генов, механизмы комбинативной

изменчивости и макромутации. Все эти факторы могли возникнуть лишь при достижении биосистемами соответствующего уровня организованности, а впоследствии эти факторы могли увеличивать свои возможности по мере накопления прогрессивных сдвигов в организации биосистем. Я предполагаю, что деление факторов эволюции на первичные и вторичные потребует уточнения.

4.10. Резюме

Объектами микроэволюции являются подсистемы, составляющие эволюционирующую биосистему. Микроэволюционные процессы имеют направленность, частично независимую от адаптивной направленности филогенеза, поэтому их можно считать псевдослучайными. Избыточность является важным фактором микроэволюции, на основе которого возможна работа отбора, дрейфа генов и изоляции. Избыточность обеспечивает возможность новообразований в эволюции. Отбор действует в селективной системе, обладающей структурной и функциональной избыточностью. Избыточность как сверхселективный феномен в ходе эволюции может нарастать.

Катастрофизм и селектизм — равноправные концепции, одинаково необходимые для развития теории эволюции. Необходимость естественного отбора в иерархии биосистем обусловлена действием на биосистемы катастрофогенов, нарушающих взаимную комплементарность подсистем в биосфере или её части. Катастрофогены вызывают частичные разрушения биосистем любых уровней — от макромолекул до биосферы. Катастрофогеном может явиться фактор любой природы, достаточно мощный, чтобы вызвать нарушения (неадаптивные изменения организации) биосистем. Любой единичный катастрофоген вызывает в биосфере или экосистеме сложный комплекс последствий разнообразной природы. Катастрофогены являются факторами микроэволюции, следствие которых — неадаптивная организационная изменчивость биосистем. Кроме того, катастрофогены обеспечивают дискретность жизни во времени, подразделяя поток жизни на биокванты.

Отбор имеет в эволюции адаптирующую роль, его работа

направляется селектогенами. Отбор — это процесс микроэволюционной адаптации биосистемы к надсистеме через уменьшение числа избыточных подсистем. Действие отбора может дополняться дрейфом подсистем — неселективным изменением состава подсистем в биосистеме. Наследственность каждой подсистемы любого уровня организации обеспечивает относительно точное воспроизведение подсистем в потоке жизни. Её функция консервативна. К факторам микроэволюции относятся также механизмы комбинативной изменчивости, приток биосистем, горизонтальный перенос генов и мутации, включая макромутации. Все они умножают избыточность биосистем, в пределах которых действует отбор, дрейф и изоляция. В свете изложенного рассматриваются некоторые широко известные эволюционные ситуации, даётся краткая интерпретация.

Факторы микроэволюции и филогенеза подразделены на две группы: первичные и вторичные. К первым отнесены избыточность, отбор, давление жизни, дрейф подсистем, изоляция, катастрофогены, сопротивление среды, селектогены. Ко вторым отнесены биокванты, наследственность подсистем, приток мигрантов, горизонтальный перенос генов, механизмы комбинативной изменчивости, макромутации и ограничения организации биосистем.

Глава 5. ИЗБЫТОЧНОСТЬ - УНИВЕРСАЛЬНОЕ СВОЙСТВО БИОСИСТЕМ

5.1. Введение

Места на Олимпе биологической эволюции давно распределены: бессменно председательствует в роли Зевса естественный отбор, по обе руки от него способствуют процессу творения изменчивость и наследственность, поодаль скромно справляют свои не очень обязательные функции второстепенных небожителей дрейф генов и волны жизни. Однако у всемогущего Зевса-Творца, увы, имеется «ахиллесова пята». Широко распространённое среди простых смертных убеждение в его творческой роли, если приглядеться (6.5) и, например, воспользоваться мнением К. Поппера (1983), окажется принадлежащим к области мифотворчества и метафизики, но отнюдь не науки. Что же касается собственно эмпирической науки (Там же), то для естественного отбора доказанной является лишь его элиминирующая (фильтрующая, бракующая и т. д.) роль.

Строго говоря, на роль творца нового качества в биологической эволюции не годится ни один из общеизвестных факторов, в том числе используемых в рамках СТЭ. А между тем он давно может быть назван: таким фактором, подлинным творцом новых качеств, является избыточность. Впрочем, напомню, что я не сторонник монизма в объяснении биологической эволюции. Новая адаптивная организация возникает в результате взаимодействия нескольких факторов эволюции, и в этом творческом процессе у каждого фактора есть своя, совершенно особая и незаменимая роль.

Избыточность — необходимое свойство технических и кибернетических систем. В биологии это понятие рассматривается относительно редко, хотя иногда ему может придаваться весьма значительная роль: обеспечения, к примеру, надёжности функционирования растительных систем (Гродзинский, 1983) и даже фактора эволюции генома позвоночных животных (Оно, 1973). С позиций физиологии достаточно обстоятельно обсуждает избыточность организма В.И. Фёдоров (1988). При этом автор высказывает мнение о

желательности формирования общебиологической оценки данного понятия. Публикации, где такая оценка произведена, появились (Пучковский, 1998; 1999; 2000).

Предложенное понятие «селективная система» (Пучковский, 1990), в которой действует универсальный механизм микроэволюции биосистем любого уровня организации, предусматривает наличие в биосистеме избыточных подсистем — объектов естественного отбора. Я предполагаю, что избыточность является изначальным и универсальным свойством всех биосистем (4.9), обеспечивающим их существование, приспособление и эволюцию.

В кибернетике и технике избыточность обычно рассматривается в связи с такими понятиями, как надёжность систем и резервирование их структур (Энциклопедия кибернетики, 1974; Надёжность систем энергетики, 1980; Математический энциклопедический словарь, 1988). Обычно имеется в виду избыток структур, информации, различные дополнительные средства и возможности, обеспечивающие надёжное функционирование системы.

Названы основные аспекты избыточности: временно́й, пространственный, информационный, вещественный, энергетический, структурный, функциональный (Пучковский, 1999). Проявления избыточности можно обнаружить в объектах различных разделов биологии: морфологии, экологии, физиологии, этологии и т. д. Например, многие экологические понятия: пластичность, политопность, толерантность, биотический потенциал, многоядность и проч. — имеют в своей основе избыточность соответствующих биосистем. Различные аспекты избыточности представлены в публикации (Пучковский, 1998). Моя сегодняшняя задача — убедить читателя в универсальности этого понятия для характеристики самых различных биосистем и в его столь же универсальной познавательной ценности. **Под избыточностью биосистемы я понимаю способность к надёжному функционированию в меняющихся условиях, обусловленную избытком подсистем, качеств, информации**.

5.2. Избыточность в иерархии биосистем

Избыточность можно обнаружить в биосистемах любого уровня. Разнообразны её проявления в клетке (Либберт, 1982; Маргелис, 1983; Айала, Кайгер, 1987; Альбертс и др., 1994 и др.): это биохимическая избыточность органоидов, наличие избыточной ДНК в геноме, выраженная тотипотентность клетки и проч. Само наличие нейтральных биохимических различий, на чём основаны концепции нейтрализма и дрейфа генов (Дубинин, 1976; Кимура, 1985; Яблоков, Юсуфов, 1989; Воронцов, 1999; Пучковский, 2001; 2009), означает существенную избыточность подсистем клеточного уровня организации. Избыточно количество кодонов, а также сам «алфавит» из 20 аминокислот в обеспечении возможности для кодирования существующего и потенциального разнообразия белков. На этой основе, в частности, образуются антитела к принципиально новым химическим веществам (Ковалёв, 1991).

Избыточность, ограниченная уровнем особи и онтогенеза, весьма многопланова. Она проявляет себя в значительном превышении потенциальных возможностей индивидуальной жизни над необходимой для участия в воспроизводстве в обычных ситуациях (Комфорт, 1967), огромной изменчивости организмов в зависимости от условий обитания (Дарвин, 1928; 1935; Darlington, 1958; Зеликман, 1966; Dobzhansky, 1970; Большаков, 1972; Шварц, 1980; Рейвн и др., 1990; Воронцов, 1999 и др.), в наличии полимерных органов, принципе мультифункциональности (Северцов, 1949), избыточной продукции зигот (Башенина, 1977; Kozlowski, Stearns, 1989) и проч. Избыточность информации присуща феноменам биологической памяти — генетической и неврологической (Алтухов, 1989; Титов, 1990). Комбинативная изменчивость генотипа человека по расчётам может обеспечить такое разнообразие и неповторимость такого количества индивидуумов, которое практически недостижимо, хотя бы по той причине, что во много раз превосходит число атомов в известной нам части Вселенной (Айала, 1981). В целом для онтогенеза организма характерна избыточность организации (Шмальгаузен, 1982), в том числе избыточен прирост структур и энергии в сравнении с нагрузками, обычными для соответствующего возраста.

Замечательна способность организма бурозубок (*Sorex*) проявлять значительные вариации массы тела и органов, как в сезонном аспекте (Dehnel, 1949; Pucek, 1965), так и в биотопическом (Пучковский, 1969). Очевидно, что примеров избыточности на этом уровне организации можно привести сколько угодно много.

Особенно велика степень избыточности в поведении особей. В ряду таких этологических понятий, как врождённый рефлекс, импринтинг, приобретённый рефлекс и рассудочная деятельность, избыточность поведенческих реакций возрастает. Примеры полифункциональности поведенческих реакций можно найти в соответствующей литературе (Wynne-Edwards, 1962; Крушинский, 1977; Мак-Фарленд, 1988; Пучковский, 1998), здесь я приведу один. В условиях недостатка воды самки гиеновых собак (*Lycaon pictus*) иногда сосут подчинённую лактирующую самку (Лавик-Гудолл, Лавик-Гудолл, 1981).

Впрочем, нет единства мнений в науке о головном мозге человека: «Почти зачёркнуты мало на чём базирующиеся представления об избыточности мозга» (Бехтерева, 2008, с. 182). Оценка Н.П. Бехтеревой была высказана (многократно!) на страницах её книги в ответ на конкретные, довольно модные для определённого периода времени мнения, сложившиеся в обществе и основанные на поверхностном знании обывателями функционирования головного мозга и напряжённости его работы. В эволюционном аспекте (включая социальный прогресс) возможности головного мозга приматов, ранних гоминидов и современного человека проявили несомненную избыточность (Пучковский, 1998). Достаточно яркие иллюстрации этой мысли содержатся в монографии о генетике гениальности (Эфроимсон, 2004) и в других публикациях (Крушинский, 1977; Леви-Брюль, 1994 и др.).

Избыточность на популяционно-видовом уровне общеизвестна и проявляет себя столь же многообразно. К примеру, это значительная потенциальная плодовитость популяций и способность быстро наращивать численность при улучшении условий; значительное число локальных популяций, составляющих население процветающих видов; генетическая разнокачественность индивидуумов, включая проявления

популяционного полиморфизма. Удивительная способность популяций современных организмов приспосабливаться к совершенно новым факторам (пестициды, лекарства и проч.) и включать в рацион новые объекты вплоть до пластмасс и искусственных полимеров (см. обзоры: Куркин, 1976; Солбриг , Солбриг, 1982; Соколов, Ильичёв, 1988; Астафьев и др., 1989; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Алтухов и др., 2004 и др.) также может рассматриваться как проявление значительной избыточности биосистем этого уровня.

Многочисленные попытки проведения истребительных мероприятий по отношению к мышевидным грызунам и другим животным с высокой плодовитостью, наносящим человеку очень значительный вред, часто пробуждали к жизни мощные внутрипопуляционные механизмы, которые очень быстро восстанавливали численность популяции (Шварц, 1980; Шилова, 1991). Насыщенность популяций генетически разнообразными особями поразительна (Четвериков, 1968). Одно из проявлений популяционного разнообразия — атавизмы, к числу которых можно отнести редчайшие случаи встречи у самцов бурозубок семенников светлозелёной окраски (Пучковский, 1975), что является нормой для белозубок (*Crocidura*).

Впечатляющими примерами являются массовые миграции животных, среди которых «кочевки до смерти» представляют мощные выплески избытка особей из мест постоянного обитания и размножения (Элтон, 1960; Cloudsley-Thompson, 1978). История расселения колорадского жука (*Leptinotarsa decem-lineata*) в значительной части мирового ареала культуры картофеля весьма примечательна (Тишлер, 1971): растение происходит из мест с влажными и прохладными условиями, жук — из полупустыни. Широко расселившись, в том числе в России, колорадский жук стал представлять очень живучий элемент агробиоценозов.

Видимо, в связи со своеобразием «фактора риска» особенно велика степень разнообразия окраски яиц у обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) (Мальчевский, 1987). Численность в популяциях мышевидных грызунов обеспечивается при массовом участии в размножении сеголетков (весенняя генерация: Шварц и др., 1964), а среди

бурозубок правилом является размножение перезимовавших зверьков. Однако в популяциях бурозубок также могут быть встречены размножающиеся сеголетки, как самки (чаще), так и самцы (Pucek, 1960; Пучковский, 1981), хотя доля их участия в размножении очень непостоянна.

Весьма внушительна избыточность биоценотического уровня организации (Харуэлл и др., 1988), лучше изученная для фитоценозов (Гродзинский, 1983). В лесных биоценозах колоссален почвенный запас семян, грибных спор, которые могут сохраняться жизнеспособными сотни и даже тысячи лет (Дымина, 1987; Петров, 1988; Бигон и др., 1989). Наряду с «банком семян» в почве сохраняется запас вегетативных зачатков растений, личиночных стадий животных. В тропических лесах «годами пребывают в спячке и не растут» молодые деревца (Ньюмен, 1989, с. 98). Обычны, а иногда и многочисленны виды-конкуренты в биоценозах, как современных, так и ископаемых (Darwin, 1886; Давиташвили, 1977; Красилов, 1986; Джиллер, 1988 и др.). Например, совместно обитающие виды бурозубок проявляют выраженную способность дополнять друг друга в осуществлении биоценотической роли при снижении численности вида-доминанта. При этом возрастает относительное обилие количественно второстепенных, как правило, более мелких видов, что оказывается особенно заметным в наиболее благоприятных биотопах (Пучковский, 1973; 1989). Такая способность обеспечивается значительным перекрыванием спектра кормов у симпатрических видов (Сергеев, 1973; Охотина, 1974; Ивантер и др., 1994). Высказано мнение, что устойчивость сообществ базируется на избыточном биоразнообразии (Чернов, 1991).

Подобным образом устойчивость экосистем «обеспечивается избыточностью функциональных компонентов» (Одум, 1986, с. 63). Хотя природа причин, вызывающих в истории Земли вымирание видов и биоценозов, смену экосистем, может иметь самые различные объяснения, сама возможность катастрофических вымираний в масштабах геологически значимого времени не вызывает сомнений (Давиташвили, 1977; Жерихин, 1978; Russell, 1982; Кэрролл, 1993 и др.; глава 13). Ещё более очевиден тот факт, что, несмотря на

подобные катастрофы, биосфера продолжает существовать. Можно с большой долей уверенности предположить, что жизнеспособность биосферы и биомов обеспечивается избыточностью как их самих, так и составляющих их подсистем.

Иной позиции придерживается А.М. Гиляров (Ghilarov, 1997), который считает, что концепция избыточных для экосистемы видов лишена «особого смысла». Противоположное мнение так же трудно серьёзно обосновать, почему окончательное решение этой дилеммы вряд ли, согласно убеждению Гилярова, возможно. Я придерживаюсь мнения, в соответствии с которым структурная избыточность экосистем – важнейшая особенность организации, обеспечивающая их жизнеспособность в меняющихся условиях.

Идею В.И. Вернадского (1967) о давлении жизни также можно свести к избыточности живой материи. Давление жизни обеспечивает её «расползание», пространственную экспансию, своего рода «витальную энтропию», которая сопоставима с энтропией в физическом смысле. В частности, расселение организмов, их миграции и нашествия возможны на основе значительной избыточности надорганизменных биосистем. Особенно успешно это продемонстрировал в ходе собственной эволюции человек (Фоули, 1990).

5.3. Избыточность и некоторые биологические проблемы

По мнению С. Оно (1973), *Homo sapiens* с момента своего появления на арене жизни Земли имел явно избыточные возможности интеллекта. Я не считаю удачным высказывание Оно об эволюционном «предвидении будущих задач, которые... встали перед ним на много тысячелетий позже» (1973, с. 221). Однако можно представить значительную избыточность возможностей головного мозга первобытного человека, которая унаследована и современными людьми. Функциональная избыточность головного мозга человека, на мой взгляд, вполне соответствует концепции П.К. Анохина (1968) об «опережающем отражении». Концепция, несомненно, плодотворная, однако сам термин неудачен. С моей точки зрения, в данном случае правильней говорить не об «опережающем отражении» (логический нонсенс!), а о

способности головного мозга к прогнозированию будущих ситуаций.

Уже из сказанного выше следует, что избыточность самым тесным образом связана с проблемой адаптации биосистем. В полной мере это относится к понятию «адаптивный потенциал» (Жученко, 1987), которое применяется цитируемым автором при рассмотрении онтогенетических и филогенетических адаптаций. Считаю, что «сверхадаптации», выделенные А.Б. Георгиевским (1984; 1989), — это не всегда достаточно изученные, как считает П.В. Пучков (1988), адаптации, которым соответствует очень значительная избыточность.

Внимания заслуживают «адаптации для будущего» — преадаптации (Cuènot, 1925; Георгиевский, 1971) или проспективные адаптации (Симпсон, 1948). Концепция преадаптации Л. Кено инициировала возникновение солидного пласта критической литературы, конструктивность которой оставляет желать лучшего (Георгиевский, 1971; Иорданский, 1973). По моему мнению, любые жизнеспособные биосистемы имеют некоторую степень избыточности, но понятию «преадаптация» соответствует более высокая степень избыточности. Видимо, близкое понимание было высказано в связи с понятием «гиперадаптация» как избыточность систем организма (Bock, Wahlert von, 1965, цит. по: Иорданский, 1990). Соответствующая ей черта организации вполне полезна в первоначальных условиях обитания, однако при смене условий обитания, иногда очень резкой, степень полезности уже имевшейся прежде черты организации сохраняется или даже возрастает. Так случилось с рукой, унаследованной человеком от обезьян (Данилова, 1979).

Естественно, что в данной проблеме большое значение имеет возможность количественно измерить избыточность, как это делается в теории информации. Если обозначить полную информацию, заключённую в биосистеме, как I_1, адаптивную часть информации биосистемы как I_2, а реализованную (в индивидуальной жизни биосистемы) информацию как I_3, то названные показатели окажутся связанными соотношением:

$$I_1 > I_2 > I_3.$$

В расчётах избыточности (Gatlin, 1972) используют две

величины информации: реальной — I_R и потенциальной — I_P. Избыточность получают, вычитая от единицы отношение двух величин информации:

$$1 - I_R / I_P.$$

К этому можно добавить, что новообразование организации с позиций теории информации основано на наличии избыточной информации (Ruyer, 1959; Патти, 1966; Мелик-Гайказян и др., 2001) или информационного «шума» (Аптер, 1970).

Избыточность популяций, выражающаяся в количестве и генетическом разнообразии особей, - необходимое условие их жизнеспособности (Сулей, 1983; 1989). Отмечу также, что К- и г-стратегиям выживания (Mac-Arthur, Wilson, 1967; Пианка, 1981; Пучковский, 2005) соответствует различие в уровнях преимущественно избыточных биосистем: в первом случае велик потенциал возможностей особей, которые имеют невысокую плодовитость, но значительную продолжительность жизни; во втором, напротив - жизнеспособность отдельных индивидуумов невелика, зато велик их количественный избыток (свойство популяции) при высокой плодовитости.

Развитие Ч. Дарвином учения о борьбе за существование и естественном отборе имеет одним из своих оснований именно избыточность биосистем: особей, популяций, видов и биоценозов. В любой ситуации, где эволюционисты рассматривают действие естественного отбора, представлена избыточность биосистем, которые рассматриваются как единицы эволюции. О роли избыточности как фактора эволюции говорится в разделе 4.2.

Среди признаков фенотипа наибольшей избыточностью, видимо, обладает поведение. Вот пример: способность многих птиц из отрядов Воробьинообразные (Passeriformes) и Попугаеобразные (Psittaciformes) к имитации чужих звуков, в том числе голосов различных животных и речи человека (Ильичёв, Силаева, 1990). Цитируемые авторы объясняют происхождение голосовой мимикрии на основе сигнально-адаптивной гипотезы, рассматривая названную способность птиц как биоценологическое явление. К этому можно добавить, что негенетический способ наследования видовых звуков и

песни означает открытость канала связи между биоквантами (поколениями), возможность его засорения звуками чужой природы и, как следствие, увеличение избыточности подсистем, обеспечивающих генерацию звуков и их приём.

Существование природных очагов трансмиссивных болезней человека и животных во многом зависит от значительной избыточности возбудителей и промежуточных хозяев по целому ряду показателей: это высокая плодовитость, широкий круг возможных хозяев, высокая стойкость к факторам внешней среды и т. д. (Павловский, 1948; Дяченко и др., 1980; Черкасский, 1988).

Проблема избыточности имеет свои весьма актуальные прикладные аспекты. Так, использование урожая растений и животных человеком через посредство охоты, рыболовства, собирательства (Генерозов, Голубин, 1929; Одум, 1975; Бигон и др., 1989; Фоули, 1990; Воронцов, 2001), мероприятия по управлению популяциями или их эффективной охране (Сулей, Уилкокс, 1983; Сулей, 1989; Глушков и др., 1999; Алтухов и др., 2004; Пучковский, 2009б; Дёжкин и др., 2010) мыслимы только на основе должного учёта избыточности популяций и сообществ. Например, В.С. Кирпичников (1990) сообщает о значительном недоиспользовании популяций нерки (*Oncorhynchus nerca*) на Камчатке в 1989—1990 годы, вследствие чего на нерестилища пришло слишком много (относительно ёмкости нерестилищ) производителей и была упущена возможность добыть около четырёх тысяч тонн ценной рыбы. Успешность мероприятий по интродукции и реинтродукции животных видов зависит, в том числе, от количества выпускаемых партий и особей в них, возрастного состава и генетического разнообразия (Кирис, 1973; 1974), формирования локальной популяции (Чесноков, 1989) — системы со значительной избыточностью. Выявление адаптивного потенциала биосистемы (Жученко, 1987) увеличивает возможности её использования в решении разнообразных селекционных и хозяйственных задач.

5.4. Избыточность как адаптивная черта организации биосистем

Избыточность биосистем не может считаться показателем расточительности природы, эволюционной тенденции к

формированию излишеств. Избыточность является общебиологическим свойством, которое прослеживается на всех уровнях организации живой материи и обеспечивает возможность адаптивной эволюции любых биосистем (Пучковский, 1998). По-видимому, избыточность, выраженная у всех биосистем, но в различной степени и в своеобразной форме, частично является адаптивной. Эта своеобразная адаптация имеет очень широкий спектр полезности для её носителей, т. е. **по своей широте и универсальности избыточность соответствует арогенезу.**

Естественный отбор возможен только на основе некоторого избытка подсистем — объектов отбора. Поскольку допустимо существование добиологического отбора (4.9, 6.2), избыточность, несомненно, существовала среди систем, подверженных действию этой формы отбора. Следовательно, избыточность древнее, чем сама жизнь, а с возникновением последней была и продолжает оставаться атрибутом жизни.

Жизнь могла возникнуть и начать существование в виде непрерывного потока только как иерархия совместно существующих уровней организации: макромолекулярного, индивидуального, популяционного, биоценотического и экосистемного. Возможно, так же рано возник биосферный уровень (Левченко, 2010). Все эти уровни возникли одновременно, разумеется, одновременность понимается здесь в масштабах геологического времени.

Первичные биосистемы всех названных уровней могли функционировать, выживать и эволюционировать на основе избытка своих подсистем — иначе не мог бы действовать естественный отбор, а также дрейф подсистем и изоляция. Избыточность, следовательно, один из самых древних арогенезов в истории живой материи. Одновременно это и один из универсальнейших арогенезов, ибо им располагают все ныне существующие и не проявляющие тенденции к вымиранию биосистемы.

5.5. Функциональная избыточность

Согласно взглядам последователей Г. Гегеля и позитивистов, свойства вещей случайны (Поппер, 1983). Разумеется, справедливость этой идеи ограниченна, ибо

свойства вещей, являющихся частями целого, не могут быть совершенно случайными. Естественно, что части (подсистемы) целого имеют комплементарные свойства (Лекявичус, 1986; Пучковский, 1991), однако эта комплементарность также не абсолютна. **Любая подсистема всегда сочетает в себе приспособительные (комплементарные) свойства и свойства случайные.** Например, охотникам давно известна особенность взрослых самцов глухаря (*Tetrao urogallus*), которые утрачивают слух в определённый момент брачной песни (Потапов, 1987).

В самой общей форме высказанный тезис является основой для всех последующих рассуждений об избыточности. При этом из всех её возможных аспектов дальнейшему рассмотрению подвергаются в основном функциональный н структурный, прочие же затрагиваются лишь попутно.

В пределах организма функциональная избыточность обнаруживается, в частности, как мультифункциональность. Однако есть основания распространить этот принцип на другие уровни организации - от макромолекулярного до биоценотического. При этом нередко подсистемы соответствующих биосистем могут иметь функции, в конкретной биосистеме не реализованные. К примеру, сродство гемоглобина к окиси углерода (CO) превосходит таковое к кислороду в 250 раз (Оксенгендлер, 1982)! Однако названное свойство гемоглобина по отношению к угарному газу неадаптивно и означает лишь ещё один пример избыточной функции (точнее — протофункции: 8.9.3).

Напротив, вполне адаптивна поразительная универсальность эвглен (*Euglena*), сочетающих в одноклеточном организме два типа питания — автотрофное и гетеротрофное, т. е. эвглены могут быть в биоценозе как продуцентами, так и консументами. Подобным образом всеядные виды млекопитающих могут исполнять в биоценозе роли консументов первого, второго и даже третьего порядков. Таковы, например, бурый медведь (*Ursus arctos*) и кабан (*Sus scrofa*), популяции которых способны утилизировать растительные и животные объекты, а в крайних случаях выжить за счёт каннибализма. Эти виды, а также серая крыса (*Rattus*

norvegicus) и человек являют собой по строению зубной системы вполне типичных представителей различных отрядов млекопитающих: Хищные (Carnivora), Парнопалые (Artiodactyla), Грызуны (Rodentia) и Приматы (Primates). Однако по спектру питания все они являются типичными всеядными видами. Это значит, что пищеварительная система всех этих видов, несмотря на черты явной специализации в строении зубной системы, сохранила значительный избыток возможностей для утилизации разнообразных кормов. Естественно, судить о питании таких видов палеонтологу на основании только костного материала непросто.

Особи и популяции могут быть для других организмов субстратом (т. е. роль первых в данном случае такова же, как и у косных элементов экосистемы) и названные биосистемы могут быть для паразитов и симбионтов даже средой обитания. В последнем случае организм может являть собой пример экосистемы (Бигон и др., 1989). Нередки проявления паразитизма в пределах одной популяции: это вполне обыкновенно для молодых особей, но встречается и в отношениях взрослых самцов и самок: например, на самке паразитирует самец *Bonellia* (Ковалевский, 1951). Явления избыточности могут быть весьма полезными для биосистем в формировании эволюционных новшеств (Опарин, 1972), а их изучение может помочь исследователю в понимании того, как этот процесс мог протекать.

5.6. Новообразования в эволюции

Видимо, именно в поисках решения проблемы эволюционных новообразований в организации биосистем обращение к избыточности может оказаться весьма перспективным. Резерв структур и функций, в том числе неадаптивных или слабоадаптивных, многофункциональность подсистем (Кашкаров, 1939; Симпсон, 1948; Иванов, 1968; Шмальгаузен, 1968а; Кимура, 1985; Лима-де-Фариа, 1991 и др.) явились основополагающей потенцией для возникновения многоклеточных и колониальных форм, освоения новых адаптивных зон, расширения ареалов таксонов и для других проявлений прогрессивной эволюции. На мой взгляд, наиболее явное отличие арогенеза от других путей

морфофизиологического прогресса (Северцов, 1949; Huxley, 1957; Шмальгаузен, 1969; 1983) — в высокой степени функциональной и структурной избыточности, которой обладает арогенная организация, что обеспечивает адекватную экологическую избыточность носителей этой организации. Само же свойство избыточности может пониматься как примитивнейший арогенез, который столь же древен, как сама жизнь, если следовать идее вечности жизни во Вселенной (Вернадский, 1989), или даже древнее самой жизни, если следовать концепциям земного происхождения жизни.

Проблема новообразований тесно связана с проблемой формы и функции (Северцов, 1949; Тахтаджян, 1970; Серебровский, 1973; Грант, 1984; Северцов, 1990). В понимании функции бытует давняя традиция культивировать телеологическое мировоззрение. Любопытно, что столь же традиционны декларации эволюционистов, выражающих решительное осуждение и полное неприятие телеологии; эти заявления занимают почетное место в трудах на темы эволюции, где им мирно соседствуют явно телеологические толкования уже без критической тональности. Такой странный «симбиоз» имеется в центральных трудах Ж.Б. Ламарка, Ч. Дарвина, в наши дни эту традицию продолжает А.С. Северцов (1990). Он высказывается как решительный противник телеологического мировоззрения (с. 249) и определяет функцию как «назначение морфологической структуры» (с. 91).

Мне представляется более удачным другое толкование функции, в соответствии с которым последняя есть компонент материального взаимодействия между подсистемами (Воробьёва, Мейен, 1988). Моё понимание несколько отличается от названного: **протофункция есть любое возможное воздействие биосистемы (или подсистемы) на другие системы или на саму себя. Полезное для выживания биосистемы воздействие понимается как функция** или функциональный аспект адаптации (8.9).

Избыточность структур и функций биосистем, накопившаяся за предшествующую историю, проявляет себя, в частности, в разнообразных рудиментах и атавизмах, которые могут явиться материалом для возникновения новых адаптаций

(Берг, 1922а; Серебровский, 1973; Красилов, 1997), множество соответствующих примеров приводят названные авторы. Из более свежих примеров приведу следующий: изучая мезозойских рыб Северной Америки рода *Semionotus*, А.Р. Мак Кьюн (McCune, 1990) пришёл к выводу, что среди шиповидных спинных чешуй этих рыб есть атавизмы и эволюционно новые признаки, причём и те, и другие образуются на основе той же самой программы индивидуального развития.

Безразличный характер многих новообразований в ходе эволюции и в то же время их большие потенциальные возможности для последующего развития новых адаптаций признают многие ученые (Darwin, 1886; Берг, 1922а; Шмальгаузен, 1968а; Серебровский, 1973; Лима-де-Фариа, 1991). Очевидно, что главной причиной формирования у млекопитающих шёрстного покрова была его полезность для выживания зверей. Однако попутно возникла иная функция: способность распространять семена, плоды, эктопаразитов и т. д. Такого рода зоохория, индифферентная, а иногда, возможно, и вредная для самих млекопитающих, появившись, со временем приобрела адаптивное значение для биоценоза в целом.

В самом общем виде избыточность биосистем находит вполне удовлетворительное объяснение в философии холизма, в соответствии с которым целое всегда больше суммы его частей (Морган, 1936; Вернадский, 1988; Богданов, 1989). Сообразно этому, любое проявление вполне, казалось бы, безразличного образования дополнительных копий подсистем (от фрагментов ДНК до биоценозов и экосистем) может породить в биосистеме новые протофункции, поначалу лишённые какого-либо влияния на жизнеспособность биосистем. Однако впоследствии, с подключением других факторов микроэволюции и филогенеза, на этой основе могут сформироваться новые адаптации. Нетрудно убедиться, что объединение двух подсистем (генов, клеток, организмов и т. д.) может несколько изменить их функции в самых различных аспектах: влияния генов на фенотип, защиты особей от хищников, терморегуляции, возможности разделения одной адаптивной функции на две (из которых одна окажется новой) в пределах биосистемы и проч.

В каждой биосистеме объединяются материя, энергия и

информация (8.9.5). С точки зрения эволюциониста, наиболее интересен вопрос возникновения новой структурной информации биосистем, иначе говоря, вопрос изменения их организации (Винер, 1958б; Young, 1958; Conrad, 1983). Согласно теории информации, новая информация возникает из информационного шума, который засоряет информационные потоки (Кастлер, 1967; Камшилов, 1970; 1972). Здесь уместно вспомнить о термодинамически неравновесных явлениях и хаосе, на основе которых возникает новый порядок (Пригожин, 1980; 1985; Эткинс, 1987; Banerjee et al., 1990; Эвери, 2006). Так вот, именно избыточность биосистем и представляет собой элемент хаоса в живой материи. Некоторая хаотичность в организации биосистем, с одной стороны, проявляется в их относительной приспособленности, а с другой — обеспечивает тот запас неупорядоченности, из которого только и может возникнуть новая организация в биосистемах. **Избыточнось организации биосистем является потенциальной основой для их дальнейшей эволюции.**

5.7. Когда биосистемы недостаточны

Чем больше примеров избыточности можно обнаружить в живой природе, тем больше оснований предполагать, что биосистемы могут быть и недостаточными. Очевидно, что избыточность и недостаточность — типичный случай вполне симметричной пары контрастирующих понятий, переходное (промежуточное) состояние между которыми соответствует фазе равновесия или неопределённости.

Популяция, выживающая при действии элиминирующих факторов, проявляет избыточность, которая позволяет биосистеме выжить даже в годы неблагоприятного стечения обстоятельств. Вымирающие популяции, напротив, оказываются примерами недостаточных биосистем. Онтогенез особи поначалу демонстрирует несомненную избыточность потенций, которая через фазу равновесия со временем сменяется недостатком жизнеспособности и, по мере старения, завершается естественной смертью особи. Подобным образом в ходе эволюции процветающие биосистемы (виды, биоценозы) со временем уступают место под Солнцем другим биосистемам; перед лицом более конкурентоспособных биосистем

вымирающие биосистемы выглядят как недостаточные.

Однако вымирание биосистем разного ранга в истории Земли всегда означало избыточность биосферы в целом: она выживала за счёт количественного избытка составляющих её подсистем и их функциональных возможностей. Проблема вымирания биосистем (гл. 13) теснейшим образом связана с проблемой избыточности. Вероятно, избыточность — преходящее свойство биосистем. Однако в целом биосистемы продолжают существовать постольку, поскольку сохраняют избыточность. **Живые системы могут быть и недостаточными, однако выживают избыточные.** В частных случаях возможно и выживание биосистем на пределе их возможностей, т. е. уже без избыточности, в критический период. Однако правилом является избыточность выживающих биосистем. Видимо, можно говорить о нижнем пределе избыточности: избыток особей или других подсистем должен обеспечить эффективное функционирование отбора (и других элиминирующих факторов) и поддержание адаптивности биосистемы.

Прогнозы на будущее биосферы и человечества нередко приобретают апокалиптически мрачную окраску, и для этого есть веские основания. Однако универсальное свойство жизни — её избыточность, способная обеспечить потенциал для всех известных направлений эволюции, даёт достаточную основу и для проявлений оптимизма (Пучковский, 1998). Человек, ставший главным фактором эволюции биосферы, ещё имеет возможности для выбора.

5.8. Избыточность и асимметричность живой материи

Для физико-химической природы характерны разнообразные проявления симметрии: положительный и отрицательный заряды, вещество и антивещество, левое и правое и т. д. Живое вещество, существуя за счет абиотической природы, из этой первично избыточной системы извлекает её ингредиенты не случайно, а с выраженной селективностью, нарушая изначальную симметричность (Баблоянц, 1990; Николис, Пригожин, 1990). В этом смысле живые системы несимметричны (диссимметричны, как пишет Вернадский, 2000) и недостаточны, но только в отношении утраченного

разнообразия неорганической природы. К примеру, для живой материи характерна хиральная чистота — наличие в живом только левовращающих аминокислот, составляющих белковые молекулы, и только правовращающих сахаров в РНК и ДНК, в то время как химические процессы в неорганических системах производят с одинаковой частотой и левые, и правые изомеры. Преобладало мнение, что у наукн нет оснований дать определённый ответ, был ли акт возникновения хиральности случайным или действовал отбор более удачных вариантов (Поннамперума, 1977). Согласно более поздним исследованиям, хиральность полезна для жизнедеятельности биосистем (Кеньон, Стейнман, 1972; Кизель, 1980; Белянова, 2002).

Очевидно, избыточность как свойство биосистем прошла многократную проверку отбором и всегда имела и имеет частично адаптивный характер. Определённые проявления избыточности в ходе биологической эволюции были утрачены, их место заняли другие аспекты избыточности, более актуальные. С течением эволюционного времени избыточность меняет своё обличье, но не исчезает.

В проблеме избыточности можно также видеть один из общих аспектов симметрии и её нарушения. Первоначально проявления избыточности, видимо, были столь же вероятны, как и проявления недостаточности. Однако эволюция, равно как и жизнедеятельность биосистем, в значительной степени селективны, а сами эволюционирующие биосистемы со временем приобретают всё менее вероятные свойства. Отбор действует на основе избыточности и в каждый селективный акт обедняет её. Однако в сочетании с другими факторами механизм эволюции способствует воспроизведению, сохранению и развитию избыточности. Если ограничиться рассмотрением эволюционной судьбы подсистем одного уровня, можно обнаружить проявления асимметрии в биологии человека (Фоули, 1990). Биологическая избыточность этого вида дополнена избыточностью поведения, а также интеллектуальной и социальной избыточностью, обнаружившей свои богатейшие потенциальные возможности.

Избыточность живых систем — это пример эпифеномена, универсального для всех форм жизни, изучение которого может

пролить свет не только на организацию, индивидуальную жизнеспособность и адаптивность биосистем, но и на проблему новообразований в процессе биологической эволюции.

5.9. Резюме

Избыточность рассматривается как изначальное, универсальное свойство любых биосистем, обеспечивающее их существование, приспособление и эволюцию. Избыточностью обладают существующие ныне биосистемы всех уровней организации: от субклеточных до экосистем и биосферы. Избыточность биосистем — это способность к надёжному функционированию в меняющихся условиях, обусловленная избытком подсистем, качеств, информации. Давление жизни — одно из проявлений избыточности.

Это понятие позволяет применить новый подход в решении ряда биологических проблем. Избыточность — один из атрибутов жизни, универсальная адаптация арогенного уровня. Проявления функциональной избыточности биосистем разнообразны. Принцип мультифункциональности может быть распространён на биосистемы всех уровней организации. Новообразования в биологической организации формируются на основе избыточности биосистем. В ходе эволюции избыточные биосистемы выживают, а недостаточные — вымирают. Избыточность биосистем — одно из проявлений асимметричности живой материи.

Глава 6. УЧЕНИЕ ОБ ОТБОРЕ

6.1. Введение

В истории эволюционной биологии найдется, видимо, немного тем, которые, подобно учению об отборе, имеют столь сложную судьбу, такое многообразие версий и противостоящих им оппозиционных учений. Для этого раздела знаний характерна высокая степень эмоциональной насыщенности, крайняя идеологизированность и даже политизированность. Идея отбора как фактора эволюции среди эволюционистов, биологов, просвещённых людей, просто обывателей и власть имущих переживала периоды взлёта и падения её популярности, а подчас её судьба приобретала драматический оттенок. Если на Западе отцами-основателями учения об отборе признаны Ч. Дарвин и А. Уоллес, то при советской власти (в бывшем Советском Союзе) первенство Ч. Дарвина сомнению не подвергалось. В этом нашла своё выражение определённая идеология: советская действительность признавала главенство только одной идеи, одного учения, одного лица.

Не всегда достаточно объективным было отношение к дарвиновскому учению о естественном отборе в США, Франции, Германии и других западных государствах (Сковрон, 1965; Завадский, 1973; Назаров, 1974; Рубайлова, 1981; Развитие эволюционной теории в СССР.., 1983; Goldsmith, 1990a; Лима-де-Фариа, 1991; Воронцов, 1999). Зато Россия (и впоследствии Советский Союз) для дарвинизма стала второй родиной (Там же). В современной России отношение к личности Ч. Дарвина, учению о естественном отборе, СТЭ и эволюционной биологии в целом в сравнении с таковыми в СССР обернулось своей противоположностью (Пучковский, 2008; 2009а; Колчинский, 2010а, б; Юсуфов, Магомедова, 2010). Например, нынешняя ориентация в эволюционной биологии Ю.В. Чайковского (2007а, б) может быть определена как оголтелый антидарвинизм.

По названным причинам в научной, учебной и популярной литературе об отборе можно найти весь спектр оценок этого фактора эволюции и степени завершённости учения об отборе. Если подойти к литературным версиям с определённой

тенденцией и подбирать мнения на её основе, то можно убедить не очень искушённого читателя в чём угодно: в абсолютной бесполезности, никчёмности и даже вредности учения об отборе; в достаточной доказательности, могучей объяснительной потенции и всепобеждающей силе теории отбора. Можно найти богатую почву и для всех промежуточных позиций с разнообразием аранжировок, полутонов и нюансов. Человек из числа более подготовленных соберёт подходящую композицию из высказываний об отборе для любого мировоззрения и на любой вкус. Исследователь со склонностью к теоретизированиям либо с богатым воображением придёт в экстаз от богатейших возможностей для конструирования научных, философских и просто фантастических картин формообразования и, конечно, не замедлит воспользоваться этим богатством. У пишущего на тему отбора всегда есть риск скользнуть в одно из этих русел и даже совместить движение с дрейфом в других направлениях. Постараюсь избежать этих накатанных дорог, но трудности для всех пишущих действительно велики.

6.2. Эволюция материи и принцип отбора

Сама идея отбора как фактора биологической эволюции широко вошла в научный обиход благодаря исследованиям Ч. Дарвина и А. Уоллеса, прежде всего фундаментальной книге Ч. Дарвина «Происхождение видов...». И в этом смысле ничего не меняют изыскания историков науки, которые обнаружили немало предшественников Ч. Дарвина и А. Уоллеса в формировании учения о естественном отборе (Лункевич, 1960; Сковрон, 1965; Рубайлова, 1981; Воронцов, 1999; Эвери, 2006). С появлением учения об отборе его основная идея широко проявила себя в различных направлениях биологии, кроме того, она проникла в сферу небиологических наук: космологию, кибернетику, синергетику, науки о Земле и проч. Логически принцип отбора вполне применим к пониманию эволюции любых систем (Богданов, 1927; 1989; Урманцев, 1988; Тейяр де Шарден, 2001; Пучковский, 2006), включая предбиологические системы (Опарин, 1972; Дикерсон, 1981; Баблоянц, 1990), биосистемы различных уровней (Мазинг, 1972; Любищев, 1973; Тахтаджян, 2001), социальные (Моисеев, 1989), лингвистические

(Винер, 2003) и космические системы (Николис, Пригожин, 1990), творческий процесс (Тимирязев, 1949; Поппер, 1983; Скворцов, 1992).

Принцип отбора может пониматься весьма широко, в частности, для объяснения функционирования систем, где возможно избирательное переключение действующих подсистем, выбор режима функционирования. Однако далее я буду воздерживаться от столь широкого толкования идеи отбора, понимая под отбором такой способ эволюции биосистемы, когда её адаптация происходит при уменьшении числа подсистем (6.9.1).

6.3. Синтетизм, синкретизм и дефектность в понимании отбора

Завершая обзор литературы по неодарвинизму и СТЭ, Э. Голдсмит (Goldsmith, 1990a) пишет, что отбор в этих концепциях стал чем-то вроде бога, мистической силой, обеспечивающей неправдоподобно тонкие приспособления к почти любым условиям. В своих выводах этот автор разделяет мнение других исследователей. Видимо, история превращений и эволюции учения о естественном отборе, его судьбах и факторах трансформации могла бы стать прекрасной темой для науковеда.

Обсуждая проблему естественного отбора, можно различить «синкретизм» (Любищев, 1975), т. е. изначально нерасчленённое понимание отбора, элиминации, БЗС и других факторов эволюции, имеющее своим началом труды эволюционистов XIX века, и «синтетизм» — последующее расширение понятия об отборе, фактическое поглощение им других факторов эволюции или, выражаясь ещё более метафорически, «узурпирование» им многих или даже всех эволюционных ролей. Различение двух названных понятий потребует скрупулёзного историко-логического анализа, который, возможно, будет осуществлён историками и науковедами. Мне придется ограничиться констатацией случаев неоправданно широкого толкования естественного отбора. Основательное развитие этой темы потребовало бы особого труда, возможно, даже многотомного. Имея ограниченные возможности, я на нескольких примерах обозначу

принципиальную основу предмета обсуждения.

Синкретичны были названные Ч. Дарвином определения отбора (Дарвин, 1937, с. 128-129) и борьбы за существование, которые и подкреплялись одними и теми же или равноценными примерами. Затрону идею «полового» отбора по Ч. Дарвину, который даже в понимании самого автора понятия имеет с естественным отбором лишь частичную совместимость (Дарвин, 1928; 1937). Все примеры полового отбора являются случаями рассмотрения филогенеза половых различий между особями и видами, где обсуждение действия любых факторов эволюции является только предположительным (так может произойти!). Согласно современным знаниям, в формировании половых различий допустимо взаимодействие генотипической изменчивости, собственно отбора, селектогенов и прочих факторов. Выделение полового отбора настолько же оправданно, как, например, отбора «морфологического», «физиологического», «мозгового», «мочевыделительного» и т. д.

Ещё в 20-е годы нашего столетия А.А. Богданов писал, что «биологический подбор предполагает размножение вместе с наследственностью: общеорганизационная схема включать этого не может, потому что размножение — специальная черта живых организмов» (1989, с. 190). К сожалению, мнение А.А. Богданова широкого распространения не получило, а ошибочное толкование отбора многократно повторялось, модифицировалось и широко тиражировалось. Вот один из примеров: «Под естественным отбором нужно понимать избирательное (дифференциальное) воспроизведение генотипов (или генных комплексов)» (Яблоков, Юсуфов, 2004, с. 132). Авторы, следуя традиции, включили в определение отбора «воспроизведение», т. е. наследственный фактор. Для понимания естественного отбора как «элементарного фактора» эволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977) такое определение непригодно.

Многие авторы склонны наделять только отбор умением порождать в эволюции новые качества (Гаузе, 1939; Шмальгаузен, 1969; Меттлер, Грегг, 1972; Солбриг, Солбриг, 1982; Северцов, 1987 и др.). Появление качественно новых признаков и роль в этом

отбора обсуждается в других разделах монографии (5.6, 8.9).

И.И. Шмальгаузен в своих трудах (1969; 1990) не разграничил достаточно определённо элиминацию, отбор (в том числе позитивный и негативный) и БЗС. В частности, им выражено понимание элиминации как части БЗС (1990, с. 27, 63, 128). Отсутствие чёткости в понимании и разграничении этих понятий встречается и в трудах других авторов (Дарвин, 1935; Берг, 1922а; 1922б; Завадский, 1973; 1977 и др.). В процесс отбора эволюционистами может включаться как составная часть изменчивость, причем Э. Майр считает, что процесс отбора происходит в два этапа, из которых первый — создание изменчивости (Майр, 1981, с. 18).

Р. Фишер в 1930-е годы опубликовал труд, недавно переизданный в России (Фишер, 2011), где автор сформулировал «фундаментальную теорему» естественного отбора: «Скорость увеличения приспособленности любого организма за любое время равняется генетической дисперсии приспособленности в данный момент» (с. 35). На этой же странице автор уточняет: «Теорема точна только в идеальных популяциях». На с. 37 автор пишет: «Доказанная выше фундаментальная теорема обнаруживает по ряду моментов удивительное сходство со вторым законом термодинамики».

В послесловии к изданию Н.В. Глотов пишет: «Был решён ключевой вопрос – дано строгое определение понятия “естественный отбор”» (Фишер, 2011, с. 288). Ничего похожего на определение отбора, тем более – строгое, приведённая выше цитата (и книга в целом) не содержит. К тому же для «строгого определения» потребовалось ещё одно пояснение: в комментарии к фундаментальной теореме уже Л.А. Животовский пишет: «Очевидно, что под организмом Фишер понимает здесь популяцию или вид в целом». Ещё более очевидно, что для читателя проблема в данном случае состоит в том, чтобы соотнести четыре столь разные идеи: второй закон термодинамики, фундаментальную теорему Р. Фишера, высокую оценку последней Н.В. Глотовым и комментарий Л.А. Животовского. Привожу эти цитаты, чтобы не лишить читателя права приобщиться к решению этой увлекательной проблемы. Но выбор – за читателем.

Учение о различных «формах» естественного отбора — яркий пример научной фикции, в которой под видом результата действия одного только отбора, понимаемого неоправданно широко, рассматриваются эволюционные ситуации, где естественно предположить взаимодействие двух или нескольких факторов эволюции (6.6). Труд учёных, которые подробно изучали разнообразные примеры биологической эволюции и в виде обобщений предлагали очередную форму естественного отбора (обзоры: Ригер, Михаэлис, 1967; Шмальгаузен, 1969; Меттлер, Грегг, 1972; Emlen, 1973; Давиташвили, 1977; Dobzhansky et al., 1977; Рубайлова, 1981; Яблоков, Юсуфов, 1989; Воронцов, 1999; Назаров, 2007 и др.), несомненно, сохраняет научную значимость, однако в их интерпретацию необходимо внести определённые изменения.

На мой взгляд, большинства из предложенных «форм» естественного отбора в природе не существует, они известны лишь в теории как порождение творчества ученых. Этот вопрос обсуждается отдельно (6.6).

Синтетизм в понимании естественного отбора хорошо иллюстрирует следующая цитата: «Отбор является процессом взаимодействия многих факторов и в том числе среды, наследственности и онтогении» (Завадский, 1968, с. 344). Синтетическая идея, высказанная К.М. Завадским, воспроизводится в трудах других учёных (Берман и др., 1967; Иорданский, 1973; 1988; Майр, 1981; Бигон и др., 1989; Фоули, 1990 и др.).

Нередки и дефектные определения, в которых утрачена необходимая часть отбора. Вот определение Н.Н. Моисеева (1989, с. 4): «Термином отбор я буду называть совокупность правил (законов, процедур), отображающих виртуальное множество на множество реализуемых состояний». Видимо, такое определение привычно программистам и математикам и было бы универсальным для многих систем. Однако синтетичность его очевидна («совокупность неких правил»), как и дефектность: идея элиминации утеряна. Версия определения отбора без упоминания элиминации используется и другими авторами (Шмальгаузен, 1969; Pianka, 1983; Георгиевский, 1989; Фоули, 1990; Яблоков, Юсуфов, 2004 и др.). Приведу ещё

пример: «Естественный отбор состоит в неслучайном избирательном сохранении изменчивых генотипов» (Меттлер, Грегг, 1972, с. 145). Между тем направленность естественного отбора (наличие вектора) можно понять только в сравнении лучше приспособленных (выжившие) и хуже приспособленных (элиминируемые подсистемы).

Синкретически-синтетическая тенденция проявила себя ярчайшим образом в понимании «творческой» роли естественного отбора, которая по универсальности и всемогуществу, действительно, мало отличима от роли творца (Любищев, 1982; Goldsmith, 1990a). Сами авторы, разделяющие эту версию, надо полагать, в большинстве являлись убеждённейшими атеистами и материалистами (Парамонов, 1945; Симпсон, 1948; Берман и др., 1967; Шмальгаузен, 1969; Микулинский, Полянский, 1983; Северцов, 1987; 1990; Иорданский, 1988 и др.) – во всяком случае, на момент написания цитируемых трудов. Парадокс, который в истории науки и общества имеет немало аналогий (Ичас, 1994): слишком большое старание в стремлении не впасть в идеализм ведёт к идеализации научного понятия, его деформированному, во многом гипертрофированному объяснению и фактическому сотворению атеистического идола. Вероятно, атеистический идол значительно уступает в привлекательности образу Бога, который сформировался в цивилизованном обществе, даже в глазах неверующего. Возможно, этим можно объяснить своеобразный Ренессанс креационизма, имеющий быть в последние десятилетия (Грант, 1991; Девятова, 1993; Воронцов, 1999; Колчинский, 2010б).

Объяснительная ценность научных построений, неоправданно широко трактующих эволюционную роль естественного отбора, действительно, невелика (Нельсон, 1988). Многие ученые (Берг, 1922а; 1977; Соболев, 1924; Морган, 1936; Четвериков, 1968; Оно, 1973; Gould, 1977a, b; Kimura, 1979; Грант, 1980; 1991; Шварц, 1980; Кордюм, 1982; Маргелис, 1983; Кейлоу, 1986; Красилов, 1986; Воронцов, 1987; Goldsmith, 1990a; Wade, Kalisz, 1990; Лима-де-Фариа, 1991 и др.) не приемлют версии об отборе, в которых он выступает в роли всемогущего, универсального и всепоглощающего фактора, единственно ответственного в

механизме эволюции и прогресса живых систем.

Впрочем, ещё Ч. Дарвин писал: «Я убеждён, что естественный отбор был главным, но не исключительным средством, вызвавшим изменения видов» (Дарвин, 1935, с. 583). Тем не менее, в эволюционных концепциях обозначилась своеобразная гносеологическая проблема: необходимость различать эволюцию и естественный отбор (!), нередко понимаемые как синонимы (Пианка, 1981; Shanagan, 1990). Второй из цитируемых авторов считает важным достижением эволюционной теории утверждение идеи об относительной независимости процесса эволюции и процесса естественного отбора!

Синтетическая тенденция давно обозначила себя в формировании весьма сложного понятия «селекция» (Серебровский, 1969; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Инге-Вечтомов, 1989; Жебровский, 2002), которое включает в себя науку о методах создания пород и сортов и отрасль сельскохозяйственного производства. Селекция тождественна искусственной эволюции, объединяющей систему методов и их результат, и в ней давно растворился первоначальный смысл термина «отбор - selection».

6.4. Против отбора

Многообразие имён тех авторов, которые оспаривали идею естественного отбора, высказанных в этой связи мнений и аргументов очень велико, их рассмотрение в сколь-нибудь полной форме потребовало бы особой книги. Такой задачи я перед собой не ставлю, соответствующий материал можно найти в имеющихся обзорах (Берг, 1922а; 1977; Берман и др., 1967; Завадский, 1973; Любищев, 1973-1991; Филипченко, 1977; Рубайлова, 1981; Лима-де-Фариа, 1991; Назаров, 2007). Здесь я приведу лишь некоторые соображения, представляющиеся мне существенными в связи с развиваемой концепцией. Напомню, что часть возражений в адрес концепции селектогенеза обсуждается в других главах книги.

А.А. Любищев (1991) понимает учение о творческой и ведущей эволюционной роли естественного отбора как суеверие и абсурд. Ещё более решительно настроен против концепции отбора А. Лима-де-Фариа (1991, с. 10), который предлагает

слово «отбор» вообще исключить из биологического словаря, ибо отбор в биологии — это миф. Цитируемый автор считает, что в природе отбор, несомненно, существует, но к эволюции он не имеет никакого отношения. В своей научной позиции по этому вопросу Лима-де-Фариа продемонстрировал некоторый «прогресс» в сравнении с временами Дж.Г. Симпсона (1948). Последний писал, что «ни один теоретик, каким бы он ни был антидарвинистом, никогда не отрицал того факта, что естественный отбор оказывает некоторое влияние на эволюцию» (с. 123). Видимо, теперь время работает против концепции селекционизма, а в трудах зарубежных эволюционистов мнение об эволюции, которая совершается без естественного отбора, стало общим местом (Shanagan, 1990). Я не считаю правильным полное неприятие А. Лима-де-Фариа учения об эволюционной роли естественного отбора, однако считаю справедливым сделанный им упрёк эволюционистам в безудержной фабрикации всё новых «форм» отбора (6.6). Счёт им давно идёт на десятки, но эволюционисты «сотворяют» всё новые формы (Бердников, 1991). Недавно теорию отбора обогатил Г.Б. Смирнов (2008), предложив «полинуклеотидный» отбор.

Дарвинизму, дарвинистам и эволюционной биологии в целом это может только повредить, ибо в сложившейся обстановке неизбежно ведёт к дальнейшей девальвации понятия отбора как фактора эволюции. Вместо одного понятия, нуждающегося в дальнейшем обосновании, развитии и использовании, возникла необходимость отстаивать десятки понятий сомнительной ценности и обычно бездоказательных. Высказано, например, мнение, что в своём теперешнем состоянии теория эволюции, основанная на учении о естественном отборе, есть случай «устаревшей ньютоновской парадигмы» (Apáthy, 1990b). Тавтологический характер объяснений сущности и результата действия естественного отбора (Поппер, 1983; Henle, 1991) является свидетельством теоретической слабости соответствующего учения.

Не могут способствовать убедительности для критически мыслящего читателя ссылки на эволюционный результат действия отбора, лишённые попыток или объективной

возможности доказать обоснованность подобных ссылок. Такой бездоказательный стиль стал обычным в литературе на темы палеонтологии, вымирания, морфологии, видообразования и проч. В частности, как правило, без заметных сомнений пишут о роли отбора некоторые палеонтологи (Kurtèn, 1957; Паавер, 1965; Татаринов, 1987; Современная палеонтология, 1988 и др.), хотя реальными возможностями для обоснования эволюционной роли отбора современная палеонтология не располагает. Полезно упомянуть мнение В.Т. Борхвардта (1983): учение об отборе наилучшим образом объясняет механизм эволюции живой природы, но прямых доказательств оно не имеет.

Столь же обычны и бездоказательны высказывания о естественном отборе, который «формирует», «создаёт», «творит», «шлифует» и проч. (Гаузе, 1939; 1984; Солбриг, Солбриг, 1982; Шишкин, 1988; Яблоков, Юсуфов, 1989 и т. д.), количество ссылок с подобными утверждениями легко приумножить. Однако это не прибавит возможностей оспорить, например, мнение С. Оно (1973), который считает, что естественный отбор весьма консервативен, и если бы эволюция целиком и полностью зависела только от него, «то от бактерий произошли бы лишь многочисленные формы бактерий» (с. 11).

Из проведённого обзора можно сделать вывод, что многие эволюционисты, позиционирующие себя как последователи Ч. Дарвина, в действительности весьма вольно обращаются с понятиями из арсенала дарвинизма, СТЭ, да и других эволюционных концепций, запросто превращая значение термина в его противоположность. Геохимик Э.М. Галимов (2009, с. 212), например, пишет: «Естественный отбор эволюционно нейтрален. Отбор может сопровождать как процессы упорядочения, так и процессы деградации. Движущей силой дарвиновской эволюции в действительности является случайное улучшение, которое путём естественного отбора (в конкурентной борьбе) распространяется на весь вид». Чтобы быть правильно понятым, автору следовало бы дать определения ряду понятий в его редакции: таковы «отбор», «дарвиновская эволюция», «случайное улучшение» и проч.

На основе представлений об энтропийной природе

мутационной изменчивости предпринял попытку вывести часть эволюционных явлений из сферы действия отбора В.П. Щербаков (2005, с. 301), который пишет: «Отбор на высокую скорость мутагенеза представляется нелепостью уже хотя бы потому, что для этого ничего не требуется». Беспочвенность аргументации автора этой мысли была показана ранее (Пучковский, 2006).

Можно сказать в заключение следующее: в настоящее время в России мнение широких масс читателей об отборе формируется всё ещё не на основе доказательных экспериментов, фактологической основательности, убедительности различных концепций и возможности их свободного выбора. Благостная картина неоспоримого преимущества учения об отборе перед «антидарвинизмом», которая представлена в учебной литературе и наиболее массовых популярных изданиях советского времени (Завадский, 1973; Завадский, Колчинский, 1977; Константинов, 1979; Георгиевский, 1985; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Северцов, 1987), продолжает воспроизводиться в последние десятилетия (Захаров и др., 1996; Пехов, 2000; Иорданский, 2001; Назаров, 2007 и др.). Эта картина давно не отражает действительного положения в эволюционной биологии и значения для объяснения эволюции учения об отборе.

6.5. Роль отбора в эволюции: разнообразие оценок

В соответствии с традицией написания научных трудов XIX столетия: обширных, многословных и обстоятельных, с обилием подробностей и отступлений, по стилю мало отличающихся от художественной прозы, без должной строгости в терминологии и определениях - в книге самого Ч. Дарвина естественному отбору приписаны разнообразные роли. Названы видообразовательная, историческая, накопительная и прочие роли. Последователи Ч. Дарвина успешно развивали это направление, ими множилось разнообразие позиций в оценке отбора. Эволюционисты могут признавать присутствие отбора в природе без влияния на процесс эволюции (Берг, 1922а; Лима-де-Фариа, 1991); видят ограниченную роль этого фактора в эволюции (Морган, 1936; Майр, 1968; Шварц, 1980; Маргелис, 1983; Воронцов, 1987; Пучковский, 1990; Мамкаев, 2010 и др.); другие считают естественный отбор главным фактором эволюции

живых систем (Парамонов, 1945; Берман и др., 1967; Иорданский, 1988; Короткова, 1988; Алтухов и др., 2004 и др.).

Полезно назвать эволюционные роли, вменяемые эволюционистами естественному отбору, без попытки перечислить все названные когда-либо, но с целью обнаружить многозначительное разнообразие ролей. Достаточно обычно признание учёными в качестве главной функции естественного отбора созидающей или творческой роли (Гаузе, 1939; Берман и др., 1967; Майр, 1968; Солбриг, Солбриг, 1982; Одум; 1986; Шишкин, 1988; Северцов, 1990; Иорданский, 2001 и др.). Весьма обстоятельно, в восьми пунктах, излагает свои представления о творческой роли естественного отбора И.И. Шмальгаузен (1969), которые вполне разделяет А.С. Северцов (1987).

В связи с развитием идей о значимости информационных процессов в природе, появлением теории информации и кибернетики за естественным отбором была признана функция основного фактора преобразования (перекодирования) внешней информации в информацию генотипа (Патти, 1966; Шмальгаузен, 1966; Камшилов, 1972; Gatlin, 1972; Эйген, Шустер, 1982; Kondepudi, 1988; Николис, Пригожин, 1990; Ивашов, 1991; Эвери, 2006). Н.А. Зарёнков (1984) видит в отборе семантико-информационное взаимодействие популяции с внешней средой. Возможно, информационный аспект понимания эволюционного процесса с участием отбора окажется очень перспективным, однако пока его плодотворность не стала очевидной.

Многие авторы склонны видеть в эволюции ведущую, руководящую или направляющую роль отбора, как правило, это те же авторы, что пишут о творческой роли (Гаузе, 1939; Берман и др., 1967; Яблоков, Юсуфов, 1989; Алтухов и др., 2004 и др.). Так же широко распространено признание адаптирующей роли естественного отбора (Берман и др., 1967; Шмальгаузен, 1969; Красилов, 1986; Бигон и др., 1989; Иорданский, 1990 и др.). За отбором может признаваться консервативная роль (Берг, 1922а; 1977; Четвериков, 1968; Оно, 1973; Любищев, 1982 и др.), что в некоторой степени, но далеко не полностью, соответствует представлениям о стабилизирующем действии отбора (Шмальгаузен, 1968а; 1969). Иногда в отборе видят только фактор вымирания (Соболев, 1924).

Типичный пример многоролевого понимания отбора и расширения сферы его действия почти на все проявления эволюции даёт позиция К.М. Завадского (1968), согласно которому отбор вызывает, регулирует, накапливает и интегрирует адаптивные преобразования. Вот ещё пример подобной позиции: «Под эволюцией обычно понимается реципрокное действие естественного отбора» (Ehrlich, Raven, 1964, цит. по: Фоули, 1990). А.С. Северцов (1987) перечислил восемь функций естественного отбора, не назвав, по-видимому, все известные, к тому же после этой публикации С.Н. Родин (1991) предложил ещё одну.

В.А. Красилов (1986) видит в естественном отборе регрессивную форму развития, которая в ходе прогрессивной эволюции преодолевается и изживается, что наиболее отчётливо проявилось в эволюции человека. Есть мнение (Huxley, 1960; Моисеев, 1989), что отбор продолжает действовать и в обществе, однако с индивидов он перешёл на организационные структуры общества.

С.Дж. Гулд (Gould, 1977b) пишет, что он предвидит триумф дарвиновского плюрализма. Возможно, в этом мнении есть определённый резон, однако многообразие ролей, приписываемых отбору — ещё один признак нездорового состояния учения о естественном отборе или «отборе вообще». В качестве примера обесценивания современного понимания отбора напомню об «эволюционно нейтральном» характере отбора (Галимов, 2009, с. 212). Подобные нонсенсы, надо полагать, способны окончательно подорвать доверие к учению об отборе как о факторе эволюции.

С моей точки зрения, реальна адаптирующая эволюционная роль отбора (Пучковский, 1990; 1995; 2006). Заслуживает внимания также роль отбора, выполняемая им в преобразовании информационных процессов (отмечено выше). Однако и здесь отбор взаимодействует с другими факторами, и его собственную роль ещё предстоит уточнить. Несомненный интерес представляет мнение П. Боертона (1981), согласно которому действие отбора связывает уровни микро- и макроэволюции.

Понимание отбора как адаптирующего фактора эволюции

позволяет уменьшить внутреннюю противоречивость учения об отборе. Так называемая дарвиновская тавтология, по поводу которой переломано немало копий (см. обзор: Henle, 1991), как проблема вообще лишается всякой почвы и может более не отвлекать внимание эволюционистов. Впрочем, мобильность учёных в смене устоявшихся мнений не стоит преувеличивать (Поппер, 1983; Ичас, 1994; Cerf and Navasky, 1998; Воронцов, 1999; Пучковский, 2004).

6.6. Формы отбора и их оценка

В системе эволюционных знаний немалое место занимают представления о «формах» естественного отбора. Они есть результат своеобразного процесса научного формообразования, который продолжается и ныне. Уже отмечено выше, что формы отбора, как правило, есть следствие синкретизма или синтетизма в оценке эволюционного механизма и роли в нём отбора. Читателю, который заинтересуется разнообразием форм или типов отбора, можно порекомендовать ряд публикаций, освещающих эту тему (Берман и др., 1967; Ригер, Михаэлис, 1967; Давиташвили, 1969; Шмальгаузен, 1969; Серебровский, 1973; Dobzhansky et al., 1977; Грант, 1980; 1991; Солбриг, Солбриг, 1982; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Воронцов, 1999). Я не вижу необходимости рассматривать все известные формы отбора и ограничусь обсуждением ряда эволюционных ситуаций, из чего можно будет судить о степени полезности основных форм отбора.

Небиологический отбор — общее название для фактора, действующего в соответствии с принципом селективности во многих физико-химических процессах. В частности, признаётся существование предбиологического отбора, который функционировал ещё до возникновения жизни (Патти, 1966; Опарин, 1972; Крепс, 1988); принцип отбора распространён на небиологические объекты Вселенной (Богданов, 1927; 1989; Мозелов, 1983; Поппер, 1983; Урманцев, 1988; Николис, Пригожин, 1990 и др.). Возможно, действием небиологического отбора можно объяснить часть случаев физико-химической диссимметрии живых систем (Гарднер, 1967; Кеньон, Стейнман, 1972; Кизель, 1980; 1985; Вернадский, 1989; Николис, Пригожин, 1990), в то время как для небиологических систем по тем же

показателям характерна симметричность. Пишут об отборе химическом (Дикерсон, 1981), молекулярном (Патти, 1966; Баблоянц, 1990), хотя такие названия, видимо, имеют значение только в конкретном тексте.

В определённом смысле биологи нередко недооценивают универсальность селективного принципа (Пучковский, 2006; 2009а). В частности, он обнаруживает себя во многих функциях живых систем, которые проявляют ярко выраженное (хотя и в разной степени) избирательное отношение к пище, жертвам, местам обитания, другим условиям среды, что очень хорошо известно, например, экологам. В условиях пустыни ярко проявляет себя зависимость многих её обитателей от источников воды. Газели в Сахаре (Ньюби, 1990) с увеличением потребности в воде наращивают потребление сочных растений. Хорошо известна зависимость хищников от количества и доступности подходящих пищевых объектов, с чем связана и география распространения вида (Наумов, 1963; Iriarte et al., 1990 и др.). Высокая степень специфичности и на её основе избирательности присуща ядам змей и пауков (Орлов, Гелашвили, 1985). Учёным давно известно, что бурый медведь чаще маркирует хвойные деревья (Seton, 1937; Пажетнов, 1979); избирательность объектов маркировочного поведения (по породной принадлежности и диаметру дерева) была доказана на большом материале с применением методов математической статистики (Пучковский, 2009в; Пучковский и др., 2012).

Взаимный эволюционный процесс предполагается в системах хищник-жертва и паразит-хозяин (Родин, 1991). В таких случаях можно предполагать действие **реципрокного отбора** (Grant, Grant, 1968; Одум, 1975; 1986; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Фоули, 1990; Длусский и др., 2000). Хорошую модель реципрокного отбора можно обсуждать в отношениях обыкновенной кукушки и её хозяев (Мальчевский, 1987); кукушка, как правило, выбирает гнёзда птиц определённых видов, но и те, в свою очередь, могут выбросить чужое яйцо. Нет оснований считать реципрокный отбор какой-то особой формой, совершенно очевидно, что это название удобно при рассмотрении коэволюции, но составляющие реципрокного отбора - два вектора обычного отбора, сопряжённых в силу

сложившихся ценотических связей между биосистемами.

Считается, что Ч. Дарвин открыл именно **ведущий отбор** (он же движущий, направленный, линейный, рефективный) (Шмальгаузен, 1969; Берман и др., 1967; Ригер, Михаэлис, 1967; Dobzhansky et al., 1977 и др.). Далее в монографии сказано (7.5), что поступательное движение потоку жизни придаёт другой фактор - давление жизни. Специфичность ситуаций, которые описывают для иллюстрации ведущей формы отбора, зависит от характера селектогена - фактора, который задаёт отбору конкретный вектор движения (7.3). Напомню, что селектогену в учении Ч. Дарвина соответствует какой-либо фактор БЗС. В данной категории случаев происходит направленное изменение селектогена: постепенное похолодание, увеличение высоты снежного покрова, иссушение климата, вымирание кормового объекта, прогрессирующее накопление в среде обитания химических загрязнителей и т. д., в связи с чем постоянно и столь же направленно сдвигается «требование» надсистемы (среды обитания) к жизнеспособности, например, особей и популяций. Результатом однонаправленного изменения селектогена является филогенетический сдвиг в ЭПВ, соответствующий филетической эволюции (Симпсон, 1948).

Видимо, направленно менялись под действием отбора, направляемого соответствующим селектогеном, размеры особей многих видов млекопитающих (Gould, 1977a; Шмидт-Ниельсен, 1987). Сходным образом нарастающее загрязнение среды обитания вызвало постепенное изменение в соотношении взрослых особей (с разной окраской) среди популяций берёзовой пяденицы в Англии. Подобное объяснение вполне пригодно для понимания примеров предполагаемого действия естественного отбора, которые приводил Ч. Дарвин: взаимная зависимость в скорости бега волков, борзых собак и их жертв. Общеизвестные и разнообразные примеры из области селекции (Дарвин, 1928; Серебровский, 1969; Генетика и благосостояние человечества, 1981; Алтухов и др., 2004), в которых направленно нарастает продуктивность подсолнечника, пшеницы, молочного скота и т. д., обнаруживают прямую зависимость от селектогена. В данном случае таковым является требование селекционера к хозяйственно значимым показателям объекта

селекции.

Интересный пример эволюции орнитоценоза в Аскании-Нова привёл Н.Н. Семёнов (1988). Можно отметить комплексное антропическое воздействие, в результате которого богатство населения птиц нарастало: в середине XVIII века в Аскании-Нова обитали 33 вида, гнездились 14; к моменту выхода цитируемой публикации (в статусе биосферного заповедника) здесь обитали 223 вида птиц, из которых гнездились 85! Широко известное нарастание стойкости организмов к действию ядохимикатов или паразитов (Тишлер, 1971; Солбриг, Солбриг, 1982; Родин, 1991; Алтухов и др., 2004) имеет своей ведущей причиной соответствующий селектоген.

Немало публикаций в той или иной мере затрагивают тему **стабилизирующего отбора**, у которого, наряду с И.И. Шмальгаузеном, есть и другие авторы, а также другие названия: нормализующий, канализирующий (Ригер, Михаэлис, 1967; Шмальгаузен, 1968а; 1969; Dobzhansky et al., 1977; Воронцов, 1999 и др.). Высказано мнение, что это наиболее широко распространённый тип отбора (Грант, 1980). В соответствующей категории примеров относительная стабильность свойственна условиям надсистемы, в которой обитает интересующая исследователя биосистема. Определённый селектоген, будучи постоянным по интенсивности действия, задаёт соответствующую направленность естественному отбору: сохранение комплементарности биосистемы по отношению к надсистеме. Необходимость в отборе диктуется действием катастрофогенов, которые в каждом поколении нарушают комплементарность биосистем. Однако строгое ограничение, налагаемое селектогеном, имеет своим результатом поддержание достаточного уровня адаптивности.

Относительно «живых ископаемых» привлечение версии стабилизирующего отбора лишено и экспериментальных доказательств, и логических обоснований. Достаточно сказать, что сходство в морфологии организмов не исключает различий в гистологии, физиологии, биохимии, генетике и поведении, о чём на палеонтологическом материале пока судить трудно. Показано, что видимость стабилизирующего отбора может быть

результатом двух уравновешивающих векторов отбора (Северцов, 1990; 1995; Грант, 1991). Подобный случай взаимной нейтрализации микроэволюционных следствий довольно сильного отбора и миграции особей в популяциях ужей на островах оз. Эри рассмотрен выше (4.8).

Для ласки (*Mustela nivalis*) жизненно важной является способность проникать в норы и ходы своих жертв - мелких млекопитающих. В этом свойстве ласка имеет определённое преимущество перед конкурентами – другими хищными млекопитающими. Зато значительная индивидуальная изменчивость размеров тела, столь характерная для многих представителей семейства Mustelidae (Терновский, 1977), в популяциях ласки не отмечается: обозначенный селектоген через отбор оказывает, видимо, стабилизирующее действие.

Скорее всего, именно подобное ограничение условий дикой среды обитания обнаруживается при сравнении одомашненных организмов, фенотипически чрезвычайно разнообразных, с их дикими или вторично одичавшими родственниками, которые фенотипически значительно более однообразны. Частично этот феномен может объясняться как результат действия генетических механизмов, например, комплементарных генетических систем, которые при разведении животных в неволе могут оказаться разъединёнными (монохромно окрашенные особи клеточных норок и т. д.). У диких форм огромна скрытая генотипическая изменчивость (Четвериков, 1968; Dobzhansky, 1970; Дубинин, 1976; Ли, 1978; Кайданов, 1996 и др.).

Задача объяснения относительной стабильности биосистем может оказаться весьма сложной, поскольку её причины могут иметь разную природу. Примеры, имеющие доброкачественную фактическую основу, и которые принято объяснять действием стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1968а; 1969; Шеппард, 1970; Завадский, 1973), я понимаю как результат продолжительного воздействия на биосистему селектогена или их группы, которое обусловливает стабилизирующий эффект. В ЭПВ линия филогенеза будет иметь в результате такого воздействия постоянную направленность без заметного филогенетического сдвига.

Показательно, что обычно используемая графическая схема, назначение которой – помочь читателю составить правильное представление о стабилизирующем отборе (Меттлер, Грегг, 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004 и др.), соответствует **центростремительному отбору** (Simpson, 1953, цит. по: Ригер, Михаэлис, 1967). Если стабилизирующий отбор означает для популяции эволюционный «бег на месте» в стабильных условиях среды при сохранении диапазона популяционной изменчивости, то под действием центростремительного отбора при растущей жёсткости отбора диапазон генетического разнообразия популяции становится всё более узким.

Приглашаю читателя взглянуть на будущее конкретной популяции под действием стабилизирующего отбора (первый случай) и центростремительного (второй) в течение миллионов лет. И решить, какой форме отбора обязана природа сохранением «живых ископаемых» (Шмальгаузен, 1969; Захаров и др., 1996). Кроме того, можно подумать над вопросом: прав ли Н.Н. Воронцов (1999, с. 427), который счёл «стабилизирующий отбор» более удачным названием «центростремительного». На мой взгляд, мнение Воронцова ошибочно, а схема стабилизирующего отбора, не искажающая толкование И.И. Шмальгаузена (1968а; 1969), приводится в публикации (Солбриг, Солбриг, 1982, с. 155),

Так называемый **дизруптивный отбор** и прежде вызывал негативную реакцию или большие сомнения у части эволюционистов (Майр, 1968; Меттлер, Грегг, 1972; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Грант, 1991 и др.), тем не менее он широко «проник» в научную и учебную литературу. Видимо, привлекательность его — в кажущейся убедительности при объяснении дивергенции как формы филогенеза, симпатрического видообразования и даже происхождения полиморфизма. Правдоподобие идеи дизруптивного отбора подкреплялось исследованиями популяционистов, которые в лабораторных и машинных экспериментах иногда получали подходящие результаты (Солбриг, Солбриг, 1982; Грант, 1991; Воронцов, 1999). Если учесть недооценку цитируемыми авторами (Шмальгаузен, 1968а; Галл, 1976; Алтухов и др., 2004)

факторов, направляющих действие отбора, а также нередкую противоречивость результатов, отмечаемую авторами обзоров (Майр, 1974; Грант, 1991; Мейен, 1991), нет оснований считать результаты этих экспериментов надёжным доказательством наличия такого отбора. Само объяснение отличительных свойств дизруптивного отбора авторами разных руководств весьма противоречиво, порекомендую читателю убедиться в этом на немногих примерах (Ригер, Михаэлис, 1967; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Палеонтология и палеоэкология, 1995).

В эволюционных ситуациях, которые приписываются дизруптивному отбору, работает та или иная форма изоляции, что обеспечивает два (или более) относительно независимых направления филогенеза; появляются основания говорить о дивергенции. В моём понимании отбор здесь действует в своей обычной форме, но независимо для каждой из биосистем, теперь уже изолированных друг от друга. Такая изоляция может возникнуть в результате полиплоидизации, гибридизации или их сочетания (Майр, 1968; Левонтин, 1978; Грант, 1980; 1984; Кирпичников, 1990; Даревский, 1995; Воронцов, 1999; Добжанский, 2010).

Не менее важным обстоятельством является возможность объяснить соответствующие эволюционные ситуации без введения излишней сущности, а к таковым я отношу дизруптивный отбор и многие другие «формы» отбора. Во всех случаях, когда предполагается дивергирующее действие этой мифической формы отбора, в той или иной форме присутствует изоляция - полная или частичная. По этой причине одно и то же направление отбора, при некотором различии в составе имевшихся или вновь возникающих мутантов, вполне может со временем привести к накоплению некоторой степени различий в изолятах. Показательна оценка дизруптивного отбора, якобы формирующего и поддерживающего генетический полиморфизм в популяциях: результат действия этой формы отбора «можно представить в виде совместного и попеременного действия ведущего и стабилизирующего отбора» (Яблоков, Юсуфов, 1989, с. 167). Если можно обойтись без дизруптивного отбора, так давайте обойдемся!

Если пытаться объяснить какой бы то ни было формой

отбора возникновение генетического полиморфизма в естественных популяциях, то полезно помнить об умозрительности подобных объяснений, давно вошедших в обзоры и учебники (Меттлер, Грегг, 1972; Грант, 1980; 1991; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Тыщенко, 1992). Если обсуждать косвенные подтверждения роли дизруптивного отбора, то они весьма неубедительны. Многие формы полиморфизма (половой диморфизм, окрасочный полиморфизм, группы крови) имеют обширное таксономическое распространение (Назаров, 2007), что, видимо, соответствует древности этих примеров полиморфизма. Виды и многие более крупные таксоны явно моложе таких форм полиморфизма, эволюционные судьбы таксонов вполне могут развиваться на основе частичной утраты избыточного полиморфизма, и этот феномен может оказаться более значительным по своей эволюционной роли (Лима-де-Фариа, 1991), чем предполагаемое сторонниками СТЭ формирование полиморфизма при ведущей роли отбора. По меньшей мере, причины, действительно сформировавшие полиморфизм, ещё предстоит найти (Меттлер, Грегг, 1972; Dobzhansky et al., 1977; Алтухов, 1989; Кайданов, 1996).

С другой стороны, одновременное действие на популяцию ряда векторов отбора вполне может объяснить и исторически возникшее своеобразие генетически различных форм (пола, биотипа, генотипа), и изменение их долевого соотношения в разных биотопах (местообитаниях) и в разные сезоны года. Кроме того, не стоит забывать об избытке «панселекционизма» (Любищев, 1973; Левонтин, 1978; Георгиевский, 1989), присущего СТЭ, в соответствии с которым все детали строения и функций биосистем обязательно приспособительны. Можно в самой общей ферме предполагать, что в действительности не все проявления полиморфизма контролируются отбором.

Если сравнить три наиболее часто упоминаемые «формы» естественного отбора (движущая, стабилизирующая, дизруптивная), то никакой надобности в их различении нет. В первом случае чётко выражен один вектор отбора, направляемый одним селектогеном. Стабильное состояние биосистемы может иметь место при стабильности селектогена или уравновешивающем взаимодействии двух и более факторов

эволюции: двух векторов отбора, вектора отбора и потока генов и т. д. Полиморфизм популяций может явиться фоном для взаимодействия ряда векторов отбора и, возможно, других факторов эволюции, чему способствует, видимо, и меняющееся разнообразие среды обитания. Функции, приписываемые дизруптивному отбору, вполне могут выполнить совместно действующие разные векторы отбора в сочетании с изоляцией и законами Г. Менделя.

Комплексные изменения фенотипа, которые прямо не связаны с направлением искусственного отбора, послужили основанием для возникновения идеи о **дестабилизирующем искусственном отборе** (Беляев, 1981). По мнению Л.Н. Трутт (1991), в данном случае действует движущая сила отбора, которая одновременно выполняет дестабилизирующую функцию, влияя на изменение онтогенетических регуляторных систем. Н.Н. Воронцов (1987) не считает правильным на основании данных, которыми располагал Д.К. Беляев, говорить о дестабилизирующем отборе, но видит в этих фактах дестабилизацию онтогенеза при снижении интенсивности отбора. В.Н. Стегний (1991) оценивает эту ситуацию по-своему: при доместикационном отборе происходит разрушение сбалансированных генетических блоков, которые в обычных условиях закрыты и не склонны к вариабельности.

Показательно, что обсуждаемые дестабилизирующие эффекты по ряду признаков проявляют конвергентное сходство с другими видами, подвергнутыми доместикации. Так, клеточные лисицы обретают признаки (пегость окраски, вислоухость, деформации хвоста, полиэстральность), вполне обычные у давно одомашненных млекопитающих. Отбор лисиц вёлся в данном случае на приручаемость, что, надо полагать, имело место в истории животноводства и по отношению к другим домашним животным. С моей точки зрения, утверждение Л.Н. Трутт (1991, с. 56) о том, что клеточные лисицы испытывали давление естественного отбора, которое было «даже нисколько не ослаблено», необоснованно, никаких сравнительных характеристик ею не приводится.

Если обсуждать ситуацию на уровне теоретических возможностей, то я склонен разделить мнения Н.Н. Воронцова и

В.Н. Стегния. К этому можно добавить, что генетические механизмы проявили повышенную степень изменчивости на фоне жёсткого искусственного отбора на приручаемость и снижения интенсивности векторов естественного отбора.

На диких лисиц оказывают влияние многие селектогены среды обитания, что имеет своим интегральным результатом стабилизирующий эффект, ибо лисицы с почти любыми резкими отклонениями фенотипа, видимо, имеют пониженную жизнеспособность. Ослабление жёсткости многих векторов естественного отбора при доместикации означало возможность выживания многих особей, которые в диком состоянии были обречены на элиминацию. С другой стороны, обнаружился новый селектоген, соответствующий цели селекции: получить группу доверчивых животных. Довольно жёсткий искусственный отбор привёл к ожидаемому результату (лисы стали более ручными), но также породил и признаки, получение которых не планировалось селекционерами. Результат селекции оказался избыточным, возникли эписелекционные эффекты (Северцов и др., 1991), которые уже проявляли себя при одомашнивании других млекопитающих. В этих примерах можно видеть закономерное изменение ряда признаков фенотипа (номогенез) в результате отбора на приручаемость, которое можно квалифицировать как параллелизм в филогенезе одомашниваемых свиней, крупного рогатого скота, собак, лисиц и проч.

Нередко эволюционисты оперируют понятиями **положительного** и **отрицательного** отбора (Шмальгаузен, 1969; Куркин, 1976; Северцов, 1987; Тахтаджян, 2001; Назаров, 2007; Проворов и др., 2010). В таком понимании заложена изрядная доля антропоморфизма: предполагается, что положительный отбор благоприятствует носителям полезных признаков, а отрицательный отбор соответствует элиминации биосистем с «плохими» признаками. В селекции находит применение подбор производителей (Дарвин, 1928; Серебровский, 1969), каковой в какой-то степени аналогичен положительному отбору, но подбор проводится человеком.

Рассмотрим пример: человек производит «положительный» выбор белых шаров из множества шаров

белого и чёрного цвета; конечным результатом будут две группы из совершенно одинаковых шаров (только черных и только белых) каждая. В следующем примере из такого же множества чёрных и белых шаров будем «отрицательно» отбирать черные шары и, доведя работу до завершения, получим тот же конечный результат: две однородные группы шаров. Причина состоит в том, что «положительная» и «отрицательная» формы отбора — фикции, лишённые содержания. Народная мудрость подобную ситуацию выразила пословицей: «Что пеньком сову - что сову о пенёк!». Суть отбора в элементарном случае - выбор одной подсистемы из двух, сходных, но несколько различных. Если жених только один, то невеста, решившая выйти замуж, выбора не имеет. Если женихов двое (или больше), выбирая «позитивно», она неизбежно выбирает и «негативно». Отбор имеет двоичную природу (6.9) подобно тому, как ножницы - это система из двух ножей. Попробуйте одной половиной ножниц разрезать материю «положительно», и вы получите неплохую аналогию «положительного» отбора.

Подобным образом можно анализировать «балансирующий», «нормализующий», «центробежный» и некоторые другие «формы» отбора. При рассмотрении соответствующих эволюционных ситуаций можно предположить сопряжённое действие двух или более векторов отбора, с которыми взаимодействуют какие-либо из других факторов эволюции. Была предложена идея «средового» отбора (habitat selection: Grand, 2002), которая вряд ли имеет значение за пределами конкретного текста.

Некоторые случаи отбора, которые могут именоваться как «групповой», «видовой», «биоценотический» и т. д., будут затронуты в дальнейшем тексте в связи с рассмотрением единиц отбора (6.7). Мнение же Я.М. Галла (Развитие эволюционной теории в СССР, 1983, с. 264), который оценивает учение о многообразии форм и функций естественного отбора как «самое крупное достижение современного дарвинизма», представляется мне несомненным преувеличением.

Правильнее говорить не о разных формах естественного отбора, а о движущем, стабилизирующем, дивергирующем,

балансирующем, центростремительном и прочих эволюционных эффектах, которые детерминируются взаимодействием нескольких факторов эволюции, в том числе двумя или большим числом селектогенов.

В биологической литературе учебной и научной направленности, в том числе недавно изданной (Пехов, 2000; Иорданский, 2001; Яблоков, Юсуфов, 2004; Назаров, 2007; Клаг, Каммингс, 2009; Рожков и др., 2009), продолжает воспроизводиться учение о формах естественного отбора, причём цитируемые авторы не приводят никаких новых материалов или аргументов в обоснование этого учения.

6.7. Единицы отбора

Напомню, что в основном в монографии рассматриваются проявления селективности биосистем, основанные на структурной избыточности, т. е. единицами отбора оказываются подсистемы биосистем, а каждому акту отбора сопутствует обязательная элиминация «худшей» подсистемы.

Авторами научных и учебных трудов единицами отбора могут пониматься, с разной степенью обоснованности, различные биологические объекты: отдельные признаки и функции организмов (Darwin, 1886; Шмальгаузен, 1961; 1969; Северцов, 1987; 1990 и др.); организмы или фенотипы (Darwin, 1886; Грант, 1980; Кейлоу, 1986 и др.); гены или ДНК (Четвериков, 1968; Weill, Reynaud, 1980; Айала, Кайгер, 1988; Докинз, 1993 и др.); генотипы и геномы (Эрлих, Холм, 1966; Меттлер, Грегг, 1972; Майр, 1974; Левонтин, 1978; Алтухов и др., 2004 и др.); онтогенезы биосистем, включая сукцессионные циклы биоценозов и экосистем (Шмальгаузен, 1969; Дубинин, 1987; Баранецкий и др., 1988; Раутиан, 1988). Для биосистем любых уровней организации, от генов и гамет до биот, можно обнаружить публикации, авторы которых допускали рассмотрение таковых (биосистем) как объектов отбора (Вейсман, 1918; Wynne-Edwards, 1962; Williams, 1966; Stebbins, 1968; Stadnichuk, 1969; Шеппард, 1970; Мазинг, 1972; Emlen, 1973; Maynard Smith, 1981; Одум, 1986; Богданов, 1989; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Пучковский, 2012 и др.). Правомочность применения дарвиновского понятия «естественный отбор» к столь различным биосистемам всегда вызывала множество возражений, достаточно напомнить о

критике в адрес А. Вейсмана в связи с его идеей «зачаткового» отбора (Шмальгаузен, 1969; Завадский, 1973; Рубайлова, 1981). Однако в мою задачу как раз и входит выработка универсального понимания отбора, пригодного для объяснения эволюции если не всех, то возможно большего числа биосистем различных уровней организации.

Наиболее общепринятыми единицами отбора являются ген, генотип, фенотип, особь и онтогенез, из которых все, кроме первой, относятся к одному уровню организации - индивидуальному. Такое положение соответствует широкой известности популяциоцентристских эволюционных концепций, и прежде всего - СТЭ. Напротив, наибольшие возражения как единицы отбора вызывают биосистемы надорганизменных уровней: от группы особей до биот (Уиттекер, 1980; Мэй, 1981; Пианка, 1981; Чернов, 1983; 1984; Алёхин, 1986; Миркин, 1988; Северцов, 1990; Гиляров, 2003; Лекявичус, 2003). Как и в решении многих других эволюционных проблем, наука не располагает критериями, позволяющими дать определённое решение этой проблемы; пока авторы различных точек зрения могут лишь конструировать объяснения в расчёте на их желательно меньшую внутреннюю противоречивость. Я предпочитаю развивать концепцию, в соответствии с которой отбор в универсальной форме участвует в эволюции биосистем всех уровней: от макромолекул до биосферы (Пучковский, 1990; 2006).

Если для последующего обсуждения ограничить свою задачу рассмотрением отбора только особей, то несложно убедиться, что и здесь нас ждут немалые трудности. На это уже обращал внимание К.М. Завадский (1968) в связи с проблемой выделения особей у видов с разными способами размножения, разнообразными вариантами индивидуальности, занимающими промежуточное положение между уровнями организации, и проч. К примеру, особь может быть представлена клеткой, многоклеточным организмом, может включать в себя биоценоз и даже экосистему (Бигон и др., 1989); проблематично выделение единицы отбора для суперорганизмов (Wilson, Sober, 1989) и модульных организмов (Tuomi, Vuorisalo, 1989). В ходе эволюционного симбиогенеза, участвующего в эволюции

колониальных форм, биосистемы существенно меняли свой организационный уровень (Иванов, 1968; Хахина, 1979; Маргелис, 1983; Кузьмичёва, 1988; Эвери, 2006; Гамалей, 2010).

Если в природе гибнет, например, лось (*Alces alces*), то он элиминируется целиком, включая все свои признаки, гены, генотип и фенотип, а также целый комплекс симбионтов, в том числе экто- и эндопаразитов, среди которых вероятны вирусы, бактерии, грибы, гельминты, насекомые и др. Вместе со стельной лосихой обязательно гибнут эмбрионы (обычно два), велика вероятность гибели оставшихся лосят (Филонов, 1983; Данилкин, 1999). Подобным образом вымирание одного вида в биоценозе может явиться причиной вероятного или даже обязательного вымирания другого вида или комплекса видов, находящихся в симбиотической зависимости от первого (Джилберт, 1983; Верещагин, Барышников, 1985; Ньюмен, 1989).

Сказанное даёт основания расширить принцип внутриорганизменной корреляции Ж. Кювье, распространив его действие на биосистемы любого ранга; он проявляет себя весьма далеко идущими связями в иерархии биосистем, усложняя результат элиминации. Думаю, что не будет ошибкой в пределах этого же принципа понимать проявления блочно-иерархического принципа функционирования отбора, предложенного для молекулярного уровня эволюции (Шноль, 1990). В результате за почти любой элиминируемой биосистемой тянется «шлейф» из других биосистем, коррелятивно зависимых от первой. По этой причине рассуждения об отборе генов, их элиминации или дрейфе, притоке генов в применении к эволюции популяций, состоящих из множества особей, основаны на весьма условных метафорах, которые способны ввести недостаточно подготовленного читателя в заблуждение. Впрочем, это же можно сказать и об отборе генотипов или признаков.

Вместе с тем нельзя обойти вниманием и то обстоятельство, что одинаковый эволюционный эффект могут оказать весьма различные по своему масштабу явления элиминации. К примеру, можно представить выпадение из популяции определённого гена в результате элиминации: митохондрии, гаметы, зиготы, организма, популяции, вида,

биоценоза. В этом случае и множестве других очевидно разительное несовпадение единицы отбора (единицы элиминации) и изменения признака, в котором может отразиться эволюционный результат. Различение этих предметов удобно представить с помощью понятия адаптивной точки отбора.

6.8. Адаптивная точка отбора (АТО)

Селекционер отбирает, как правило, особей, однако различным направлениям селекции соответствуют лишь отдельные признаки, интересующие селекционера (Darwin, 1886; Вавилов, 1966; Серебровский, 1969; Беляев, 1981). Общее правило для отбора биосистем, видимо, состоит в том, что единицы отбора и адаптивно ценные (т. е. полезные с точки зрения человека либо обеспечивающие повышенную жизнеспособность особей в естественных популяциях) признаки биосистемы не совпадают по уровню почти никогда. Возможные исключения, например из генетической инженерии, в данном случае не рассматриваются.

Хотя генетики и селекционеры давно уже говорят об отборе генов, в действительности вплоть до появления генетической инженерии отбор генов был лишь правдоподобной метафорой из области редукционизма. Естественно, специалистов подобное выражение в заблуждение не вводило, однако другие читатели не всегда имеют возможность понять, что отбор особей ведётся по признакам. Показательно, что в общеизвестной фразе, определяющей понимание Ч. Дарвином естественного отбора (Дарвин, 1935, с. 186), сначала говорится про «сохранение полезных индивидуальных различий», а заключается фраза «переживанием наиболее приспособленных». В одном предложении говорится и о единице отбора (организм), и о признаке, на который направлен отбор.

А.А. Богданов (1989) различает объект отбора и его «базис», понимая под последним полезные черты организации; другие авторы пишут о точке приложения отбора определённого направления (Яблоков, Юсуфов, 1989; Северцов, 1990). Поскольку в моём понимании эволюционная роль отбора

именно адаптирующая, я буду говорить об **адаптивной точке отбора (АТО), определяя её как признак биосистем, который обеспечивает их неравновероятное выживание.** На элементарном уровне эволюционного процесса конкретный селектоген именно по этому признаку «различает» две подсистемы, следствием чего и является выживание одной и элиминация другой подсистемы. Например, в случае с водяными ужами на островах оз. Эри адаптивной точкой отбора является окраска животных - с полосами или без них. В селекции АТО соответствует потребительским интересам человека, а в естественных ситуациях она является выражением адаптивного характера эволюционного процесса. Задача отыскания АТО в эволюционных ситуациях смыкается с проблемой выявления адаптации в иерархии биосистем (8.4). К. Кэри (1990) видит в эволюции такое соответствие: один каузальный механизм - одна единица отбора. На мой взгляд, чуть точнее будет сказать по-иному: **одному селектогену соответствует одна точка отбора** (АТО) **и одна адаптация**.

Соотношение селектогенов и АТО для таких биосистем, как гены, клетки и особи, видимо, предельно просто, соответствующие примеры уже рассмотрены в данной книге, ими полна литература на эволюционные темы. Кратко обсудим случаи несколько более сложные. Так, в случаях формирования коадаптации АТО лежит в месте контакта двух биосистем. Можно предположить, что эти биосистемы (например, конспецифичные самец и самка, хищник и жертва) являются объектами двух сопряжённых (реципрокных) векторов отбора. Самец и самка одного вида в брачный период производят взаимный отбор по признакам обоюдной комплементарности, обеспечивающей успех в размножении.

Реципрокные пары векторов отбора, работая совместно с другими факторами эволюции, приводят, видимо, к коэволюционному результату. Нелишне заметить, что какую бы селекционную цель ни ставил перед собой специалист, осуществляя подбор родительских пар, он одновременно обеспечивает действие реципрокной пары векторов отбора. АТО при этом соответствует комплементарности производителей друг другу.

Рассмотрим пример из Мирового океана, где сообитают фотобиос и хемобиос. Оазисы жизни на дне океана (Лобье, 1990), существующие за счёт хемосинтеза, очень продуктивны, но эфемерны. Нарушение поступления через трещины океанического дна химически обогащённых флюидов обрекает экосистему на гибель, а в этом месте воцаряется очень бедная экосистема, существующая через пищевые цепи за счёт энергии фотосинтеза. В данном случае выбор из двух подсистем осуществляет регулятор доступной энергии, например тектоника дна океана.

6.9. Сущность отбора

6.9.1. Понятие отбора

Даже в кратком перечне проблем, рассмотренных в связи с учением об отборе, можно видеть, что этот комплекс знаний очень противоречив и аморфен, о системной целостности учения говорить, конечно, можно лишь как о желаемой перспективе. Разнобой в толкованиях, определениях, понимании сферы применения и в других вопросах, отсутствие достаточной определённости в видении структуры отбора, на мой взгляд, делают наиболее актуальной проблемой формирование целостного представления об отборе. В этой проблеме своё важное место занимает вопрос определения структуры отбора. Видимо, в решении этой проблемы и отдельных её вопросов следование слишком проторёнными путями - не самый полезный способ действий.

Одна из трудностей в понимании отбора - отсутствие специфического вещественного предмета дискуссий на эту тему. В отличие, например, от избыточности, катастрофогенов и проч., отбор не является ни веществом, ни энергией - беспредметен в полном смысле этого слова. Спасительной категорией является «процесс», и селекционисты (эволюционные биологи, признающие эволюционное значение отбора) обычно определяют отбор, приравнивая его то к дифференциальному воспроизведению, то к неслучайному выживанию и даже к эволюции. Если на эти определения взглянет математик, то он, надо полагать, будет озадачен столь универсальной «равновеликостью» отбора; соответственно

эволюция должна быть равна дифференциальному воспроизведению, а последнее - неслучайному выживанию. Правильнее различать по возможности более чётко эволюцию, отбор и воспроизведение.

В моём понимании отбор на элементарном уровне представляет собой выбор из двух подсистем (6.7); очевидны его двоичная природа и соответствие единице количества информации — биту (Gatlin, 1972; Maynard Smith, 1989; Пучковский, 1990; 1994). Выше я уже назвал авторов, которые признают информационную и семантическую (считывающую) роль отбора (6.5). В этой связи хочу обратить внимание читателя на то, что понятия отбора, информации и времени (10.4.4) имеют единую природу - им не соответствует какая-либо специфическая форма материи или энергии. Однако для них необходимы какие-либо материально-энергетические носители (Винер, 2003; Эвери, 2006), без которых сравниваемые понятия не имеют смысла. **Реальность отбора, информации и времени обеспечивается только упорядоченностью вещественно-энергетических неоднородностей и превращений.** В связи с некоторой общностью понятий отбора и информации определённый интерес представляет мнение В.И. Корогодина (1991), в соответствии с которым информация есть один из атрибутов живой материи. Впрочем, информация, конечно, есть обязательное свойство живой материи, но она свойственна и другим системам Вселенной (Горшков и др., 2002; Винер, 2003; Копылов, 2004), включая излучение Солнца (Эвери, 2006).

Поскольку нет отбора без материально-энергетических явлений, начнём обсуждение с представления о таких носителях. Необходимыми понятиями для этого являются: а) селективная система (4.4); б) избыточность как свойство селективной системы; в) селектоген, задающий направление отбору (7.3). **Элементарный акт отбора — это адаптивное упрощение биосистемы за счёт элиминации одной подсистемы из двух конкурирующих.** В рамках концепции программной эволюции под отбором понимается процесс микроэволюционной адаптации биосистемы к надсистеме через уменьшение числа избыточных подсистем (Пучковский, 2006).

Конкурирующие подсистемы способны выполнять внутри биосистемы одну и ту же функцию, но выживает и остаётся «работать» в биосистеме та подсистема, которая выполняет эту функцию более эффективно. «Выяснением» этого и занимается селектоген, а результатом оказывается отбор. Надеюсь, что представленное понимание сущности и адаптирующей роли отбора избавлено от тавтологичности, которая вменяется в вину учению о естественном отборе (Берг, 1922а; 1977; Gatlin, 1972; Левонтин, 1978; Поппер, 1983; Conrad, 1983 и др.).

Вновь обратимся к примеру с шарами двух цветов. Система (множество шаров) избыточна: есть чёрные и белые шары. Селектогеном является задача, которую ставит экспериментатор: отобрать только белые шары. Все шары одинаковы почти во всех отношениях (конкурентны), но имеют единственное существенное в глазах экспериментатора различие по «приспособленности» - цвет. В простейшем случае из двух разных шаров избирается только белый, другой (чёрный) элиминируется. Система стала проще (лишилась избыточных чёрных шаров) и адаптивней - по отношению к селектогену. На мой взгляд, сам по себе отбор не является ни творческим, ни ведущим фактором. Отбор слеп, но очень исполнителен: он адаптирует эволюционирующую биосистему к селектогенам, т. е. факторам, от которых зависит выживание биосистемы.

Последовательного сторонника СТЭ, возможно, не устроит столь «низменная» роль, придаваемая мною отбору. Напомню, что в системе моих теоретических построений направленность микроэволюционных событий квалифицируется как псевдослучайная, т. е. прямо не задающая направление филогенеза. Прибегну к метафоре: если охотник желает попасть в быстро летящую птицу, то он будет целиться не точно в неё, а возьмёт упреждение. Встреча дробового заряда с целью будет согласованным результатом двух движений - полета птицы и дроби. Впрочем, при сильном боковом ветре придётся учитывать и это третье движение. В эволюции же линия филогенеза образуется как интегральный результат многих элементарных потенциальных движений, у каждого из которых свой, независимо действующий фактор.

6.9.2. Элиминация

Как пишет К.А. Тимирязев (1949), словом «элиминация» пользовался О. Конт за 30 лет до Ч. Дарвина. Впоследствии понятие элиминации стало тесно связанным с учением об отборе. Хотя И.И. Шмальгаузен рассматривает элиминацию в составе БЗС (1990, с. 27), а Ю.Е. Егоров (1983) по эволюционной роли приравнивает неизбирательную элиминацию к стабилизирующему отбору, в моей концепции элиминация понимается как обязательная составная часть отбора. Если всё-таки использовать слова «положительный» и «отрицательный» отбор, то элиминация соответствует последнему: **элиминация — это в одном акте отбора устранение из популяции её менее жизнеспособных подсистем**. Если в элементарном случае для отбора необходимы две подсистемы, то объектом элиминации оказывается одна из этих подсистем. Элиминируемая подсистема может погибнуть, оказаться бесплодной, лишённой возможности оставить потомство по другой причине (например, неуспех в борьбе за самку); может размножаться, но не столь успешно, как конкурирующая подсистема. В последнем случае элиминация подсистемы может растянуться на много поколений, и этот случай — не исключение, а правило.

Учёные выделяют немало форм элиминации, с разнообразием которых можно познакомиться в ряде работ (Плате, 1928; Шмальгаузен, 1939; 1968а; 1969; 1990; Берман и др., 1967; Ригер, Михаэлис, 1967; Северцов, 1987 и др.). Рассмотрение типологии элиминации, которая в общем подобна таковой отбора, я своей задачей не ставлю. Задержу внимание лишь на двух формах: избирательной и неизбирательной (катастрофической, общей) элиминации. С.С. Шварц (1980) высказал мнение, что неизбирательная элиминация может оказать влияние на развитие популяции. По имению И.И. Шмальгаузена, эта форма элиминации, вызываемая мощными факторами среды, соответствует отбору, направленному на повышение плодовитости. Признаётся значение неизбирательной элиминации (по Льюису – катастрофического отбора) в видообразовании (Lewis, 1962; Дяченко и др., 1980). Напротив, высказано мнение, что жёсткая элиминация способна

тормозить развитие новообразований в процессе эволюции (Jablonski, 1989). С моей точки зрения, **рассмотрение эволюционной роли элиминации вне эволюционной роли отбора лишено смысла**.

В рамках учения об отборе деление элиминации на избирательную и неизбирательную, несмотря на кажущееся удобство, является условностью, которая вряд ли нужна. Попробуем рассмотреть примеры, которые помогли бы представить степень полезности обсуждаемых понятий. Если имеет место гибель единичной особи, имеющей патологию, избирательный характер элиминации очевиден в сравнении с процветанием нормальных особей. Если под обломками скалы и льда погибла почти вся местная популяция пингвинов Адели (*Pygo-scelis adeliae*) (Пристли, 1985), то селективность в элиминации отдельных особей не обнаруживается. Однако погибшая популяция подвергалась избирательной элиминации в целом, если её рассматривать в сравнении с выжившими популяциями этого вида. При таком сравнении мы обнаруживаем один из вариантов межпопуляционного отбора (Williams, 1966; Emlen, 1973; Wilson, 1990). Если какой-либо вид гибнет под действием катастрофы полностью, то межпопуляционного отбора и соответствующей избирательной элиминации действительно нет. Зато её можно обнаружить в сравнении с выжившими видами-конкурентами, а в целом ситуация (элиминация в сочетании с выживанием) соответствует межвидовому отбору в эволюции надвидовых биосистем (Emlen, 1973; Грант, 1980; 1991; Кейлоу, 1986; Maynard Smith, 1989; Пучковский, 1990).

Двоичный порядок отбора подсистем означает, что **изучение только элиминированных подсистем мало или ничего не даёт в понимании направленности селективного процесса без знания второй части — качества и количества выживших биосистем**. Приведу простой пример: элиминация пяти тёмноокрашенных бабочек насекомоядными птицами может иметь различный селективный эффект в трёх четко различающихся случаях: 1) если в популяции все остальные бабочки тоже тёмные - отбора нет; 2) если в популяции из 1000 особей половина - тёмноокрашенные, ситуация довольно

неопредёленная, отбор возможен, но довольно слаб; 3) если тёмноокрашенные особи очень редки, а популяция невелика - имеет место вектор довольно сильного отбора, направленного против тёмных особей.

Разумеется, возможны популяции и с другими генофондами, для изучения которых можно применить изощрённый математический аппарат, выработанный популяционистами (Четвериков, 1968; Моран, 1973; Ли, 1978; Солбриг, Солбриг, 1982; Грант, 1991; Алтухов и др., 2004 и др.), однако в данном случае важна принципиальная сторона проблемы: элиминация представляет собой негативную часть отбора, столь же необходимую для его понимания, как и позитивная часть. Выпадение любой из этих двух частей означает утрату отбора как целого, его редуцированное понимание. С учётом этого делается более понятным, сколь велики трудности и сколь малы успехи в изучении отбора палеонтологами. О неполноте палеонтологической летописи и невозможности доказательно обсуждать роль естественного отбора в эволюции пишут авторы (Рауп, Стэнли, 1974; Оноприенко, 1985; Кэрролл, 1993; Jablonski, 1997). Объекты исследования палеонтологов - окаменелости, среди которых различение элиминированных и выживших представляет собой проблему, где успех, как правило, очень сомнителен.

На мой взгляд, природа различий между избирательной и неизбирательной элиминациями не в количестве (очень много или очень мало) элиминированных подсистем. Избирательная элиминация является составной частью отбора, и элиминируются в этом случае менее жизнеспособные подсистемы. Если в биосистеме действует дрейф подсистем, это значит, что элиминация случайна, т. е. элиминируемые особи столь же жизнеспособны, как и выживающие. **Неизбирательпая элиминация является составной частью дрейфа подсистем. Избирательная элиминация является составной частью отбора подсистем.** В той же степени, как и единицы отбора, единицами элиминации могут быть биосистемы любых уровней организации - от генов и макромолекул до биот. Эволюционное значение разных форм элиминации вряд ли полезно обсуждать в отрыве от

эволюционного значения дрейфа и отбора подсистем. Различение избирательной и неизбирательной элиминации в естественных биосистемах представляет собой весьма трудно разрешаемую проблему.

6.9.3. Механизм отбора

Под механизмом отбора понимается совокупность структур, обеспечивающих селективный акт. Как минимум, механизм отбора должен включать в себя селектоген и селективную систему с минимальной избыточностью. Селектоген — это фактор, задающий направление отбору подсистем (7.3). В случае индустриального меланизма у берёзовой пяденицы роль селектогена выполняют насекомоядные птицы. Селектоген может быть фактором надсистемы, как в названном случае. Можно представить, что в популяции появятся особи - носители вновь возникшего качества, которое повысит жизнеспособность этих особей, обеспечив им преимущественное выживание. Этот случай будет воображаемым примером действия внутреннего селектогена, который породит новый вектор отбора. Примеры более реальные рассмотрены в связи с проблемой новообразований (5.6, 8.9).

Селективная система в простейшем (элементарном) случае представляет собой генерацию из двух подсистем. Селективная система избыточна, ибо любая из этих подсистем способна удовлетворительно выполнить свою функцию по отношению к биосистеме. Поскольку вакантная функция одна, а возможных исполнителей двое, подсистемы являются конкурентами. Успешность выполнения функции подсистемами несколько различна. Действие селектогена в том и состоит, что его неслучайным результатом в конце селективного акта окажется сохранение в биосистеме одной подсистемы из двух. Выжившая подсистема выполнит функцию по отношению к биосистеме. Селективному акту соответствует снижение числа подсистем: от избыточного до минимально достаточного для выполнения функции. В элементарном селективном акте из двух конкурирующих подсистем выживает одна, т. е. число внутрисистемных функций и их исполнителей сравнивается. В качестве иллюстрации можно представить, что в один сезон

размножения из двух самцов певчей птицы один создал пару с самкой, второй же не участвовал в размножении в этом году, т. е. был элиминирован.

Основные черты селективной системы таковы (Пучковский, 1990): 1) избыток подсистем — в начале селективного акта их больше, чем вакантных функций; 2) функциональная однозначность подсистем, т. е. их конкурентность; 3) изменчивость подсистем - они с различной эффективностью способны выполнять одну функцию; 4) селективный акт (или цикл), в результате которого количество подсистем уменьшается до количества вакантных функций. Направленность селективного акта обусловлена действием селектогена.

Важно отметить, что при наличии селектогена и селективной системы каждый селективный акт является направленным, а отнюдь не случайным. Другое дело, что в массе микроэволюционных событий, при совместном действии нескольких или даже многих факторов эволюции, направление, задаваемое конкретным селектогеном, может быть выявлено только статистически. Более того, вектор отбора не только «растворён» среди многочисленных микроэволюционных явлений, но может быть полностью нейтрализован действием других векторов отбора и прочих факторов эволюции.

Многие авторы стремятся объяснить направленность эволюционных явлений, в том числе, — стабильное состояние биосистем, действием какой-либо из «форм» отбора. С моей точки зрения, такое объяснение всегда будет страдать неполнотой. В эволюции биосистем, если учёный рассматривает данные палеонтологии, сравнительной морфологии, молекулярной биологии и т. д., но лишён возможности осуществить эволюционный эксперимент, роль селектогенов доказательно выявить всегда бывает очень трудно, а выводы могут быть лишь более или менее предположительны. В моей книге эволюционная роль селектогенов будет рассмотрена в связи с программой филогенеза (10.4).

Нелишне отметить, что, если объектом рассмотрения учёного является популяция, в эволюции которой участвует

отбор особей, то вклад в эволюцию популяции может внести горизонтальный перенос, также идущий на селективной основе, отбор гамет, зигот, групп особей, популяций, видов и биоценозов (6.9.2). В применении к отбору разные авторы пользуются, видимо, в зависимости от склонности или следования традиции, различными словами: отбор, подбор, выбор, селекция, нередко довольствуются элиминацией. С моей точки зрения, наиболее точным словом, вполне отражающим двоичную природу отбора, является именно «выбор». Такое уточнение может показаться излишним, однако это не так. Как пишет, являя пример редуцированного понимания отбора, А.С. Северцов (1990, с. 20), «стабилизирующий отбор действует на края распределения, а центральная его часть - популяционная норма - отбору не подвергается по определению». А.С. Северцов вполне определённо противопоставляет отбор элиминации, что видно из другой его публикации (1987), где он присоединился к мнению И.И. Шмальгаузена. Последний писал: «Мы разумеем под отбором положительный результат борьбы за существование, а не отрицательный, - выживание, а не уничтожение» (1939, с. 175).

6.9.4. Отбор и уровни организации

Предполагается, что микроэволюционный аспект можно обнаружить в эволюции биосистем различных уровней организации (Пучковский, 1990), определённое место в этих процессах занимает отбор подсистем. Многоуровневый отбор, действующий в иерархии биосистем, признаётся многими эволюционистами (Богданов, 1927; 1989; Williams, 1966; Мазинг, 1970; Лекявичус, 1986; Одум, 1986; Красилов, 1986; Яблоков-Хизорян, 1990; Goldsmith, 1990a; Грант, 1991 и др.), что, конечно, не означает всеобщего признания концепции многоуровневого отбора. Кратко рассмотрим приложимость идеи отбора при рассмотрении некоторых уровней организации живой материи. Как уже было сказано выше (2.5), в эволюции биосистем любого уровня организации можно видеть две принципиально различные тенденции: 1) эволюционное становление уровня организации на основе арогенных новообразований; 2) частные приспособительные эволюционные изменения в пределах уровня организации. К первому типу тенденции можно отнести

формирование многоклеточного организма, становление популяционно-видового уровня организации и т. д. Ко второму — разнообразные примеры, которые на уровне популяционно-видовом обычно квалифицируют как примеры микроэволюции, а я, тем не менее, склонен искать в них и вероятный филогенетический сдвиг. О нём и пойдет разговор.

Как часть процесса **цитогенеза** я квалифицирую явления горизонтального переноса (Davey, Reanney, 1980; Грант, 1980; 1984; Маргелис, 1983; Лима-де-Фариа, 1991; Прозоров, 2000), в оценке которых и возможного эволюционного значения разброс мнений довольно велик (Уотсон, 1978; Кордюм, 1982; Хесин, 1984; Айала, Кайгер, 1988; Грант, 1991; Воронцов, 1999). Подтверждения косвенного характера в пользу возможности горизонтального переноса в естественных условиях количественно растут, как и убедительность объяснений на его основе. Если последовать Ч. Дарвину, который для лучшего понимания естественного отбора много внимания уделил селекции домашних организмов, то хорошие возможности для сравнения дают генетическая инженерия и биотехнология (Глик, Пастернак, 2002; Квеситадзе, Безбородов, 2002; Щелкунов, 2005), которые располагают не только экспериментальной основой для проверки идеи, но уже имеют весьма впечатляющие успехи в её практической реализации.

В эволюции клетки роль отбора состоит в неслучайном изменении сочетаний её подсистем: генов, хромосом, геномов, органоидов. Если в генетической инженерии отбор подсистем производит экспериментатор, то в естественном горизонтальном переносе отбор является только гипотезой, ибо столь же допустима роль случайных явлений - дрейфа подсистем. Возможно, так называемый мейотический драйв хромосом (Ригер, Михаэлис, 1967) - один из вероятных примеров случайных событий или даже пример отбора в пределах клетки (Вейсман, 1918; Грант, 1991).

Соматогенез — эволюция многоклеточного организма, в которой также допустимо участие отбора подсистем. Одним из первых распространил идеи о БЗС и естественном отборе на внутриорганизменные структуры А. Вейсман, однако его построения встретили сильную оппозицию. В наше время

больше оснований для обсуждения идеи «соматического дарвинизма» (White, 1965; Серебровский, 1973; Weill, Reynaud, 1980; Козлов, 1983; Haller, 1988). Если возможные эволюционные последствия БЗС и отбора среди суборганизменных структур всё ещё нуждаются в дальнейшем обосновании и обсуждении (Bock, 1980), то возможность селективности в выживании гамет, зигот и отдельных клеток в организме доказана в ряде исследований (Stebbins, 1968; Kozlowski, Stearns, 1989; Фогель, Мотульски, 1990; Грант, 1991; Никитин, 1991; Родин, 1991). Достаточно напомнить об эволюции защитных реакций организма, направленных на ликвидацию клеток - носителей соматических мутаций, благодаря чему поддерживается генотипическое постоянство организма (Галактионов, 1995).

Демогенез — это эволюция биосистем популяционно-видового уровня. Единицей эволюции здесь является популяция, селективной системой - поколение особей, единицей отбора - особь или группа особей, например изымаемых хищными млекопитающими (Павлов, 1990; Бондарев, 2001; Гордиюк, 2002; Юдин, Юдина, 2009 и др.). Селективный акт соответствует времени существования одной генерации особей (от её рождения до рождения следующей генерации), за это время количество особей снижается, частично - на селективной основе. Об эволюции популяций накоплен наиболее основательный фонд фактов и идей, она наилучшим образом освещена в литературе, и в данном случае с учётом уже сказанного выше надобности в обсуждении нет. Отмечу лишь, что к числу микроэволюционных явлений этого уровня я отношу мутации любого масштаба, а носители макромутаций и сальтаций в такой же мере подконтрольны действию селектогенов, как и особи - носители микромутаций и незначительных фенотипических отклонений.

Различные варианты группового отбора (Ригер, Михаэлис, 1967; Солбриг, Солбриг, 1982; Кейлоу, 1986; Грант, 1991 и др.), в том числе и кин-отбор (Emlen, 1973; Dobzhansky et al., 1977; Докинз, 1993) находят вполне определённые аналогии в теории селекции (Серебровский, 1969; Хазиахметов, Наумова, 1996; Жебровский, 2002) и могут рассматриваться как достаточно основательные гипотезы в составе концепции многоуровневого отбора.

Считаю, что межпопуляционный отбор можно рассматривать и как фактор эволюции видов, и как фактор эволюции биоценозов.

Эволюция биоценозов обозначается здесь как **ценозогенез**. В селективной системе этого уровня под единицами отбора понимаются вид, популяция и, возможно, консорция, которые могут либо занять пустующую экологическую нишу, либо вытеснить подсистему-конкурента. Элиминации в данном случае соответствуют вытеснение и вымирание популяций и даже видов (Stanley, 1975; Chave et al., 2002), а отбор, в основном, действует в виде межвидового отбора, по поводу реальности которого существуют различные мнения (Williams, 1966; Одум, 1975; Давиташвили, 1977; Грант, 1980; 1991; Кейлоу, 1986; Ruggiero, 1991; Пучковский, 2012 и др.).

По моему мнению, отбор в природе из двух особей — такая же условность, как и отбор из двух видов. Однако примириться с отбором особей значительно легче ввиду более явной предметности и почти несомненной целостности особи - в отличие от вида. Напомню, что в истории одомашнивания организмов человек, имея дело, конечно же, с особями, избирательно вводил в культуру, тем не менее, виды или популяции. Преследуя бытовые, хозяйственные и иные цели, человек создавал новые сообщества, в которых сам он занимал центральное место - как потребитель растений и животных. В эти сообщества он избирательно вводил и продолжает вводить различные виды организмов, включая бактерии и вирусы. Таким образом, человек имеет уже давнюю традицию в формировании антропогенных сообществ (Одум, 1975; Бигон и др., 1989; Ricklefs, 1993; Воронцов, 2001).

По отношению к природным сообществам столь же почтенную историю имеют организованные человеком непреднамеренная и целенаправленная интродукция и реинтродукция видов в различные регионы. Эти виды нередко успешно входили в состав местных биоценозов, причём внедрение нового вида могло вызвать целый ряд далеко идущих биоценотических последствий (Яблоков-Хизорян, 1972; Кирис, 1973; 1974; Collier et al., 1973; Яблоков, Остроумов, 1985 и др.). Биоценологи накопили немало свидетельств тому, что из

многих видов, затронутых активной «перетасовкой» современной мировой биоты (Франклин, 1983), лишь некоторой части вселенцев удаётся внедриться в чужой биоценоз и закрепиться там (Сукачев, Дылис, 1964; Быков, 1975; Джилберт, 1983; Грант, 1984; Ишбирдина, Ишбирдин, 1992; Данилов, 2009 и др.). Предполагается, что здесь работает биоценотический отбор (Шенников, 1964).

В качестве примера кратко рассмотрим взаимоотношения волков (*Canis lupus*) и одичавших собак в Хопёрском и Воронежском заповедниках (Рябов, 1990). Вскоре после истребления волков их место в биоценозе заняли одичавшие собаки, успешно добывавшие пятнистых оленей (*Cervus nippon*) и других зверей. Вторичное появление волков, несмотря на избыток пищевых объектов, привело к быстрому исчезновению собак. Видимо, предполагаемой селективностью можно объяснить неравенство в Великом Американском обмене таксонами млекопитающих, имевшем место 3 миллиона лет назад при образовании сухопутного панамского моста между двумя американскими континентами (Marshall et al, 1982): именно североамериканских таксонов расселилось на юг много больше.

Эволюцию биот и биосферы я не буду рассматривать по отдельности, так же, как и эволюцию экосистем. Я ограничусь обсуждением эволюции биомов (**биомогенез**), понимая под биомом обширную экосистему (Реймерс, 1991). Единицами отбора в биомогенезе могут быть виды, различных уровней сообщества (паразитоценоз, очаг природного заболевания и т. д.) и экосистемы. Дискуссионные мнения «за» и «против» по вопросу о возможности отбора биоценозов и экосистем нашли отражение во многих публикациях (Emlen, 1973; Одум, 1975; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Hoffman, 1989; Проворов, 2001; Гиляров, 2003; Лекявичус, 2003 и др.). В частности, ещё в XIX веке А. Уоллесом было высказано предположение об отборе сообществ (Яблоков, Юсуфов, 1989). Очевидно, что справедливость разных мнений и в данном случае могла бы опираться на обстоятельно разработанную теорию, что ещё предстоит осуществить. С моей точки зрения, отбор сообществ и экосистем — реальность, в понимание которой необходимо вносить поправку, учитывающую своеобразие этих биосистем,

и прежде всего - своеобразие целостности и нежёсткие внутрисистемные связи.

В культуре человек давно осуществляет не только конструирование лесных и, в ещё большей мере - сельскохозяйственных биоценозов и экосистем, но и их смену (Максимов, 1964; Дорст, 1968; Одум, 1975; Бигон и др., 1989 и др.), когда, например, на плантациях происходит смена объекта культивирования или на месте саванны формируется агрофитоценоз. В ходе конструирования экосистем отбираются не только виды, но и их сочетания, в частности так было в процессе реализации проекта Биосфера-2 (Аллен, Нельсон, 1991). В процессе прошлой эволюции вымирали не только виды, но и соответствующие паразитоценозы, сообщества и даже экосистемы (Верещагин, 1979; Верещагин, Барышников, 1985; Шер, 1990). С вымиранием ключевого мутуалиста обречены на вымирание остальные члены этого сообщества (Джилберт, 1983; Ньюмен, 1989). Подобным образом лишение экосистемы источника энергии или кислорода либо возникший контакт с атмосферой, содержащей кислород (для анаэробных экосистем) и т. д., могло иметь первопричиной факторы самой различной природы. Такое изменение условий способно, в свою очередь, элиминировать, полностью или частично, прежнюю экосистему и открыть возможности для формирования и функционирования другой экосистемы (Жерихин, 1978; Кауфман, 1986; Лобье, 1990; Калякин, Турубанова, 2003 и др.).

Высказанное мною положительное отношение к концепции многоуровневого отбора, к высокой степени универсальности идеи отбора в целом не означает, что я не обнаруживаю сложности проблемы. Очевидно, что и само своеобразие единиц отбора, особенности биосистемы, в которой происходит отбор, и своеобразный фон, образуемый надсистемами - всё это может создать существенные различия для действия отбора на разных уровнях организации биосистем. Достаточно напомнить о структурной избыточности биосистем, очень значительной на низших уровнях организации и не столь впечатляющей на высших уровнях, где, видимо, высока доля других проявлений избыточности. Однако главный вывод из изложенного имеет хорошие основания: учение об

эволюционной роли отбора имеет ещё нереализованные потенциальные возможности для дальнейшего развития, и ради этого стоит поступиться не точно, а иногда и явно фиктивно понимаемыми функциями этого фактора эволюции.

6.9.5. Отбор и сложность биосистемы

Определение элементарного акта естественного отбора из моей книги (Пучковский, 1994) стало причиной критического замечания Ю.А. Злобина (1995), который не согласился с мыслью об «упрощении» биосистемы. Напротив, пишет он, данные палеонтологии свидетельствуют о другом: отбирались не наипростейшие конструкции и функции, а наиболее адаптивные и эффективные. Вопрос: «Обедняет или обогащает живые системы естественный отбор?», - не обойдён вниманием эволюционистов (Дарвин, 1935; Майр, 1968; Лима-де-Фариа, 1991 и др.). По мнению некоторых авторов, отбор не образует новых качеств (Берг, 1922а; Морган, 1936; Оно, 1973; Лима-де-Фариа, 1991); сторонников созидающей (творческой) роли отбора можно назвать множество (обзоры: Шмальгаузен, 1969; Завадский, 1973; Рубайлова, 1981; Воронцов, 1999).

Ч. Дарвин писал, что естественный отбор обогащает биологическую форму новыми качествами в усложняющейся среде и, напротив, обедняет при упрощении среды. Существенно напомнить: Дарвин считал отбор главным, но не единственным фактором эволюции (1935, с. 116, 583). Эта же идея является основополагающей в СТЭ. Согласно концепции программной эволюции (Пучковский, 1994; 2006), новые эволюционные качества возникают как результат взаимодействия в механизме эволюции всех (или многих) эволюционных факторов: факторов микроэволюции и факторов филогенеза. Отбор не является среди них главным, но имеет адаптирующую микроэволюционную роль (6.9). Направление вектору отбора задаёт селектоген.

В этой связи хочу также обратить внимание на два важных обстоятельства, из них первое: палеонтология, как и сравнительная морфология, не располагает фактами о взаимодействии факторов микроэволюции, включая естественный отбор (1.2; 6.6). Кроме того, анализ современных эволюционных ситуаций показал, что направление конкретного вектора отбора не всегда совпадает с направлением филогенеза и

направленность взаимодействующих факторов микроэволюции различна (Пучковский, 1994). Несколько разовью эти мысли в связи с обсуждаемым вопросом.

Факт вымирания динозавров и некоторых других таксонов в конце мела и последующий биологический прогресс (затронувший млекопитающих, птиц, змей и представителей некоторых других таксонов) сомнений в целом не вызывает. Причины (эволюционный механизм, взаимодействующие факторы) отмеченных эволюционных явлений названы самые разнообразные, удовлетворительного объяснения ещё не выработано (13.5). В своё время Л.С. Берг (1922а) утверждал, что у моллюсков *Planorbis multiformis* различия в величине и скульптуре раковин появились в третичном периоде одновременно у всех особей без всякого участия естественного отбора. Берг не признавал существенной эволюционной роли естественного отбора и увидел в материалах, представленных Л. Плате (Plate), то, что соответствовало его (Берга) теоретической позиции. Если при наличии массовых материалов о популяциях современных видов (моллюсков, насекомых, млекопитающих, включая человека, и прочих) учёные продолжают находить необъяснимые факты и всё новые основания для пересмотра вероятной роли факторов микроэволюции в проблеме происхождения и поддержания полиморфизма видов и популяций (Меттлер, Грегг, 1972; Dobzhansky et al., 1977; Алтухов, 1989; Кайданов, 1996; Абелев, 2002), то очевидно фрагментарные палеонтологические материалы дают пока основания лишь для довольно спорных филогенетических выводов обычно самого общего свойства (Рауп, Стэнли, 1974; Gould, 1977; Нельсон, 1988; Кэрролл, 1992; 1993; Jablonski, 1997 и др.).

Посмертные останки организмов иногда подвергаются селективным воздействиям, не имеющим отношения к биологической эволюции; известны феномены и даже курьёзы, возникшие по этой причине (Рауп, Стэнли, 1974), часть таких примеров рассмотрена на материалах по пещерному медведю Б. Куртеном (Kurtèn, 1957; 1958; 1972). Палеонтологические материалы, в принципе, часто не противоречат идее эволюционной роли естественного отбора, но не являются

доказательствами его действительного участия в эволюции ископаемых популяций.

Филогенетическую стабильность некоторых морфологических признаков особей видов, которую иногда демонстрируют палеонтологические материалы, учёные нередко склонны объяснять предполагаемым действием стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1969; Раутиан, 1988). Однако фактических подтверждений реальности отбора (в любой его форме) палеонтологические материалы не дают. В то же время изучение рецентных популяций или результаты лабораторных экспериментов позволяют сделать вывод о том, что разные векторы отбора (подчеркну – одновременно действующие на популяцию разные направления естественного отбора!) или взаимодействие отбора и других факторов микроэволюции могут уравновешивать друг друга и создавать, в том числе, эффекты стабилизации биологических форм (6.6). Не выдерживает критики версия о действии дизруптивного отбора, ибо для объяснения соответствующих эволюционных ситуаций достаточно предположения о взаимодействии нескольких факторов микроэволюции (Там же).

Концепции отбора на альтруизм и кин-отбора, используемые учёными для объяснения эволюции биосистем, включая организмы от бактерий до человека (Фоули, 1990; Докинз, 1993; Проворов, 2001; Прозоров, 2002), подкрепляются примерами, где не совпадают направления отбора и филогенеза. Отбор проявляется в повышенной вероятности гибели особей – альтруистов, а филогенетический сдвиг происходит в направлении прогрессирующего альтруизма популяции! Такое противоречие заставляет авторов концепций искать другие факторы, взаимодействующие с отбором. Для концепции программной эволюции в этой эволюционной ситуации нет противоречия. Винт – неплохая метафора для её объяснения (Пучковский, 1994). Направление вращения головки винта (микроэволюция) не совпадает с поступательным движением (филогенез), и в практике жизни нас это не удивляет.

Размножение в сочетании с изменчивостью делает биосистему избыточной (количественно и качественно) и только в этом смысле – более сложной. Элиминирующие факторы (в том

числе естественный отбор) уменьшают избыточность и упрощают систему. В результате не только уменьшается численность подсистем, но и их разнообразие. На это давно обращали внимание оппоненты Ч. Дарвина, в том числе Л.С. Берг (1922а). Однако взаимодействие предполагаемых факторов эволюции имеет своим результатом адаптивный филогенетический сдвиг в каком-то конкретном направлении, одном из многих возможных. В числе последних - общее упрощение или усложнение, относительная стабильность биологической организации и любые варианты новообразований.

Главная адаптация абсолютно всех живых систем – жизнеспособность, и достигается (поддерживается) она филогенетическими сдвигами, пути эволюционной диверсификации которых разнообразны (Берг, 1922а; Северцов, 1949; Шмальгаузен, 1983; Стегний, 1991; Кэрролл, 1992; 1993; Иорданский, 1994 и др.). Можно подобрать большое количество альтернативных направлений филогенеза (увеличение – уменьшение, упрощение – усложнение, ускорение – замедление, заметность – скрытность, полимеризация – олигомеризация, конвергенция - дивергенция и прочие), многие из которых ведут биосистемы к выживанию. Каждая из биосистем в потоке жизни продвигается к эволюционному успеху (или вымиранию) своим путём.

Для меньшей внутренней противоречивости концепции программного филогенеза предложено различать два типа сложности: микроэволюционную и филогенетическую (Пучковский, 2006). **Микроэволюционная сложность** популяции (и, видимо, биосистем других организационных уровней) растёт в результате размножения в сочетании с механизмами генотипической изменчивости. Такая сложность скоротечна и даёт материал для элиминирующих факторов микроэволюции, в результате действия которых микроэволюционная сложность снижается. Если рассматривать вереницу сменяющих друг друга генераций подсистем, микроэволюционная сложность продемонстрирует пульсации или цикличность (3.6).

Сложность биологической организации, которая затрагивается в связи с проблемой биологического прогресса

(10.5.3), соответствует **филогенетической сложности.** Филогенетическая сложность изменяется со временем значительно медленней и ей не свойственны скоротечные пульсации, характерные для микроэволюционной сложности. Скачкообразные этапы филогенеза возможны (12.3), их наличие отражено в концепциях неокатастрофизма, пунктуализма и сальтационизма (Gould, 1977; Грант, 1991; Лима-де-Фариа, 1991; Воронцов, 1999; Красилов, 2001; Колчинский, 2002; Пучковский, 2009 и др.), однако общую картину различий между филогенезом и микроэволюцией они не изменяют.

Полезно различать действие на биосистему отдельных микроэволюционных факторов, каждый из которых способен инициировать особый микроэволюционный тренд. Вполне реально одновременное воздействие на популяцию двух и большего числа векторов естественного отбора, направление каждому из которых задаёт особый селектоген. Как интегральный результат взаимодействия нескольких векторов отбора с другими факторами микроэволюции и филогенеза, взаимодействия нескольких возникающих микроэволюционных трендов между собой формируется филогенетический сдвиг (2.4). Естественно, что надежды на совпадение всех этих направлений лишены оснований. Видимо, любое эволюционное новообразование есть результат компромисса между взаимодействующими эволюционными факторами. Так, например, мутации в своём подавляющем большинстве нейтральны или вредны (Darlington, 1958; Шмальгаузен, 1969; Меттлер, Грегг, 1972; Дубинин, 1976; Хесин, 1984; Кимура, 1985; Айала, Кайгер, 1987; 1988; Стегний, 1991 и др.), однако на их основе могут быть реализованы многообразные векторы отбора, которые дополняются действием других факторов микроэволюции (4.8).

6.10. Проблема интерпретации при изучении отбора

Обнаружение отбора в природных биосистемах, идентификация его причин (т. е. селектогенов) при изучении популяций по фенотипическим признакам - весьма сложно решаемая проблема даже в неонтологических исследованиях, с чем связано, в частности, уже затронутое выше обилие трактовок эволюционных ситуаций и что специально обсуждалось мною (Пучковский, 2006).

Отбор есть процесс, существо которого (как и микроэволюционного механизма в целом) методами сравнительной биологии, не основанными на статистически достоверных материалах, не выявляется. Авторы многочисленных трудов научной и учебной направленности (Шмальгаузен, 1969; Северцов, 1987; Татаринов, 1987; Раутиан, 1988; Красилов, 1989; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Кэрролл, 1992; 1993; Иорданский, 2001; Алтухов и др., 2004 и др.) дают объяснения, обычно вполне утвердительные, особенностям биологической организации современных и давно вымерших форм, филогенетическим ситуациям, приведшим к их формированию. В этих объяснениях в качестве главного «исполнителя» называется естественный отбор. Доказательность названных причинно-следственных объяснений, как правило, соответствует высказыванию Г. Нельсона (1988. с. 405): «”Сверхъестественное творение” и “эволюция путём естественного отбора” с практической точки зрения – всего лишь названия того, что было и остаётся неизвестным».

Развивая концепцию эволюции Геи (Lovelock, 1987), Э. Голдсмит (Goldsmith, 1990b) пишет, что в биосфере господствует не стратегия выживания наиболее приспособленных, а стратегия сотрудничества (cooperation) и элиминация индивидуумов, которые не способны к сотрудничеству с другими структурами биосферы. Это мнение могли бы разделить отечественные авторы публикаций очень разных лет издания (7.2.2). Нелишне уточнить, что «неспособные к сотрудничеству» по Э. Голдсмиту есть те же самые «менее приспособленные» по Ч. Дарвину. В данном случае нет никакого противоречия между объяснением Ч. Дарвина и идеей сотрудничества биосистем (7.2.3).

Две исследовательницы довольно обстоятельно обсуждают трудности в решении проблемы эволюционной значимости отбора (Wade, Kalisz, 1990), обращая внимание читателя, в том числе, на обилие количественных исследований отбора. Они делают вполне обоснованный вывод, что названная проблема — не только статистическая, но ещё более экологическая, её решение возможно лишь при достаточно полном учёте биологии и экологии вида. Нередко даже при соблюдении

названных условий нет возможности дать определённый ответ об эволюционном вкладе отбора в изменение фенотипических показателей, на которые могут повлиять и иные факторы: миграции, рекомбинации, дрейф и др. Авторы предлагают свою методику, где предусмотрено использование знаний биологии и экологии объекта в сочетании со статистическими методами обработки данных. Выводы цитируемых авторов не обладают принципиальной новизной, однако они достаточно полезны как резонное напоминание тем авторам, которые представляют учёному миру попытки интерпретации эволюционных ситуаций на основе СТЭ.

Не утратили своей актуальности слова В.В. Лункевича (1929) об обесценивании эволюционных понятий (3.1). Иллюстраций на эту тему было приведено уже несколько, приведу новые примеры, напомнив предварительно, что ещё И.И. Шмальгаузен (1969) обращал внимание на тенденцию в исследованиях популяций, где, как правило, недоучитываются экология и биология объектов, игнорируются факторы БЗС. Есть основания признать, что тенденция сохраняется и сейчас.

Вот высказывание палеонтолога А.С. Раутиана (1988, с. 90): «Возросшая свобода творчества в сочетании с жёстким стабилизирующим отбором устойчивых в новых условиях онтогенезов формируют новую адаптивную норму». Воздержусь от обсуждения роли «свободы творчества» в эволюции и напомню, что современная наука пока не располагает никакими доказательствами эволюционной роли «стабилизирующего» отбора (6.6). Если же говорить об этой роли как о гипотезе, то необходимо учесть возможность стабилизирующего эффекта в результате взаимодействия двух и более векторов отбора, а также взаимодействия отбора с другими факторами эволюции. Точно знать об их вкладе в филогенетический результат палеонтолог знать не может, либо знает значительно меньше, чем неонтолог. К сожалению, палеонтология пока ничего не может добавить к пониманию действия отбора и эволюционного механизма в целом. Недостаточно подготовленного читателя подобное высказывание способно ввести в заблуждение: по предположению эволюционистов (6.6) стабилизирующий отбор

проявляет себя не в новых условиях, как пишет А.С. Раутиан, а при длительно сохраняющемся постоянстве условий. «Свобода творчества» цитируемого автора явно выводит его текст за пределы научной строгости.

Употребление идеи отбора всуе при обсуждении палеонтологических материалов - нередкое явление. Например, утверждение, что «данные палеонтологии совместимы только с учением о естественном отборе» (Колчинский, Любомиров, 1988, с. 176) совершенно безосновательно. Именно палеонтологи предложили многие эволюционные концепции направленной эволюции (гл. 9, 10), в которых нет места естественному отбору.

Книга Ю.П. Алтухова (1989) содержит множество примеров и их интерпретаций, свойственных сторонникам СТЭ. Подобные интерпретации в принципе уже достаточно основательно подвергнуты критике оппонентами этой концепции (Любищев, 1973; Нельсон, 1988; Крисаченко, 1990; Henle, 1991; Лима-де-Фариа, 1991; Пучковский, 1994; Воронцов, 1999; Гродницкий, 1999 и др.). При обсуждении ископаемых материалов по моллюску *Littorina squalida* Алтухов, ссылаясь на данные Б.А. Калабушкина, высказывает уверенность, что на этих материалах «удалось выявить эффекты сильного отбора – дизруптивного на ранних и стабилизирующего на поздних стадиях онтогенеза» (Алтухов, 1989, с. 191). В действительности никакими фактическими данными об интенсивности и формах отбора авторы палеонтологических материалов не располагали и располагать не могли по уже изложенным методическим требованиям.

Процитирую Ю.В. Чайковского (2007а, с. 39), который пишет: «Мне, в то время сотруднику Института генетики микроорганизмов (1977 год. - прим. С.П.), было давно ясно, что генетика популяций – пустословие, основанное на ничем не обоснованном убеждении, что каждому гену (или признаку) можно приписать определённый “коэффициент отбора”». Я не разделяю оценку, которой пользуется Чайковский в отношении генетики популяций в целом. Но в конкретном случае (пример, цитированный выше) его оценка была бы вполне уместной.

В Волго-Каспийском бассейне давно известен любопытный феномен существования двух форм плотвы

(*Rutilus rutilus*) — серушки и воблы, предложено объяснение их формирования (Мироновский и др., 1991). Размножаются обе формы совместно, без заметных ограничений в панмиксии. Группы молоди общего происхождения, попадая в разные условия, под действием дизруптивного отбора приобретают различия: в море выживают особи, имеющие фенотип воблы, в дельте Волги — фенотип серушки. Таково мнение авторов, которые пишут о необходимости продолжения изучения данного феномена, однако вполне уверенно допускают действие именно дизруптивного отбора. А.Н. Мироновский и соавторы даже не поднимают вопроса о возможности реципрокного действия отбора; отчего же не допустить, что сам выбор молодью мест нагула уже зависит от гидродинамических свойств особей с разными признаками? Если же ограничиться вероятным влиянием различных условий в море и в дельте, то при выраженной аллопатрии двух стад на момент предполагаемого действия отбора говорить о наличии именно дизруптивного отбора нет даже формальных оснований.

Есть мнение, что дизруптивный отбор именно тем и хорош, что даёт возможность для удовлетворительного объяснения возникновению генетического полиморфизма в популяциях (Яблоков, Юсуфов, 1989, с. 156-157). Однако Р. Левонтин (1978, с. 239) пишет про «неспособность селекционистов объяснить разнообразие типов полиморфизма по группам крови у человека, ни один из которых пока ещё не удалось объяснить естественным отбором, хотя по этому вопросу собраны были более обильные и надёжные данные, чем по любому другому» виду. Предположительны и осторожны высказывания эволюционистов о природе полиморфизма, например, наземной улитки (*Cepaea nemoralis*) (Шеппард, 1970; Меттлер, Грегг, 1972; Левонтин, 1978; Солбриг, Солбриг, 1982; Грант, 1991). Исследователи констатируют, что имеются основания для того, чтобы сказать: различия в частоте встречаемости форм, разных по окраске раковины (различия генетически обусловлены!), которые выявляются при сравнении даже соседних микропопуляций (колоний), могут иметь три причины: дрейф генов и эффект основателя, разные векторы естественого отбора, а также давление мутаций. При такой неоднозначности

объяснения роль отбора не отрицается, но допускается в ряду других факторов. Оснований же для определённых выводов в пользу реальности именно дизруптивного отбора данная эволюционная ситуация не даёт решительно никаких.

В учении об отборе и его многочисленных вариациях и интерпретациях, как правило, нет чёткого разграничения явлений, событий и процессов на градации: точно доказанные знания; знания о возможном с указанием степени вероятности; гипотезы разной степени обоснованности, но пока лишённые доказательной основы; сфера непознанного. Учение о формах естественного отбора нуждается в основательном критическом пересмотре и освобождении от необоснованных построений и интерпретаций.

В то же время в целом рациональную идею универсальной эволюционно-биологической селективности особенно трудно доказать или хотя бы убедительно для оппонентов подтвердить в отношении эволюции надвидовых биосистем (Пучковский, 2006; 2012). Однако нет и оснований для отказа от обсуждаемой концепции, от продолжающегося оснащения её фактами, аргументами и от дальнейшего теоретического развития. Вербальная модель принципа селективности не имеет противоречий концепциям эволюции биосистем любого уровня организации и соответствующих им эволюционных концепций (Пучковский, 2009а).

6.11. Резюме

В литературе об отборе нашло отражение всё возможное разнообразие мнений - от полного отрицания эволюционного значения до признания ведущим фактором эволюции с творческой ролью. Принцип отбора находит применение в объяснениях происхождения и функционирования любых известных систем. Рассмотрены разнообразные примеры синтетического и синкретического понимания отбора эволюционистами. Доказывается необоснованность выделения «форм» отбора, который в действительности выступает в любых эволюционных ситуациях в одной форме. Отрицательная позиция многих эволюционистов в отношении отбора имеет своим объективным основанием очевидные слабости и противоречивость учения об отборе. Среди селекционистов

также имеется большое разнообразие мнений в признании эволюционной роли отбора. Наиболее обоснованной является адаптирующая роль отбора в механизме эволюции.

Единицами отбора могут рассматриваться биосистемы любого уровня организации, являющиеся подсистемами биосферы. Предлагается расширить сферу действия принципа внутриорганизменной корреляции Ж. Кювье, распространив его на биосферу и все её подсистемы. Предложено понятие «адаптивная точка отбора» (АТО), на которую направлено действие определённого вектора отбора. Обращается внимание на некоторое сходство природы отбора, информации и времени. Отбор двоичен, каждый его элементарный акт - это адаптивное упрощение биосистемы за счёт элиминации одной биосистемы из двух конкурирующих. Элиминация толкуется как обязательная составная часть отбора. Неизбирательная элиминация соответствует дрейфу подсистем. Катастрофическая элиминация особей понимается как избирательная элиминация в масштабах межпопуляционного или межвидового отбора.

Механизм отбора включает селектоген и селективную систему с избытком подсистем. Селективому акту соответствует снижение числа подсистем в биосистеме: от избыточного до минимально достаточного для выполнения внутрибиосистемной функции. Допускается действие отбора на любом уровне организации биосистем. Идея об эволюционной роли отбора имеет богатые, ещё недостаточно используемые возможности для последующего развития. К числу наиболее актуальных проблем можно отнести проблему интерпретации эволюционных ситуаций, которая очень часто основана на недостаточной строгости оценок и определений.

Глава 7. ФАКТОРЫ ФИЛОГЕНЕЗА

7.1. «За» и «против» факторов филогенеза

В учении самого Ч. Дарвина нет деления эволюционного процесса на уровни микроэволюции и филогенеза, по этой причине автор и не пытался обсуждать проблему факторов этих двух уровней (Darwin, 1886). С развитием учения о микроэволюции возникла проблема: если факторы микроэволюции в понимании дарвинистов очевидны, то имеются ли основания для выделения особых факторов, действующих на уровне филогенеза (макроэволюции)?

Представители СТЭ, как правило, считают, что эволюцию биосистем любого уровня можно объяснить, поняв причины эволюции популяций, а кроме факторов, отнесённых к категории микроэволюционных, причин эволюции ими не обнаруживается (Huxley, 1957; Mayr, 1976; Завадский, Колчинский, 1977; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Dobzhansky et al., 1977; Шварц, 1980; Айала, 1981; Развитие эволюционной.., 1983 и др.). Ряд ученых дарвиновского толка занимают в этом вопросе не столь ортодоксальную позицию и с различной степенью уверенности допускают вероятность наличия факторов филогенеза (макроэволюции) (Холден, 1935; Goldscmidt, 1940; Грант, 1980; 1991; Фетисенко, 1980; Bock, 1980; Воронцов, 1987; 1999 и др.). Среди ученых, считающих недостаточным объяснение эволюции действием факторов микроэволюции, много палеонтологов, есть планетологи, специалисты в молекулярной биологии и др. (Берг, 1922а; 1977; Вермель, 1931; Симпсон, 1948; Schindewolf, 1950; Степанов, 1959; Rensch, 1960a; 1960b; Лукина, 1972; Оно, 1973; Любищев, 1975; Ивановский, 1976; Давиташвили, 1977; Татаринов, 1986; Бердников, 1990; Яблоков-Хизорян, 1990; Воронцов, 1999; Назаров, 2007 и др.).

Надо признать, что фактическое разнообразие нюансов в понимании факторов эволюции и их значения для таковой значительно богаче, однако полноценный и объективный анализ этого вопроса занял бы слишком много места и в данной книге нецелесообразен. Ограничусь примером: виднейший теоретик СТЭ И.И. Шмальгаузен (1968а; 1969), не выделяя факторов филогенеза, тем не менее не мог не остановиться, и довольно

обстоятельно, на роли биогеоценоза как кибернетического регулятора, на роли борьбы за существование (экологических факторов эволюции).

Напомню, что объяснение эволюции на основе СТЭ не устраивает многих исследователей (1.2). Тем не менее, названное понимание распространено очень широко: в специальных и популярных публикациях, учебниках объяснение биологической эволюции даётся именно на основе концепции микроэволюции и её факторов, а то, что можно отнести к сфере действия факторов филогенеза, в лучшем случае представлено обсуждением или даже кратким упоминанием роли внешней среды (Эрлих, Холм, 1966; Шеппард, 1970; Солбриг, Солбриг, 1982; Дубинин, 1987; Айала, Кайгер, 1988; Яблоков, Юсуфов, 1989; Захаров и др., 1996; Пехов, 2000; Иорданский, 2001).

Высказано мнение, что «бессмысленно искать особенности макрозволюции вне процесса микроэволюции» (Фетисенко, 1980, с. 217). Напротив, Г.П. Краснощёков и Г.С. Розенберг (2001) рассматривают как строго научные представления о макроэволюционных преобразованиях без микроэволюционных. Отмечу также, что нередки публикации, где, наряду с факторами микроэволюции, рассматриваются особые факторы макроэволюции (Воронцов, 1999; Тиходеев, 2005; Назаров, 2007 и т.д.).

В моей концепции представление о факторах филогенеза — необходимая составная часть (Пучковский, 1994), критерий их выделения назван ранее (3.5). В отличие от факторов микроэволюции факторы филогенеза оказывают направляющее воздействие на всю эволюционирующую биосистему, именно их изучение позволяет вполне уверенно подойти к решению проблемы направленности эволюции (9.1). Факторы филогенеза придают биологической эволюции закономерный характер (Берг, 1922а), хотя в эволюционном механизме они взаимодействуют с факторами микроэволюции. Последние могут разнонаправленно влиять на подсистемы эволюционирующей биосистемы, в частности, уравновешивать действие друг друга (4.8). Направленность же эволюции биосистемы в целом (т. е. потоку жизни) придают только факторы филогенеза. **Факторы филогенеза приводят в**

движение потоки жизни, дробят их, вызывая ветвление, влияют на направление и скорость движения потоков жизни.

Фактор филогенеза вполне может совмещаться с фактором микроэволюции в одном предмете, веществе или физико-химическом явлении. Так, самые различные абиотические агенты могут явиться для клеток и организмов причиной мутации, но могут и вызвать в ряду поколений приспособительное наследственное изменение уже филогенетического уровня, разумеется, в последнем случае дело не обходится без соучастия других факторов эволюции.

О большем или меньшем значении тех или других факторов филогенеза пишут нередко, однако определённость в этом вопросе возникает только в результате изучения конкретного вклада каждого фактора в изменение организации биосистемы, выраженного в количественно определённых показателях. Видимо, таким показателем может быть информация (Эвери, 2006).

К факторам филогенеза я отношу селектогены, кванты жизни, давление жизни, сопротивление среды и изоляцию. Борьбу за существование я считаю понятием близким, но не эквивалентным селектогенам. Полагаю необходимым подробно рассмотреть и первое из этих понятий, как широко вошедшее в литературу и в научный (а также околонаучный) обиход.

7.2. Борьба за существование (БЗС)

7.2.1. Полтора столетия недоразумений

Как и естественный отбор, БЗС имеет в истории биологии очень сложную судьбу (Берг, 1922б; Морган, 1936; Гаузе, 1939; Сковрон, 1965; Шмальгаузен, 1969; 2000; Gause, 1972; Завадский, 1973; Матвеев, 1973; Галл, 1976; Северцов, 1987; 1990; Берг, 1993; Заварзин, 2003; Резникова, 2003 и др.). Наибольшую роль в этом сыграла представленная Ч. Дарвином описательная, без необходимой чёткости, форма понятия в виде иносказательного выражения. Хотя сам Ч. Дарвин и оговорил метафоричность БЗС (Darwin, 1886; Дарвин, 1935, с. 171), успеха это объяснение не имело. Понятие о БЗС не соответствует требованиям к научному термину прежде всего в силу своей описательной, почти бытовой формы, что создаёт иллюзию доступности и полного

понимания в глазах неспециалиста и предоставляет богатейшие возможности для разнообразных толкований в зависимости от профессиональной подготовки, мировоззрения, склонностей и даже фантазии автора. По этой причине о БЗС говорили и писали очень многие и очень много, понимание и его уровень были разнообразными, понятие стало универсальным и «размытым», а по этой причине годным к употреблению чуть ли не в любой сфере знаний и объектов. Учение о БЗС оказалось «вместительным» (в понимании Э. Лекявичуса, 1986) явно сверх меры, а применение БЗС вышло далеко за пределы теории происхождения видов (Вейсман, 1918; Парамонов, 1945; Зеликман, 1966; Завадский, 1973; Серебровский, 1973; Карпинская, Никольский, 1988 и др.). Впрочем, исторические экскурсы обнаруживают идею «борьбы» в применении к природе уже в мировоззрении античных мыслителей (Сковрон, 1965; Лункевич, 1969; Воронцов, 1999).

Характерно, что после Ч. Дарвина и до наших дней в биологической литературе преобладает именно буквальное понимание БЗС, т. е. предостережение автора понятия своей роли так и не сыграло. Приведу некоторые примеры распространённых случаев понимания БЗС.

Л.С. Берг (1922б) различал БЗС и взаимную помощь среди организмов, И. Агол (1927) - БЗС и сотрудничество, оба автора способствовали дальнейшей антропоморфизации в понимании отношений между системами в живой и неживой природе. Н.А. Иванцов (1927) писал о «борьбе с неблагоприятными факторами», то же самое - А.А. Парамонов (1945) и К.А. Тимирязев (1949), а К.М. Завадский и Э.И. Колчинский (1977) писали о борьбе за свет, воду и место произрастания. Дж. Милсум (1968, с. 35) считает, что все живые системы «поддерживают свою жизнеспособность в борьбе с основным законом неживой природы», т. е. тенденцией к деградации. Вывод ясен: все живые системы борются со всеми, со всем и за всё, а также против всего и всех.

При таком «безразмерном» понимании БЗС неудивительно, что отношение к ней как фактору эволюции весьма неоднозначно. Л.С. Берг (1922а; 1922б) не признавал БЗС фактором прогрессивной эволюции; А.Б. Ивановский

(1976) не считает её существенным фактором эволюции и вымирания видов. Л.Ш. Давиташвили не рассматривает БЗС среди факторов эволюции (1977), однако упоминает её в связи с проблемой вымирания организмов (1969; 1978). И.И. Шмальгаузен (1969; 2000) достаточно подробно описывает БЗС и её роль как фактора эволюции живых систем. Основательную подборку мнений об эволюционном значении БЗС читатель может найти в книге Я.М. Галла (1976).

Падение популярности БЗС особенно заметно в трудах по биологии популяций, популяционной генетике и по статистическим аспектам эволюционной теории (Darlington, 1958; Моран, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Dobzhansky et al., 1977; Ли, 1978; Солбриг, Солбриг, 1982; Алтухов, 1989 и др.).

В понимании БЗС и естественного отбора господствовал и продолжает господствовать синкретизм, в результате чего эти понятия ещё могут предоставить немалые возможности для аналитического изучения. В понимании БЗС, к тому же, продолжает «цвести» антропоморфизм.

7.2.2. Попытки усовершенствования

Не было недостатка в критических высказываниях по поводу БЗС и её различных трактовок, и как естественного продолжения критики, попыток изменить положение, заменив БЗС на конкуренцию между родственными особями или на «жизненное состязание» между организмами (Зеликман, 1966; Шмальгаузен, 1969; Медников, 1975). П.А. Кропоткин (1902, цит. по: Лима-де-Фариа, 1991) в прекрасно написанной книге на множестве примеров стремился показать, что в природе есть не только жестокая борьба, но и разнообразные другие формы отношений, в том числе забота, доброта и самоотверженная взаимопомощь. Т. Морган (1936) счёл эти описания достойными помещения в книге сказок для детей. Однако не все согласились с его мнением: А. Лима-де-Фариа достаточно серьёзно воспринял примеры сотрудничества между организмами из книги П.А. Кропоткина. Интересно, что современные исследователи в трудах об эволюции в сообществах микроорганизмов и слизевиков, роли кооперации и альтруизма (Заварзин, 1997; 2003; Прозоров, 2002; Killingback and Doebeli, 2002; Hudson et al., 2002; Проворов и др., 2010),

повторяя ход рассуждений П.А. Кропоткина и Н.Я. Данилевского, почему-то вновь считают биосоциологические объяснения основанием для опровержения или усовершенствования дарвиновского учения о БЗС. Более того, можно видеть своего рода возрождение критики учения Ч. Дарвина о БЗС (Goldsmith, 1996; Бабков, 2000; Голубев, 2001; Гиляров, 2002; Чайковский, 2007а). Авторы обзоров отмечают высокий накал антидарвиновской критики в современной России, в ней активную роль играют российские СМИ (Колчинский, 2010б; Юсуфов, Магомедова, 2010).

На мой взгляд, названные выше предложения заменить БЗС означают попытки одно метафоричное и антропоморфичное выражение заменить другим (другими), столь же метафоричными и антропоморфичными. Идея о «чемпионате» среди растений, например, по скорости роста, нисколько не лучше борьбы в таком контексте.

Из середины прошлого столетия также известны попытки отрицать внутривидовую борьбу (Глущенко, 1960; Лебедев, 1962; Алексеев, 1964), в этих публикациях, например, разъяснялось читателю, что каннибализм не является примером внутривидовой борьбы. Причины такой позиции авторов, видимо, идеологического свойства. К.А. Тимирязев пришел к идее полного отказа от понятия БЗС (Галл, 1976). В генетической концепции эволюции понятие БЗС было утрачено (Шмальгаузен, 1968а; Микулинский, Полянский, 1983), подтверждение такого обобщения можно обнаружить в трудах по генетике популяций (Меттлер, Грегг, 1972; Солбриг, Солбриг, 1982; Айала, Кайгер, 1988; Алтухов, 1989; Алтухов и др., 2004 и др.).

7.2.3. Семантические ограничения в понимании БЗС

Выше уже назывались несколько типовых вариантов выражений, используемых в текстах на темы о БЗС: «борьба с чем-либо»; «борьба против чего-либо»; «борьба за что-либо», к которым, учитывая богатство языка, можно было бы добавить ещё кое-что. Однако все названные «вариации на тему БЗС» отличаются от объяснения Ч. Дарвином сущности понятия, которое означает «зависимость организма от каких-либо жизненных обстоятельств». Приведу пример: сосна борется с ветром. В некоторых частных случаях такое выражение вполне

соответствует действительности, ибо сильный ветер может сломать ветви, вершину дерева, даже повалить его. В горах, на опушке леса, на периферии ареала можно наблюдать угнетённые растения сосны - низкорослые, с искривлёнными сучьями и флагообразной кроной. Однако столь же очевидно, что распространение сосновой пыльцы и семян происходит в значительной мере за счёт движения воздуха. Можно ли говорить, что сосна только борется против ветра? Или с ветром? Однако без риска впасть в неточность можно сказать, что сосна борется за существование в зависимости от ветра.

Известно, что молекулярный кислород - «обоюдоострый меч»: он не только необходим для аэробной жизни, но и токсичен для живых клеток и анаэробных форм. И в данном случае «общий знаменатель» - наличие зависимости живых систем от кислорода.

Я считаю полезной и даже обязательной выработку универсального понимания БЗС, в чём расхожусь во мнении с Э. Лекявичусом (1976). С моей точки зрения, единственной формой универсального словесного выражения сущности БЗС, при использовании которой не искажается смысл понятия, является такая: **борьба за жизнь (существование) в зависимости от чего-либо** (т. е. от фактора). Для выделения фактора удобно использовать любой из примеров внутривидовой, межвидовой или конституциональной борьбы.

Вполне естествен вопрос: насколько сам Ч. Дарвин был последовательным в применении БЗС? В русскоязычном издании (1935, с. 171) написано про двух животных из рода *Canis*, что «они борются между собой», про растение на окраине пустыни — «оно борется с засухой, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности». Сделанная в конце фразы поправка, к сожалению, не стала правилом. И на с. 180 пишется об «ожесточённой борьбе между представителями того же вида». Приведу строчку из 6-го издания на языке оригинала (Darwin, 1886, p. 50), где говорится о двух животных: «to struggle with each other which shall get food and live».

При строгом следовании универсальной форме оснований для разночтений и разногласий на этой основе было бы, видимо, меньше. Однако есть и другая сложность: понятие БЗС

характеризует не сам действующий фактор, а процесс его отношения или взаимодействия с биосистемой. Для большей определённости удобней говорить о факторах БЗС — межвидовых, внутривидовых и абиотических. Факторы БЗС адекватны экологическим факторам различной природы (Гаузе, 1939; Северцов, 1941; 1942; Наумов, 1963; Gause, 1972; Дедю, 1989 и др.), а также селектогенам, речь о которых пойдёт ниже.

7.3. Селектогены (факторы БЗС)

7.3.1. Понятие о селектогене

Факторы, задающие определённую направленность процессу эволюции, названы селектогенами (Пучковский, 1992). Название обусловлено тем, что участие селектогенов в работе эволюционного механизма проявляется через отбор, направление которому задаётся этими факторами — одним или несколькими.

Направляя потоки жизни и их филогенез, селектогены обеспечивают закономерный характер эволюционного процесса (Берг, 1922а). Селектогены могут быть по своей природе внешними для эволюционирующей биосистемы, но могут быть и внутренними, т. е. быть особенностями организации самой биосистемы. Внешние селектогены обеспечивают эктогенетическую сторону процесса эволюции биосистем (Берг, 1922а; Северцов, 1949), а внутренние селектогены - автогенетическую составляющую эволюции (Берг, 1922а; Соболев, 1924; Лима-де-Фариа, 1991). Учения об автогенезе и эктогенезе в эволюционных концепциях я не считаю «метафизическими крайностями» (Ильин, Смирнов, 1971) или проявлением идеализма (Завадский, Георгиевский, 1977), а вполне научными и необходимыми теоретическими построениями для двух реально существующих и диалектически взаимодействующих сторон эволюционного процесса (Кремянский, 1971). Селектогены близки по значению к «повторяющимся воздействиям», которые, согласно концепции П.К. Анохина (1968), являются основой эволюционного развития жизни. В соответствии с развиваемой концепцией, селектогены являются факторами программы филогенеза (10.4).

По своей природе селектогены могут быть самыми различными, причём сила их воздействия на биосистемы может

быть и не очень значительной. Своеобразие этих факторов — именно в постоянстве или такой периодичности действия, которая существенно влияет на работу естественного отбора. Другими словами, действие этих факторов влияет на успешность выживания биосистем. Из палеонтологии, экологии, растениеводства и т. д. известно, что относительно слабые, но перманентно действующие агенты среды обитания (надсистемы), могут вызвать далеко идущие сдвиги в организации биосистем (Дарвин, 1928; Пузанов, 1938; Формозов, 1946; Руттен, 1973; Давиташвили, 1977; Грант, 1980; Будыко, 1982; Ньюэлл, 1986 и др.). В отличие от катастрофогенов, селектогены не повреждают биосистемы и своим прямым воздействием не изменяют организацию биосистем. Лишь в сочетании с работой факторов микроэволюции, в том числе катастрофогенов и отбора, селектогены могут вызвать направленные сдвиги в организации биосистем (4.8). Хотя традиционно эти сдвиги считают примерами микроэволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шварц, 1980; Яблоков, Юсуфов, 1989 и др.), я отношу направленные изменения генотипического состава популяций к филогенетическим сдвигам.

Селектогены функционируют в эволюционном пространстве, изменяя направление и скорость потока жизни и прерывая его. При рассмотрении филогенеза достаточно выделить селектогены и соответствующий их действию сдвиг линии филогенеза в ЭПВ. На уровне микроэволюции необходимо выявление селектогена, который определяет направление отбора; последний, действуя на АТО (6.8), вызывает эволюционные изменения в биосистеме, каковые в значительной степени адаптивны. Селектоген может взаимодействовать с отбором и опосредованно, через другие факторы микроэволюции. Например, умножение избыточности может явиться основой для изменения в направлении эволюции биосистемы. Однако и эти изменения не минуют бракующей роли отбора.

7.3.2. Биотические селектогены

Эта группа объединяет факторы взаимодействия между биосистемами, включая межвидовые и внутривидовые. Любые внутрисистемные селектогены на другом уровне рассмотрения

окажутся уже межсистемными, и наоборот. **Биотические селектогены влияют на направление филогенеза в В-пространстве.** Взаимодействуя с другими факторами, они вызывают адаптивные изменения обоюдного характера во взаимозависимых биосистемах. Эти отношения могут быть «горизонтальными», т. е. между системами одного уровня, и «вертикальными» - отношения между подсистемой и биосистемой, или биосистемой и надсистемой.

Можно назвать внутриорганизменные селектогены, например органы или их фрагменты, обменивающиеся обоюдными воздействиями, являющимися причиной коадаптивных изменений в строении и функциях подсистем тела, обнаружение которых позволило Ж. Кювье осуществить первые реконструкции облика давно вымерших животных. Внутрипопуляционные взаимодействия, например между самцом и самкой птиц, приводят к коадаптивным изменениям, которые Ч. Дарвин объяснял действием полового отбора. Я считаю гипотезу полового отбора примером неудачной научной фикции (6.6), а конспецифичных самца и самку рассматриваю как пару реципрокных внутрипопуляционных селектогенов, которые являются причиной коадаптивных эволюционных изменений друг для друга. Подобным образом коадаптивна эволюция хищника и жертвы - двух объектов эволюции, которые одновременно являются один для другого селектогенами, взаимодействующими в эволюционном В-пространстве. Результатом влияния этих селектогенов оказывается изменение в организации хищника и жертвы, что обеспечивает их сосуществование в биоценозе. Вывод очевиден - биотические селектогены являются причиной формирования адаптаций, носителями которых являются подсистемы. Более того, биосистемные адаптации всегда являются коадаптациями (8.7.1).

Биологическая эволюция, результатом которой является формирование коадаптаций - это коэволюция, привлекающая заметное внимание исследователей (Maynard Smith, 1989; Номоконов, 1989; Грант, 1991; Родин, 1991; Климов, 2001 и др.). Коэволюция и её следствия (коадаптации) определяют группу феноменов, которые вполне соответствуют принципу

корреляций Ж. Кювье, сформулированному для подсистем организма. Этот принцип распространён на экосистемы (Реймерс, 1990) и с неменьшими основаниями имеет силу для взаимодействующих биосистем любых уровией организации.

К сфере действия биотических селектогенов можно отнести разнообразные формы взаимодействий - внутрисистемные и межсистемные; координации; внутрипопуляционные взаимодействия, включая сюда половые отношения; различные формы биоценотическнх отношений. Уточню: об отношениях написано лишь для краткости, в каждом случае «отношений» обе взаимодействующие системы являются селектогенами. Например, в родительских отношениях селектогенами являются и родители, и потомки, эволюционным следствием такого взаимодействия являются черты обоюдного соответствия организации, специфичные для родителей и их потомков и обеспечивающие эффективное воспроизводство.

Биотические селектогены соответствуют разнообразным проявлениям конкуренции между биосистемами. Ограничусь примером конкуренции на экосистемном уровне: между «тундрой» и «степью» (Зимов, Чупрыгин, 1992). Под тундрой эти авторы понимают экосистемы с преобладанием мхов и лишайников, в которых доминирует стратегия на минимальную скорость деструкции. Степь в данном случае - это экосистема с господством трав и стратегией на высокую скорость деструкции при высокой интенсивности биотического круговорота. Такие экосистемы могут находиться не только в зоне тундры, но и в других ландшафтных зонах.

Некоторую часть биотических селектогенов внутренней природы составляют эволюционные ограничения, налагаемые особенностями организации (Берг, 1922а; Северцов, 1949; Шмальгаузен, 1969). К примеру, проницаемость покровов у амфибий делает маловероятным возникновение морских земноводных; среди змей неизвестны травоядные виды (Левонтин, 1981). Впрочем, запреты организации, видимо, не абсолютны, есть примеры исключений и из этих правил (Татаринов, 1987): наличие немногих видов бесхвостых земноводных, обитающих в солёных водоемах, хрящевых рыб,

живущих вопреки большинству в пресной воде и т. д. В то же время наличие исключений (они очень редки!) не лишает авторов оснований для вывода о том, что ограничения биологической организации - важная группа факторов филогенеза.

7.3.3. Абиотические селектогены

К этой категории факторов эволюции относятся физико-химические агенты внешней среды (экосистемы). Биология накопила огромный массив знаний о значении факторов неорганической природы для существования, развития и эволюции биосистем. Осуществляя своё влияние на биосистемы через эволюционный механизм, **абиотические селектогены сдвигают филогенез вдоль осей Ph-пространства**. Их эволюционным следствием оказываются экоадаптации для биосистем любых уровней, т. е. носителями этих экоадаптаций могут быть макромолекулы, органеллы, клетки и прочие биосистемы. Считаю излишним приводить здесь примеры, так как они рассматриваются в достаточном количестве и разнообразии в главах об адаптациях и программном филогенезе.

Физико-химический фактор, постоянно или с регулярной повторяемостью действующий на биосистемы, не разрушающий их, но вызывающий в них направленные изменения, является селектогеном: в случае индустриального меланизма таковым оказалось изменение окраски фона, соответствие которой (маскирующий или демаскирующий эффекты) заметно влияло на выживаемость бабочек берёзовой пяденицы. Эволюционное следствие, т. е. филогенетический сдвиг, проявилось в нарастании доли в популяции бабочек с тёмной окраской. Пестициды, применение которых явилось причиной возникновения ядостойких рас организмов (Тишлер, 1971; Рамад, 1981; Фёдоров, Яблоков, 1999; Алтухов и др., 2004), относятся к той же категории селектогенов. На островах в Финском заливе Балтийского моря, заселённых бакланами (*Phalacrocorax carbo*) «поступление чрезмерного количества птичьего помёта имеет явно выраженный селективный эффект на растительность» (Глазкова, Глазков, 2007, с. 61). Видовой состав растений здесь небогат, зато растительность весьма пышная.

7.3.4. Поведенческие селектогены

Некоторые свойства биосистем уже не соответствуют категории биологических явлений и могут быть отнесены к группе социальных (Эрман, Парсонс, 1984; Мак-Фарленд, 1988). Видимо, социальные явления в живых системах эволюционно обусловлены наличием поведенческих реакций в необходимом сочетании со всем комплексом особенностей организации биосистем, которые обеспечивают выполнение этих реакций. Возможно, соотношение в эволюции биосоциальных явлений, поведения и селектогенов в ходе последующего рассмотрения потребует уточнения. Пока же я представляю рабочую гипотезу, пригодную для обсуждения.

Поведенческие селектогены являются причиной филогенетических сдвигов в S-пространстве, их результатом оказываются миксадаптации (Пучковский, 1991; 1998). Сами селектогены имеют биологическую природу, их филогенетическим следствием также являются биологические новшества в организации биосистем. Однако на основе этих новообразований, имеющих очень высокую степень избыточности, что характерно для поведения, биосистемы получают возможность в пределах своей индивидуальной жизни внести заметные изменения в ту часть экосистемы, где они непосредственно обитают (8.7.4). Именно на этой первоначальной основе возникли социальные достижения человека, в том числе техносфера.

7.3.5. Иерархия селектогенов

Селектогены внутренней и внешней природы, являющиеся факторами адаптивной эволюции для конкретной биосистемы, складываются в своего рода иерархию. Для многоклеточного организма, например, селектогенами являются внутренние особенности организации макромолекулярного, клеточного и индивидуального уровней, а также внешние факторы: особи другого пола и возраста, того же возраста и пола в пределах популяции, другие виды, абиотические факторы: местные, региональные, зональные, глобальные и космические. Каждому из этих селектогенов в данной биосистеме соответствует адаптация — особая или общая для нескольких селектогенов. К примеру, организм птицы объединяет в себе сложную

иерархию адаптаций (биосистемных и экоадаптаций) и, возможно, оснащается миксадаптациями (гнёзда). Напомню, что в организации любых биосистем есть также неадаптивные компоненты (Северцов, 1949).

Совокупность селектогенов, которой соответствует адаптивная эволюция определённой биосистемы, понимается как существенная часть программы филогенеза (10.4).

7.4. Кванты жизни

Наличие квантов (3.7) - фундаментальная организационная черта живой материи. Частным случаем квантов жизни можно считать волны жизни, понимаемые некоторыми авторами в качестве одного из факторов микроэволюции популяций (Четвериков, 1968; Медников, 1975; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004). Кванты обнаруживаются среди любых форм жизни, а причины их выраженности частично имеют эндогенную природу. Очевидно, что квантованность - адаптивная черта организации потоков жизни, непосредственно связанная с необходимостью обеспечить протекание эволюционного процесса.

Кванты жизни изменяют степень благоприятствования для функционирования других факторов эволюции. В стабильной фазе биокванта наиболее заметно проявляет себя наследственность биосистем и стабилизирующий эффект взаимодействия факторов эволюции. В акцептивной фазе, которая развивается эндогенно или инициируется катастрофогеном (или их группой), биосистема восприимчива к обновлению организации. Сравнительно полно взаимодействие факторов эволюции понято учеными для волн жизни популяционного уровня (издания, цитированные выше), а также в селекции, где выработано понятие «системы скрещивания» (Ригер, Михаэлис, 1967; Лобашов, 1968), когда чередуются массовый и индивидуальный отбор, инбридинг, кроссбридинг и т. д. Подобные системы скрещивания возможны и в природе, где, в зависимости от фазы биокванта, действуют случайные эффекты, межвидовая гибридизация, эффект «горлышка бутылки», принцип основателя, чередование способов размножения и т. д.

Сами по себе биокванты, видимо, не создают каких-либо

векторов для микроэволюционных процессов, однако чередование стабильной и акцептивной фаз существенно влияет на преимущественную эффективность действия прочих факторов эволюции: то одного (одних), то другого (других). Наличие биоквантов может сказаться на эволюционном результате через частотнозависимый отбор (Пианка, 1981), а также через соотношение эволюционного вклада отбора и дрейфа подсистем при изменении численности популяции (Меттлер, Грегг, 1972; Грант, 1980; Алтухов, 1989; Тыщенко, 1992; Кайданов, 1996). Частота смены поколений в потоке жизни, возможно, увеличивает скоростные показатели процесса эволюции (Шмальгаузен, 1969; Куркин, 1976; Фолсом, 1991). Однако эта зависимость, видимо, неоднозначна (12.3).

7.5. Давление жизни

Учёные пишут о «давлении» различных факторов эволюции (Пианка, 1981; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004), имея в виду интенсивность действия фактора. Однако В.И. Вернадский (1967) писал о давлении или «напоре» жизни как о самостоятельном факторе эволюции. Ю.Е. Егоров (1983) придаёт давлению жизни статус фактора эволюции популяций.

Близким давлению жизни считается «биотический потенциал» (Биологический словарь, 1986; Реймерс, 1990), эти понятия нередко используются в экологическом обиходе. Оба они в значительной мере соответствуют толкованию Ч. Дарвином (1935) природы БЗС и конкуренции в живой природе через избыточность потенций для размножения и расселения самых различных организмов. Давление жизни находит свое проявление в разнообразных вариантах конкуренции (Уиттекер, 1980; Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989 и др.), расселения (Пузанов, 1938; Наумов, 1963; Бигон и др., 1989 и др.) и в вымирании биосистем (глава 13). Допускаемый занос жизни на Землю извне (Бернал, 1969; Поннамперума, 1977), в случае обнаружения неопровержимых доказательств, также оказался бы проявлением давления жизни.

Давление жизни — одно из значительных проявлений избыточности биосистем (4.9). Это единственный из факторов, входящих в механизм биологической эволюции, который порождает силу в механическом смысле, приводящую в

движение потоки жизни. В моём понимании именно **давление жизни является движущим фактором эволюции**, а отнюдь не естественный отбор, как это принимается многими авторами (6.5).

По своей направленности давление жизни сродни тому давлению, которое изучает физик в жидкостях и газах. Направление давления жизни всегда центробежно, в ЭПВ благодаря этому фактору биосистемы могли бы распространяться (растекаться) в направлении всех его осей: времени, Ph-пространства, B-пространства и S-пространства (2.6). Давление или экспансия жизни проявляет себя всесторонне: это распространение форм жизни во времени, в реальном пространстве (проникновение в новые среды и адаптивные зоны: Симпсон, 1948), увеличение биоразнообразия, биологический прогресс. Современный человек как часть биосферы оказывает давление на многие формы жизни, включая и саму биосферу, вызывает в ней нарушения, сокращение живого покрова и вымирание биосистем. Одно из важнейших следствий воздействия человека – продолжение эволюции в виде её антропогенного этапа (Вернадский, 1989; Алтухов и др., 2004; Пучковский, 2004; Gill et al., 2009 и др.).

7.6. Сопротивление среды

Подобно тому, как в механике каждой действующей силе соответствует противодействующая сила, согласно представленной авторской концепции **давление жизни при распространении потока жизни в ЭПВ всегда встречает противодействие, определяемое как «сопротивление среды».** Такое понятие используется не только в физике, но и в экологии (Chapman, 1930, цит. по: Северцов, 1942; Одум, 1975).

Возможности биосистем (в размножении, выживании, расселении и проч.) всегда реализуются лишь частично (Дарвин, 1935; Берман и др., 1967; Бигон и др., 1989 и др.). Потоки жизни, как известно, ограничены во времени, если не во всех случаях, то довольно часто. Ограниченность распространения жизни в пространстве очевидна.

Если конкуренция есть порождение давления жизни, то она же может оказывать сопротивление экспансии потоков жизни. Так, наличие свободной экологической ниши может

пониматься как фактор эволюции (Шмальгаузен, 1969; Ивановский, 1976; Татаринов, 1985). Свободная ниша «разрешает» продвижение потока жизни в эволюционном пространстве. Если на уже занятую экологическую нишу претендует биосистема - носитель более высокой организации, то её претензии, возможно, не будут реализованы ещё очень долго (Красилов, 1984).

Сопротивление среды препятствует свободному распространению жизни в ЭПВ, его ограничивающие влияния многогранны: это неблагоприятные для жизни физико-химические условия, лимитирующие факторы, конкурентные биосистемы, разрушенные человеком экосистемы. Направление сопротивления среды может совпадать с любой из осей ЭПВ, однако оно всегда противоположно тем направлениям, в которых действует давление жизни. Со временем давление жизни уравновешивается сопротивлением среды, но это равновесие может быть нарушено в результате очередной экологической катастрофы. Многие учёные считают, что вслед за массовыми вымираниями наступает оживление темпов эволюции с последующим расцветом новых биологических форм (см. обзоры: Депере, 1921; Давиташвили, 1977; 1978; Соколов, 1981; Гулд, 1986; Красилов, 1986; Татаринов, 1987; Назаров, 1991; Жерихин, 2003). Можно считать, что массовое вымирание проредило биоценозы и биомы Земли, снизило сопротивление среды, в связи с чем взаимодействие давления жизни и других факторов эволюции могло без значительных помех формировать и распространять новые биосистемы. В отличие от изоляции сопротивление среды - это экологический фактор эволюции.

7.7. Изоляция

Нередко введение понятия «изоляция» как фактора эволюции связывают с именем М. Вагнера (Оно, 1973; Воронцов, 1999). Ч. Дарвин и его современники обсуждали значение изоляции в происхождении видов, а также роль нарушения механизмов изоляции для вымирания эндемичных организмов (Дарвин, 1928; 1935), хотя в своем центральном труде Дарвин отвёл изоляции сравнительно небольшое место. Это понятие впоследствии нашло широкое применение в биогеографии,

теории видообразования, проблемах охраны природы и т. д. (Пузанов, 1938; Завадский, 1968; Майр, 1968; Сулей, 1989 и др.).

В теории эволюции изоляцию традиционно относят к факторам видообразования (Майр, 1947; 1968; Завадский, 1968; Грант, 1984), а также включают в список факторов микроэволюции (Четвериков, 1968; Шварц, 1969; Шмальгаузен, 1968; Dobzhansky, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Глотов, 1988; Яблоков, Юсуфов, 2004; Добжанский, 2010 и др.). Отношение учёных к эволюционной роли изоляции неоднозначно: Ю.М. Вермель (1931) признавал важное значение изоляции и, следуя Э. Копу в подразделении факторов на «вызывающие» и «направляющие», относил изоляцию и к тем, и к другим. Л.Ш. Давиташвили (1977) в своей фундаментальной работе не обсуждает роль этого фактора, а И.И. Шмальгаузен (1969) не считает его необходимым для эволюционного процесса. Дж. Симпсон (1983) рассматривает изоляцию как фактор динамики фаун континентального уровня. Фенотипические признаки беспородных собак, особенно в первых поколениях, формируются при ведущем значении снятия изоляции между породами (Березина, 2007).

Этот фактор действительно труднее других с уверенностью отнести к одной из двух групп факторов эволюции (согласно концепции Копа). Несомненна роль изоляции для возникновения дивергенции и последующего таксономически значимого филогенеза. Однако очевидно и действие этого фактора как типично микроэволюциониой причины, умножающей разнообразие направлений микроэволюции в пределах популяции или биосистемы надвидового уровня.

Изоляция так же необходима для потоков жизни, как и другие факторы эволюции и, как они, не может пониматься только двузначно – «есть» или «нет». Вероятно, этот фактор в том или ином количестве присутствует в потоке жизни всегда, от степени его присутствия может меняться эволюционный эффект. Высокая степень изоляции присуща биокванту в фазе стазиса согласно концепции прерывистого равновесия (Гулд, 1986), когда биосистема закрыта для воздействий, могущих изменить её организацию.

Иммиграцию видов, приток генов в результате гибридизации, горизонтальный перенос генов можно понимать двояко: как факторы-антагонисты по отношению к изоляции, а можно и как другую степень изоляции. Важно лишь учесть и те, и другие эффекты.

Типы изоляции очень разнообразны (Пузанов, 1938; Завадский, 1968; Яблоков-Хизорян, 1972; Воронцов, 1999; Яблоков, Юсуфов, 2004; Добжанский, 2010 и др.). В ЭПВ этот фактор, подобно сопротивлению среды, противодействует давлению жизни, ограничивая и направляя потоки жизни. В отличие от сопротивления среды, изоляция ограничивает не столько сами живые системы, сколько их информационное (генетическое) содержание. Изоляция влияет на положение потоков жизни в В-пространстве. Возможно, ещё точнее было бы определить изоляцию как фактор, влияющий на форму и размещение в В-пространстве информационных потоков жизни, имея в виду структурную информацию биосистем. Поясню сказанное. В случае рассмотрения двух близких видов для исследователя наиболее важны различия в их организации, включая сюда своеобразие наследственной информации, а также организационные особенности фенотипов и популяционных подсистем надиндивидуального уровня (генофонд, семьи, колонии и т.д.).

В результате действия изоляции происходит ветвление потоков жизни и поддерживается их несмешиваемость (или ограничивается смешение) с другими ветвями. Образно говоря, происходит взаимное филогенетическое отталкивание вновь возникших ветвей и сравнительно быстрое их расхождение в биологическом пространстве. Изоляция способствует накоплению и поддержанию организационного своеобразия биосистем любых уровней организации.

Важно отметить, что прогрессирующая инсуляризация интенсивно осваиваемых человеком ландшафтов (Уилкокс, 1983) усиливает интерес учёных к проблеме изоляции. Эффекты малой выборки и принцип основателя (Майр, 1968) по своей сути тоже есть проявления изоляции.

7.8. Резюме

В едином механизме эволюции биосистем различаются факторы микроэволюции и филогенеза. Факторы филогенеза

оказывают направляющее воздействие на всю эволюционирующую биосистему. К факторам филогенеза отнесены кванты жизни, селектогены, давление жизни, сопротивление среды и изоляция. Каждый биоквант, сочетая в себе стабильную и акцептивную фазы, может влиять на эффективность действия других факторов эволюции.

Селектогены по значению совпадают с факторами БЗС. Они изменяют направление и скорость потоков жизни и могут прервать их. Выделены биотические, абиотические и поведенческие селектогены. Давление жизни имеет центробежную направленность. Сопротивление среды противодействует давлению жизни, ограничивая распространение потоков жизни в ЭПВ. Изоляция направляет и ограничивает потоки жизни в В-пространстве.

Пересматривается понимание борьбы за существование, которое давно приобрело излишнюю универсальность и расплывчатость. В толкованиях БЭС обнаруживаются синкретизм и антропоморфизм. Попытки замены БЗС на столь же метафоричное и антропоморфичное понятие успеха не имели.

Предлагается унифицированная формулировка БЗС: борьба за существование в зависимости от какого-либо фактора. Такое понимание пригодно для рассмотрения любых эволюционных и экологических ситуаций.

Глава 8. АДАПТИВНОЕ И НЕАДАПТИВНОЕ В ОРГАНИЗАЦИИ БИОСИСТЕМ

8.1. Универсальный адаптационизм

Адаптация принадлежит к числу наиболее важных понятий в эволюционных построениях, являясь стержнем многих эволюционных проблем. Помимо учения об эволюции, проблема адаптации широко обсуждается в биоэкологии и в самых разных других отраслях биологической науки. Понятие об адаптации давно вышло эа пределы биологии и используется в медицине, психологии, информатике, кибернетике, теории систем, нейробиологии, педагогике, сельском хозяйстве и т. д. Мною проблема адаптации будет затронута лишь частично в связи с эволюционными вопросами. При необходимости более широкого изучения проблемы читатель может воспользоваться обобщающими публикациями (Северцов, 1942; Берман и др., 1967; Dobzhansky, 1968; Шкорбатов, 1971; 1986; Царегородцев, 1975; Дичев, Тарасов, 1976; Bock, 1980; Любищев, 1982; Лекявичус, 1986; Георгиевский, 1989; Иванов, 2001; Дзержинский, 2010).

В связи с проблемами эволюции адаптация традиционно понимается как свойство организма (Darwin, 1886; Дарвин, 1935). Это может быть частный признак, т. е. одно из многих свойств организма, но возможно понимание адаптации как совокупности свойств организма в целом (Ушаков, 1963; Иорданский, 1990). Адаптация может пониматься как процесс и как его результат (Bock, 1980; Шмальгаузен, 1982). Со временем это понятие распространилось на биосистемы всех уровней организации, возникло представление об иерархии адаптаций в биосфере (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Lewin, 1982; Sará, 1989; Северцов, 1990; Пучковский, 1991 и др.). Практические аспекты проблемы адаптации открывают интродукция видов, сельское хозяйство, экологическая инженерия, конструирование экосистем и другие направления. Возможно, необходим более продуманный подход к принятию широкомасштабных государственных и международных дорогостоящих программ в связи с циклическими изменениями в климате Земли и их возможными последствиями (обмеление Каспия, парниковый эффект, проблема «озоновых дыр» и т. д.). Как считает В.А.

Красилов (1992), это примеры неверного понимания естественных процессов, которые требуют не противодействия, а адаптации к ним. Учение об адаптации имеет не узконаучный интерес, а обнаруживает широкую сферу возможного применения в масштабах биосферы и техносферы.

8.2. Проблемы адаптационизма

В связи с проблемой адаптации используется большое количество понятий, которые нередко обозначаются словами, далеко не соответствующими терминологическим требованиям: их соотношение, содержание и сфера применения понимаются очень произвольно. Сюда относятся такие слова, как адаптация, адаптивность, целесообразность, приспособление, приспособленность, инадаптация, адаптивная редукция и проч., а также множество производных от них. Предложено несколько специфических выражений родственного содержания: адаптивная зона (Симпсон, 1948), опережающее отражение (Анохин, 1968), стоимость выживания (Мак-Фарленд, 1988), преадаптация (Cuènot, 1925), непосредственное уравновешивание (Спенсер, 1870; 1894) и т. д. Л.А. Растригин (1981) считает, что адаптация ничем не отличается от управления в широком смысле.

Многообразие аспектов использования, прогрессирующая универсальность термина «адаптация» в сочетании с обилием полных или частичных синонимов, обычно имеющих столь же неопределённое содержание, порождают немалые дополнительные трудности прежде всего во взаимопонимании исследователей (Ghiselin, 1966; Emlen, 1973; Lewin, 1982; Бергер, 1987; Дзержинский, 2010). Терминологические трудности, разнообразие трудно согласуемых мнений по проблеме адаптивности эволюции, спорность многих положений в учении об адаптации являются причинами возникновения предложений о необходимости пересмотра проблемы адаптации, её теоретических положений и переоценки конкретных материалов (Эрлих, Холм, 1966; Любищев, 1982; Lewin, 1982; Лима-де-Фариа, 1991). С.В. Мейен (1990; 1991) высказал мнение о необходимости пересмотра постулата адаптационизма и создания соответствующей теории.

Представление о приспособленности в эволюционных

концепциях сложилось на основе тандема понятий «организм - среда», который является краеугольным камнем экологии и широко используется в теории эволюции, кибернетике, космологии, термодинамике, теории систем. Однако названный тандем в значительной мере уже исчерпал свои гносеологические возможности (Фурман, 1974; Дичев, Тарасов, 1976) и в нынешней ситуации более полезной оказывается идея о системной организованности биосферы с иерархией адаптаций в ней.

Имеются попытки внести некоторую упорядоченность в терминологию (Шкорбатов, 1971; 1986; Граве, 1972; Lewin, 1982; Гаузе, 1984; Георгиевский, 1989; Henle, 1991; Озернюк, 1992), которые пока не решили проблему.

Многие десятки лет дискутируется в научной литературе проблема «дарвиновской тавтологии» в понимании естественного отбора и адаптации (Берг, 1922а; 1977; Ghiselin, 1966; Левонтин, 1981; Поппер, 1983; Conrad, 1983; Henle, 1991 и др.). Возникновение концепции нейтрализма (Кимура, 1985) также является определённым основанием для пересмотра адаптационизма.

В учении об адаптации прослеживаются те же недостатки, уже знакомые нам по другим эволюционным проблемам: недостаточная разработанность терминологии; неограниченная универсальность понятий; размывание содержания понятий; недостаточная разработанность теоретических основ. Абсолютизация адаптивности эволюционного процесса характерна для современного состояния учения об адаптации примерно в той же степени, как и его недооценка (Георгиевский, 1989).

8.3. Определение адаптации

Определения адаптации содержатся в публикациях многих авторов, в том числе уже названных. Как правило, адаптация трактуется как приспособление, способность выживать в определённых условиях, т. е. вполне тавтологично, даже в сравнительно недавно изданных руководствах (Биологический словарь, 1986; Дедю, 1989; Сулей, 1989; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Реймерс, 1991; Палеонтология и палеоэкология, 1995). Иногда за основу берётся вклад особей в численность будущих

поколений (Северцов, 1941; 1942; Бигон и др., 1989), ограниченность такого понимания для определения адаптации в иерархии биосистем очевидна. Интересно мнение Г.Л. Шкорбатова (1986), который рассматривает адаптацию как одно из проявлений способности материи к саморегуляции и самоорганизации. Для понимания адаптации я считаю полезным понятие корреляции, т. е. взаимозависимости в развитии частей организма (Северцов, 1949; Шмальгаузен, 1961; 1982), введённое Ж. Кювье. Эта идея вполне может быть распространена на иерархию адаптаций в биосфере.

В результате проведённого анализа проблемы А.Б. Георгиевский (1986) выделил три группы определений понятия «адаптация»: 1) тавтологические; 2) определения через «главный признак»; 3) полисемантические, рассматривающие адаптацию как процесс и его результат. Автор приводит свои версии определения биологической адаптации и адаптации любых систем. Из этих определений, на мой взгляд, весьма перспективно последнее: «Адаптация есть особая форма отражения системами воздействий внешней и внутренней среды, заключающаяся в тенденции к установлению с ними динамического равновесия» (с. 27).

Я предпочитаю перейти к определению адаптации от понятия организации биосистем и её избыточности. **Адаптация - это актуализованная часть организации комплементарных биосистем**. Из этого определения следует, что любые жизнеспособные биосистемы избыточны (глава 5), и не все их признаки адаптивны, т. е. актуальны. Адаптация (или адаптированность) означает не просто соответствие, например, организма живой части среды обитания, а обоюдную дополняемость (комплементарность) взаимодействующих биосистем. Самка дополняет самца (и наоборот!) в период размножения до генеративной пары, комплементарные сообитающие популяции разных видов составляют биоценоз и т. д.

Любая биосистема адаптивна в той мере, что она состоит из комплементарных подсистем и сама есть комплементарная часть надсистемы. Комплементарность живых систем эволюционно возникла, видимо, из комплементарности

химических систем, важнейшим проявлением которой является способность молекул к самосборке (Эйген, Шустер, 1982).

Естественно, что предложенное определение само по себе вряд ли лучше, чем определения других авторов. Однако надеюсь, что возможности этого определения окажутся неплохими при широком применении количественного изучения организации и её избыточности, а также информации биосистем. Пока же предложенное мною определение полезно как подсистема, коадаптивая остальной авторской концепции.

8.4. Понятие адаптации и её критерии

Адаптации можно подразделить на две большие категории: онтогенетические и микроэволюционные. Последние являются предметом изучения эволюционистов и дальше речь в основном именно о них. Впрочем, такое деление не может быть абсолютно жёстким, ибо обнаруживаются случаи явно промежуточного свойства. Но биологам привычно пользоваться подразделениями, которые «режут по живому» и имеют много исключений. Обойтись без них пока не удаётся.

В системно организованной биосфере (Вернадский, 1967; Камшилов, 1974; Малиновский, 1987; Бигон и др., 1989; Маргалеф, 1992) любые её подсистемы комплементарны друг другу (Лекявичус, 1986; Пучковский, 1991; Левченко, 1992), т. е. взаимно дополняют одна другую в осуществлении какой-либо системной функции. Болт и гайка комплементарны друг другу, ибо только во взаимодействии они могут выполнять функцию соединения технических деталей. Точно так же комплементарны друг другу гены, что обеспечивает их роль в формировании признаков фенотипа; различные клетки, ткани и органы необходимы для функционирования организма как целого. Именно холистическое видение живой материи (Вернадский, 1988; Богданов, 1989) позволяет более полно сформировать содержание понятия «адаптация».

Общепринятым критерием адаптации является её полезность для выживания биосистемы, что может быть выражено количественно и представляет определённое достоинство (Дарвин, 1935; Северцов, 1942; Шмальгаузен, 1969; 1983; Айала, Кайгер, 1988; Henle, 1991 и др.). В этом вопросе мы затрагиваем сферу взаимодействия понятий об отборе и

адаптации, в связи с которой возникло мнение о тавтологичности соответствующих объяснений. Частично эти упреки в адрес дарвинистов справедливы. Учения об отборе и адаптации, действительно, скоррелированы теснейшим образом, однако их предметы вполне определённы и различны. При имеющейся аморфности и размытости понятий, во многих случаях нестрогом их употреблении, тавтологические элементы в объяснениях дарвинистов, несомненно, присутствуют. Однако это недостаток учения, а не его объектов.

Другим критерием адаптации можно считать кибернетический (Малиновский, 1960; Emerson, 1960; Шмальгаузен, 1969; Аптер, 1970): наличие замкнутого контура из прямой и обратной связей, который обеспечивает регулирующее воздействие надсистемы на её части, а для биосистемы обеспечивает возможность саморегуляции. Эти связи являются сигнальными и, в общем, имеют регулирующее значение для любой биосистемы, функционируя в соответствии с принципом А. Ле Шателье - К. Брауна. Любая новая адаптация означает возникновение нового замкнутого контура связей, для популяции, например, контур связей замыкается через экосистемы. С наличием сигнальных связей сопряжено действие отбора (Шмальгаузен, 1969; Айала, Кайгер, 1988), благодаря этим связям адаптированная система поддерживает во взаимоотношении с другими системами состояние подвижного равновесия. Важнейшим адаптирующим фактором является отбор (6.5).

В данном тексте адаптация понимается мною как процесс и как его результат. Любое полезное для выживания свойство биосистем, как самых простых, так и наиболее сложных, может считаться адаптацией или адаптивным признаком. Решение принимается в соответствии с названными критериями.

8.5. Относительная адаптивность биосистем

Относительная целесообразность биосистем была вполне очевидной уже для Ч. Дарвина и его современников; тем не менее и в наше время эта тема сохранила свою актуальность (Лима-де-Фариа, 1991). Это обстоятельство может служить определённым показателем отсутствия заметного прогресса в решении проблемы. Однако, помимо накопления огромных

материалов, содержащих примеры разной степени адаптивности биосистем, в учении об адаптации появилось много интересных идей. В частности, немалую роль сыграло возникновение популяционной генетики, молекулярной биологии, концепции нейтрализма.

Обсуждение относительности адаптаций проводится в ряде публикаций разных лет (Cuènot, 1925; Плате, 1928; Берман и др., 1967; Левонтин, 1981; Любищев, 1982; Шкорбатов, 1986; Пучков, 1988; Георгиевский, 1989 и др.). Нередко оказывалось, что представление об отсутствии приспособительной значимости в организации биосистем (Дарвин, 1935; Кордюм, 1982) является недостатком наших знаний по биологии и экологии биосистемы (Пучков, 1988). Например, Ч. Дарвин считал, что хорошо развитые плавательные перепонки на лапах у горного гуся (*Anser indicus*) совсем не функционируют, ибо к воде в течение жизни особи этого вида якобы не приближаются. Этот пример кочевал из книги в книгу (Правдин, 1968; Георгиевский, 1985) как яркое «доказательство» в пользу идеи об относительной приспособленности. Полезно напомнить о принципе мультифункциональности в связи с терморегуляционной функцией птичьих лап, а также о вполне актуальной плавательной функции лап горного гуся (Ильичев, Михеев, 1986), о чём Ч. Дарвин не знал.

Однако подобные частные примеры не снимают проблемы относительности адаптации. Например, полиморфизм в окраске яиц, видимо, в целом полезен для выживания популяций обыкновенной кукушки при необходимости использовать в качестве хозяев многие виды певчих птиц. Однако очевидно и то, что вполне обычны случаи явного несоответствия окраски яиц кукушки таковой её состоявшихся хозяев (Мальчевский, 1987).

В кратком виде проблема относительной адаптации может быть сведена к неполной адаптированности любой биосистемы. В более развёрнутом виде проблема имеет несколько аспектов: 1) каждая адаптация полезна по отношению к какому-либо определённому условию среды, иной надсистемы; 2) никакая адаптация не гарантирует выживание биосистемы (или её подсистем) всегда и везде; 3) адаптации относительно полезны

по причине организационного разнообразия (изменчивости) подсистем; 4) полезность любой адаптации меняется в зависимости от условий, которые почти никогда не бывают абсолютно стабильными как в пространстве, так и во времени.

Белая куропатка (*Lagopus lagopus*) имеет зимой белоснежное оперение за исключением чёрных перьев хвоста — рулевых. Покровительственное значение белой окраски очевидно, причем чёрные перья хвоста у затаившейся птицы незаметны. Зато они очень хорошо видны у взлетающей птицы и в полете. Поскольку белые куропатки сбиваются в зимнее время в табуны, то чёрный цвет хвоста, видимо, облегчает возможность для птиц не растерять друг друга среди «белого безмолвия», особенно при слабом освещении в пасмурный зимний день, что наиболее существенно в высоких широтах. Окраска белой куропатки зимой — пример удачного компромисса в эволюционном решении двух жизненно важных задач: быть мало заметной для хищников и достаточно заметной для особей своего вида.

Светлая окраска бабочек берёзовой пяденицы при наличии высокой степени промышленного загрязнения среды является примером «плохой» приспособленности особей, что и проявляется в низкой доле таких бабочек. Однако сам полиморфизм по окраске полезен как проявление избыточности популяции и на этой основе — потенциальной готовности к выживанию в меняющейся обстановке.

Примером внешнего признака, не поддающегося однозначной интерпретации, является окраска тигра (*Panthera tigris*) - яркая и довольно пёстрая (Гептнер и др., 1967; Корбетт, 1991а; 1991б; Юдин, Юдина, 2009; Пикунов и др., 2010). Несмотря на выраженную географическую и индивидуальную изменчивость, её общий характер (красно-рыжий фон с полосами коричневого или чёрного цвета) везде одинаков в пределах восстановленного ареала. Если учесть большое разнообразие условий обитания (равнинные и горные леса - от тропических до таёжных, приречные заросли, саванны), включая обширные территории на севере ареала, где в течение нескольких месяцев в году лежит снег, то гипотеза о маскирующей окраске тигра теряет часть своей убедительности.

Впрочем, остаётся предполагаемый эффект расчленяющей окраски.

Главные жертвы тигра - копытные звери крупных и средних размеров, для которых ведущее значение в обнаружении хищника имеют обоняние и слух, а зрение, как правило, имеет меньшее значение. Видимо, тигр, будь он окрашен так же, как другие крупные кошки, имел бы столь же высокие шансы на выживание. Рискну предположить, что жизнеспособность тигра не пострадала бы, имей он продольные (а не поперечные) полосы или располагай он однотонной окраской, вроде львиной. Думаю, что по отношению к среде обитания цвет и рисунок меха тигра прямого значения не имеют. Более вероятно, что своеобразная окраска тигра есть проявление корреляционной зависимости от жизненно важных признаков фенотипа, особенностей морфогенеза или может иметь значение для внутривидовых коммуникаций. Фактами, однозначно доказывающими эти предположения, я не располагаю.

Нередко относительность целесообразности иллюстрируют наличием «бесполезных» структур в организации биосистем, в том числе рудиментарных органов (Берман и др., 1967). Однако было обнаружено, что самые разнообразные рудиментарные органы могут иметь какую-либо функцию (Плате, 1928; Яблоков, 1961), пусть даже и сильно отличающуюся от первоначальной. Теперь всем известно, что представление о полной ненужности аппендикса у человека было примером недостаточности знаний об этом рудиментарном органе. Показано также, что рудиментарные органы могут явиться основой для эволюционного формирования новых адаптаций (5.6).

8.6. Причины относительной адаптивности биосистем

А. Лима-де-Фариа (1991) видит причину неполной приспособленности организма и к самому себе, и к окружающей среде в том, что в биологической эволюции «наряду с интеграцией... столь же сильна тенденция к самоавтономии систем и их частей» (с. 311). Это мнение я считаю полезным и к нему есть что добавить.

Если обратиться к ЭПВ, то, согласно развиваемой концепции, направленность биосистем в потоках жизни

задаётся в результате взаимодействия многих эволюционных факторов, из которых каждый по своему влияет на положение биосистем в ЭПВ. Более того, каждая биосистема может одновременно испытывать воздействие нескольких векторов отбора. Если принять во внимание адаптирующую роль отбора, то у каждого вектора отбора она несколько отлична; прочие же факторы, как правило, по своей направленностн могут очень сильно расходиться с таковой отбора.

Наследственный фактор производит биосистему следующей генерации, относительно точно копирующую предковую биосистему; этого уже вполне достаточно, чтобы войти в частичное противоречие с изменчивым селектогеном или их группой. Катастрофогены, имеющие ярко выраженную псевдослучайную направленность, в каждом новом поколении биосистем порождают нарушения их комплементарности, что делает совершенно необходимой адаптирующую роль отбора. Вообще, роль неустанно функционирующего отбора имеет смысл именно по причине отсутствия абсолютной адаптированности биосистем.

Дрейф подсистем может комбинировать индифферентные признаки, которые со временем могут перейти в разряд жизненно значимых, вступая в отношения с новым селектогеном. Разные векторы отбора также могут противоречить друг другу, повышая адаптивность по отдельно взятому признаку, но снижая её по другим. Изоляция, малый размер популяции могут ограничить её адаптивный потенциал и снизить жизнеспособность популяции (Майр, 1968; Сулей, 1983; 1989; Алтухов, 1989; Кайданов, 1996). **Взаимодействие примерно десятка факторов эволюции, в котором доля каждого может сильно варьироваться, векторов отбора может быть много, а в проявлении некоторых факторов (дрейф подсистем, катастрофогены, эффект основателя) велика роль случайности - всё это может явиться многопричинной основой для относительной адаптивности биосистем.** Напомню, что речь идёт об эволюционных адаптациях и сопутствующих им неадаптивных признаках, которые формируются эволюционным механизмом. Вывод о многопричинной детерминированности эволюции вновь

подводит к заключению о беспочвенности утверждений учёных, которые на основе палеонтологических и сравнительно-морфологических материалов обсуждают эволюционную роль естественного отбора (6.5, 6.10).

По меньшей мере, взаимодействия селектогенов и катастрофогенов вполне достаточно как причинной основы для относительной адаптивности биосистем. В ещё большей степени взаимодействие всех факторов эволюции способно обеспечить удивительную стабильность части организации биосистем и столь же замечательную изменчивость, что в равной мере сопряжено со всегда неполной адаптивностью (комплементарностью) биосистем. Из этих довольно простых рассуждений уже можно иметь вполне достаточное логическое основание для того, чтобы с уверенностью ожидать в организации любых биосистем признаков различных категорий: в разной степени адаптивных, индифферентных и даже в некоторой степени вредных (Северцов, 1949; Шмальгаузен, 1969; Bock, 1980; Любищев, 1982).

Широкое распространение в живых системах явлений избыточности, нейтральности, малой адаптивности или случаев необъяснимого на основе адаптационизма своеобразия биосистем - всё это вполне уместно в живом мире, меняющемся, разнообразном, несовершенном в частных своих проявлениях, но достаточно жизнеспособном в известных нам пределах.

8.7. Классификация адаптаций

8.7.1. Биосистемные адаптации

В трудах эволюционистов фигурирует нарастающее разнообразие типов адаптации, что породило проблему их упорядочения, номенклатуры и классификации (Cuènot, 1925; Симпсон, 1948; Ушаков, 1963; Williams, 1966; Шмальгаузен, 1969; Царегородцев, 1975; Дичев, Тарасов, 1976; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Хочачка, Сомеро, 1977; Bock, 1980; Ярошенко, 1985 и др.). Одна из наиболее обстоятельных попыток классифицировать адаптации была представлена Г.Л. Шкорбатовым (1986), который назвал естественные физико-химические, технические, социальные, биологические и биосферные адаптации. Пока классификация адаптаций в таком широком понимании находится в стадии становления, я же рассматриваю только

адаптации биосистем (Пучковский, 1991; 2011).

В типологии адаптаций можно выделить несколько принципов классификации (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шкорбатов, 1986), из которых в моей работе используется только один: положение в иерархии биосистем биосферы (Пучковский, 1991). По системной принадлежности все адаптации поделены на группы: биосистемные, экосистемные и миксадаптации (табл.). Название биосистемной адаптации даётся по уровню биосистемы, до которой с помощью данной адаптации дополняются подсистемы - носители этой адаптации. Разумеется, классификация адаптации может быть представлена в более развёрнутом виде, к примеру, в пределах индивидуума можно выделить несколько уровней организации со своими адаптациями.

Напомню читателю, что применение кибернетического критерия помогает при обнаружении адаптации, а её тип определяется с помощью классификационного критерия - по положению в иерархии биосистем.

Таблица

Классификация адаптаций

Уровни организации	Категории адаптаций		
	Биосистемные адаптации	Экоадаптации	Миксадаптации
Клеточный	Клеточные	Клеточные	-
Индивидуальный	Индивидуальные	Индивидуальные	Индивидуальные
Популяционно-видовой	Популяционно-видовые	Популяционно-видовые	Популяционно-видовые
Биоценотический	Биоценотические	Биоценотические	-
Биосферный	Биосферные	Биосферные	-

Биосистемные адаптации - это признаки комплементарности подсистем, которые включены в биосистемы любого уровня организации: от макромолекулы до биосферного сообщества. Биосистемные адаптации всегда взаимны, т. е. они всегда есть коадаптации (Cuènot, 1925; Bock,

1980; Пучковский, 1990; Озернюк, 1991 и др.) и являются результатом коэволюции. Между двумя коадаптированными биосистемами имеют быть два контура регулирующих кибернетических связей, т. е. для каждой биосистемы имеются прямая и обратная связи. В зависимости от ситуации, в паре видов (например, паразита и хозяина) регулятором может быть и тот, и другой. Иерархию взаимно адаптированных систем можно иллюстрировать известной русской матрёшкой. В такой системе, как феноменальный клипер «Катти Сарк» каждая составная часть без исключения вместе с капитаном и экипажем обеспечивали выдающиеся качества парусника: скорость, надёжность и долговечность.

Клеточные адаптации: под ними понимаются любые свойства субклеточных биосистем, которые обеспечивают ту или иную часть функции клетки в целом. Сюда можно включить взаимное соответствие в строении и функции генов, их комплексов, белков, органоидов клетки и других подсистем (Иост, 1975; Хочачка, Сомеро, 1977; Уотсон, 1978; Студитский, 1981; Либберт, 1982; Маргелис, 1983; Альбертс и др., 1994; Климов, 2001 и др.). В генетике хорошо известны комплементарные гены, но в принципе комплементарность проявляет себя в пределах клетки очень разнообразно и прежде всего - в довольно строгом разделении функций между подсистемами, чему вполне соответствует и их форма. Столь же обычно представление о генетических и клеточных коадаптациях, что означает адаптивное взаимодействие между генами и органоидами клетки. Достаточное количество клеточных адаптаций читатель обнаружит в руководствах по цитологии, биохимии клетки, молекулярной генетике и т. д.

Индивидуальные адаптации - это свойства любых подсистем в пределах организма, начиная с целой клетки, которые обеспечивают целостное функционирование организма. Сюда можно отнести комплементы в строении и функции клеток, тканей и органов, подчинённых функции организма в целом (Заварзин, 1953; 1976; Шмальгаузен, 1961; Жеденов, 1962; Стрельников, 1970; Gould, 1977a; Акаевский, 1984; Пучков, 1988; Климов, 2001 и др.). Коадаптивность в организации частей индивидуума и его онтогенеза уже нашла выражение в

таких понятиях, как корреляции и координации (Шмальгаузен, 1935; 1969; 1982; Северцов, 1949). К этой же группе адаптаций можно отнести поведенческие реакции, которые обеспечивают жизнеспособность единичной особи (Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1978; Крушинский, 1993). Примеры такого рода коадаптаций можно обнаружить в феногенезе, в разнообразных ситуациях, изучаемых в биологии индивидуального развития, морфологии, физиологии, этологии и проч. К этому же типу адаптаций могут быть отнесены энтосоматические органы особи (Северцов, 1949). Контур кибернетической регулирующей связи индивидуальной адаптации замыкается в пределах организма.

Популяционно-видовые адаптации обеспечивают функционирование биосистем соответствующего уровня, их носителями являются особи или группы особей. Регулирующая связь замыкается в данном случае адаптацией в пределах популяции или вида. По мнению А.Б. Георгиевского (1974), видовые адаптации стали выделять с появлением популяционной биологии, однако этот тип адаптаций различал уже Л. Плате (1928).

Так называемые видовые признаки (общевидовые по Кашкарову, 1939), имеющие для учёных в основном таксономическое значение, относятся некоторыми авторами к видовым адаптациям (Завадский, 1968; Георгиевский, 1974). С моей точки зрения, признаки, удобные для систематика (10.5.2), могут иметь либо неопределённое адаптивное значение, либо это адаптации разных типов, принадлежность к которым определяется в соответствии с названными критериями.

Популяционно-видовые адаптации способствуют интеграции особей или их групп в популяции и виды, такие адаптации выделяют многие авторы (Emerson, 1960; Завадский, 1968; Шкорбатов, 1971; Царегородцев, 1975; Граве, 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Ярошенко, 1985 и др.). Примерами названных адаптаций являются конгруэнции (Северцов, 1951), половые различия, полиморфизм особей в популяциях (Сергиевский, 1987; Новоженов, 1989), территориально-иерархические отношения особей (Wynne-Edwards, 1962; Collier et al., 1973; Баскин, 1976 и др.), другие формы внутривидовых отношений. Социальные адаптации, которые выделяются

некоторыми авторами в применении к животным (Emerson, 1960; Wynne-Edwards, 1962; Ireisman, 1983; Wilson, 1990; Gibert, 1999), также включаются мною в категорию популяционно-видовых. Каннибализм среди животных может пониматься как одна из форм популяционной регуляции (Cloudsley-Thomson, 1965); хорошими примерами могут служить популяции медведей (*Ursus*) Голарктики (Медведи.., 1993; Bears.., 1994).

Биоценотические адаптации означают комплементы подсистем, составляющих биоценозы. Подсистемами - носителями адаптаций этого уровня являются популяции, виды, консорции, паразитоценозы и другие части, составляющие биоценозы. Через сигнальные кибернетические связи в биоценозах осуществляется саморегуляция (Шмальгаузен, 1969), замыкание контура сигнальных связей происходит через биоценотические адаптации - название, употребляемое многими авторами (Царегородцев, 1975; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Ярошенко, 1985; Одум, 1986; Шкорбатов, 1986 и др.). Адаптации, открывающие возможность для вида-вселенца войти в состав биоценоза и прижиться там (Саблина, Яблоков, 1985; Чесноков, 1989; Миркин, 1990), я отношу именно к биоценотическим. Напротив, уже бесполезность имеющихся биоценотических «адаптаций» обнаруживается, когда вымирают виды по причине начавшегося разрушения биоценозов, в том числе при гибели по вине человека ключевых видов (Джилберт, 1983; Бигон и др., 1989).

Вероятно, во всех случаях, когда можно говорить о биоценотической роли, исполняемой популяциями, видами или сообществами (Cloudsley-Thomson, 1965; Grant, Grant, 1968; Marshall et al., 1982; Плотников, 1985; Одум, 1986; Чесноков, 1989 и др.), имеются в виду именно биоценотические адаптации. Разнообразные ценотические отношения (хищник - жертва, паразит - хозяин, симбиоз и проч.) являют собой хорошие примеры обоюдных биоценотических адаптаций.

8.7.2. Экосистемные адаптации (экоадаптации)

Экосистемные адаптации обеспечивают функционирование биосистемы в экосистеме, в этой группе адаптаций контур регулирующих связей замыкается через физико-химические условия экосистемы. В понимании

экоадаптаций авторами, рассматривающими типологию адаптаций, видимо, нет принципиальных расхождений (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Ярошенко, 1985; Одум, 1986; Шкорбатов, 1986 и др.). Экоадаптации понимаются как приспособления к абиотическим факторам среды, т. е. физико-химическим ингредиентам экосистемы. В ЭПВ адаптации и экоадаптации имеют, согласно развиваемой концепции, чёткое различие: если первые находят свое отражение в B-пространстве, то экоадаптации — в Ph-пространстве. Носителями экоадаптаций могут являться клетки, организмы, популяции, виды, а также разнообразные сообщества. Имеется взгляд, в соответствии с которым физико-химической природе также присуща адаптивность (Шкорбатов, 1986), и для такой точки зрения есть серьёзные основания: определённая комплементарность в разнообразных физических и химических взаимодействиях, превращениях и формах. Однако такого сорта адаптации находятся за пределами настоящего текста. В отличие от биосистемных адаптаций, всегда взаимных, экоадаптации односторонни, т. е. им соответствует один контур регулирующих связей. Разумеется, живые системы также влияют на косные (по Вернадскому, 1967) системы биосферы, однако здесь такого рода воздействие предметом рассмотрения не является.

Примеры разнообразных адаптаций к абиотическим элементам экосистем широко представлены в литературе (Кашкаров, 1939; Cloudsley-Thomson, 1965;1978; Keast, 1971; Одум, 1975; Галл, 1976; Хочачка, Сомеро, 1977; Spurr, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Пучков, 1988; Шубин, 1991 и др.). Механизм репараций направлен на восстановление целостности ДНК, в которой возникли повреждения под действием каких-либо причин. Репарации способствуют сохранению генетического постоянства клетки и её потомства, их можно рассматривать, как и разнообразные приспособительные реакции клетки в ответ на изменения водно-солевого режима, термические реакции и проч., в качестве **клеточных экоадаптаций**. Примерами **индивидуальных экоадаптаций** можно считать разнообразные аккомодации, примеры модификаций, защитной окраски животных, мимикрии, особенности морфологии,

связанные с передвижением в атмосфере, воде, обитанием в почве, передвижением по снегу и проч. (Берг, 1922а; 1977; Кашкаров, 1939; Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963; Наумов, 1963; Тишлер, 1971; Башенина, 1977; Лобье, 1990; Ньюби, 1990 и др.).

В палеонтологии знание определённой связи между строением организмов и некоторыми свойствами среды обитания позволяет восстанавливать основные условия палеогеографической обстановки (Давиташвили, 1977; 1978; Верещагин, Барышников, 1985; Алексеев, Мейен, 1988; Шер, 1990; Диксон, 1994 и др.).

В подборе примеров клеточных и индивидуальных экоадаптаций затруднений нет. Сложнее привести примеры **популяционно-видовых экоадаптаций**. В этом случае реакцию на абиотическое воздействие среды проявляет популяция либо её часть. К такого типа адаптациям можно отнести биологические ритмы (циклы) различной периодичности, характерные для популяций самых разных видов (Максимов, Ердаков, 1985), чередование способов размножения в течение года либо в эволюционной истории филума (Завадский, 1968; Грант, 1980; 1991), чередование в популяции одиночного, семейного и стадного образа жизни, оседлость, кочевой и перелётный образ жизни (Наумов, 1963; Панов, 1983; Шилов, 2003) в зависимости от времени года и иных причин.

Биоценотические экоадаптации означают черты приспособительной организации биоценозов к абиотическим условиям среды. Это прежде всего своеобразие биоценозов, которое изучают экологи и биогеографы: закономерная смена биоценозов при продвижении по меридиану, с изменением высоты над уровнем моря и глубины водоёмов; сукцессионные явления в биоценозах, геохимические и гидрохимические закономерности размещения сообществ, глубокие различия в скорости оборота вещества и потоков энергии экосистем суши и моря и проч. (Пузанов, 1938; Вернадский, 1967; Одум, 1975; 1986; Риклефс, 1979; Воронов, 1987; Бигон и др., 1989; Маргалеф, 1992; Андруз и др., 1999; Горшков, 2007 и др.).

8.7.3. Биосферные адаптации

Если следовать чисто теоретическому предположению, то, как и в таблице (см. выше), следует ожидать наличия биосферных адаптаций и экоадаптаций. Согласно критерию для биосистемных адаптаций, **биосферные адаптации** дополняют биоценозы до биосферной биоты. Соответствующего уровня **биосферные экоадаптации** означают приспособления биоты к комплексу абиотических условий биосферы.

Биосферные адаптации должны означать комплементы взаимодействующих биоценозов. Я предполагаю, что такого рода адаптации можно ожидать среди пространственно совмещённых биоценозов с аэробными и анаэробными бионтами либо в биоценозах, где продуцентами являются фотосинтетики и хемосинтетики. Это, например, оперативная смена биоценоза при наступлении анаэробного режима либо при закрытии источника химической энергии в океанических оазисах жизни (Лобье, 1990). Аллопатрические биоценозы взаимодействуют в географических масштабах, между ними имеет место более или менее интенсивный обмен мигрантами, расселяющимися видами, происходит наступление биомов на соседние биомы или обратный процесс (Пузанов, 1938; Берингия в кайнозое, 1976; Симпсон, 1983; Воронов, 1987; Кожевников, Железнов, 1995; Тимофеев-Ресовский, 1996; Смирнова и др., 2001; Матюшкин, 2005 и др.). Сезонные миграции птиц, насекомых, рыб, млекопитающих, которые выходят далеко за пределы ареала размножения и многие месяцы (или даже годы) проводят в составе других сообществ, хорошо известны. Я включаю в эту категорию биосистемные адаптации, носителями которых являются биоценозы, составляющие биосферную биоту.

Некоторые авторы именуют адаптации биосферного уровня экосферными (Шкорбатов, 1971; 1986; Одум, 1975; 1986; Царегородцев, 1975; Дичев, 1976; Базилевнч и др., 1986 и др.). Впрочем, возможно, что понятие «экосферные адаптации» частично перекрывает следующий тип экоадаптаций.

Биосферные экоадаптации означают черты организации, соответствующие биосферной биоте как целому. Это такие особенности биосферной биоты, которые сделали возможным расселение и последующее существование жизни на Земле:

способность использовать энергию Солнца и химическую энергию земного вещества; использовать для построения биосистем земное вещество; формировать биологическую организацию на Земле даже при периодически (или непериодически) случающихся локальных и глобальных экологических катастрофах (13.5). Видимо, фундаментальные адаптации земной биоты - её избыточность и способность к постоянной эволюции, биосферный круговорот вещества. Отдельные мигрирующие виды более заметно, чем остальные, участвуют в переносе вещества (химических элементов и их соединений) между биомами. Так, тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus sp.*) и бурые медведи включены в перенос вещества (в том числе пестицидов) между океаном и сушей (Christensen et al., 2005).

8.7.4. Миксадаптации

Выделен особый тип биологических адаптаций - миксадаптации (Пучковский, 1991; 2011), которые дополняют целостность биосистем, увеличивая их жизнеспособность. При этом замыкание контура регулирующих связей происходит через подсистемы, находящиеся вне этих биосистем: такими дополнительными подсистемами могут быть фрагменты косной среды, другие организмы или их части либо производные биосистем - пахучие метки, экскременты с функцией меток, отпечатки лап животных и т. д.

Индивидуальные миксадаптации являются принадлежностью особи: это разнообразные убежища и укрытия, западни, ловушки, кладовые животных организмов (Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963; Фройде, 1986; Руковский, 1991), созданные птицами условия для инкубации яиц за счет внешних источников тепла (Уэлти и др., 1983), явления клептогенеза - нередкого у морских животных заимствования для защиты от врагов стрекающих организмов или отдельных клеток (Любищев, 1973; Несис, 1991).

Популяционно-видовые миксадаптации способствуют интеграции отдельных особей в местную популяцию: это биологическое сигнальное поле животных (Наумов, 1977; Мозговой, 1986), звериные тропы и укрытия, способствующие выживанию многих особей. С миксадаптациями связаны

поведенческие реакции (нанесение на себя разнообразных веществ, придающих особи индивидуальный запах, маркировочная деятельность и социальное поведение), обеспечивающие интеграцию особей в надиндивидуальные системы (Корытин, 1979; Гольцман, 1983; Мак-Фарленд, 1988). В качестве примера можно привести биологическое сигнальное поле бурого медведя, включающее в себя набор сигнальных меток, рассредоточенных на местности (Пучковский, 1991б; 1993), в основном на «медвежьих» деревьях (Seton, 1937; Wynne-Edwards, 1962; Пажетнов, 1979; Jamnický, 1987; Пучковский, 2005). Медвежьи деревья служат пунктами обмена информации о местных медведях в локальных популяциях бурого медведя, наиболее важной считается их роль в обеспечении встречи самцов и самок в период гона.

Видимо, к миксадаптациям следует отнести любые направленные изменения, приспосабливающие элементы окружающей среды к функционированию биосистем (организмов и популяций) и повышающие вероятность их выживания. Адаптации такого типа свойственны видам-эдификаторам, ключевым мутуалистам. Способность ранних предшественников современного человека свыше 2 млн. лет назад изготавливать орудия труда, прокладывать тропы, сооружать укрытия (Ламберт, 1991; Козлова, 2005) возникли не на пустом месте: именно в миксадаптациях можно видеть истоки всей человеческой культуры и техносферы.

8.8. Преадаптации

Понятие «преадаптация» было введено в научный обиход Л. Кено (Cuènot, 1925) для обозначения таких особенностей биологической организации, которые в начале своего существования уже имели некоторое адаптивное значение в имевшихся условиях обитания, но оказались очень (или значительно более, чем раньше) полезными в новых условиях — при радикальном изменении условий либо вселении вида в новую адаптивную зону. В применении этого понятия Дж.Г. Симпсон (1948) не видел никакого противоречия дарвинизму. К.Д. Дарлингтон (Darlington, 1958) считал все адаптации генетических систем преадаптациями, имея в виду, что мутации, меняющие генетические системы, сами по себе

неприспособительны. Однако некоторая двусмысленность термина породила различную оценку понятия, и концепция Л. Кено подвергалась критике, которая далеко не всегда была конструктивной и достаточно объективной, о чём можно прочитать в соответствующих обзорах (Георгиевский, 1971; 1989; Иорданский, 1973; 1990). В частности, преадаптационизм оценивался как одно из направлений антидарвинизма (Завадский, 1973; 1975), а И.И. Шмальгаузен всегда боролся с теорией преадаптацни (1990, с. 113). Такая борьба не принесла науке заметной пользы.

Я предпочитаю видеть в явлениях, которые обозначаются как преадаптации, избыточность организации биосистем (5.3). Эта организация была в одних условиях нейтральной либо ограниченно полезной, однако в новых условиях её возможности оказались полезными или более полезными, чем прежде, либо эта новая полезность оказалась более легко «читаемой» для исследователя. Вообще, трудно представить какую-то сколько-нибудь значительную часть организации биосистемы, за исключением фрагментов молекул, которая не имела бы решительно никакого адаптивного значения в биосистеме, хотя бы как энтосоматический признак, т. е. признак, имеющий значение как приспособление биосистемы к самой себе.

Видимо, наиболее обычным способом формирования новой адаптации является принцип смены функции (Северцов, 1949), когда уже имеющаяся старая структура биосистемы приобретает новую функцию в результате, как полагал А.С. Серебровский (1973), борьбы адаптаций за ресурсы аллелей. Например, переход ряда видов колибри (Trochilidae) к опылению цветов оказался возможным по той причине, что многие двудольные цветковые растения с трубчатым венчиком уже прежде были энтомофильными (Грант, 1984).

Видимо, неприспособительный смысл преадаптации явно переоценивался многими авторами, пишущими на эту тему (Иорданский, 1973). В частности, способность многих змей к удушению жертвы в кольцах своего тела имела в качестве преадаптации вполне адаптивные особенности локомоторного аппарата (Иорданский, 1990). Кистепёрые рыбы

(Rhipidistiformes), организация которых позволила сформироваться линии наземных позвоночных животных (Шмальгаузен, 1964), имели плавники, преадаптированные к передвижению вне воды с опорой на субстрат. Однако эта способность, обеспечиваемая наличием подвижного скелета и особой мускулатуры плавника, была вполне адаптивна и при обитании в воде: в мелководных водоёмах кистепёрые рыбы «ходили», опираясь о дно, при этом даже слабые конечности могли быть полезными, когда тело находилось во взвешенном состоянии. Подобным образом рука обезьян, вполне адаптивное порождение древесного образа жизни (Ламберт, 1991), оказалась преадаптированной к выполнению других адаптивных функций (Данилова, 1979), в том числе к манипулированию предметами.

8.9. Происхождение адаптаций

8.9.1. Неадаптивные фрагменты организации биосистем

Организация любой биосистемы включает в себя разнообразные, тесно взаимосвязанные и очень часто с трудом различаемые элементы любой степени полезности: несомненно адаптивные, слабо адаптивные, безразличные, явно бесполезные или слабо вредные и, наконец, признаки невыясненного значения. Очевидно, что рассмотрение адаптаций и их происхождения не может обойтись без сопоставления со всем разнообразием признаков по степени их адаптивности. Слово, обозначающее эволюционное происхождение и преобразование адаптации, может иметь в текстах разных авторов различное написание: адаптиогенез, адапциогенез, адаптациогенез и адаптогенез. Я воспользуюсь последним вариантом. К проблеме адаптогенеза обращаются многие авторы (Cuènot, 1925; Кашкаров, 1939; Шмальгаузен, 1939; 1968; Северцов, 1949; Emerson, 1960; Серебровский, 1973; Иорданский, 1973; 1986; Bock, 1980; Conrad, 1983; Шкорбатов, 1986; Георгиевский, 1989; Sará, 1989; Грант, 1991; Alexander, 1991 и др.), в чьих трудах обсуждаются проблемы становления и редукции адаптаций и, как правило, даётся обзор мнений по проблеме.

Если исходить из критерия внутренней непротиворечивости, которому должна соответствовать научная теория, то в учении об эволюции признание эволюционной роли отбора, дрейфа подсистем и катастрофогенов, а также принципа

биосистемных корреляций должно автоматически означать признание неабсолютной адаптивности биологической организации. Катастрофогены повреждают биосистемы всех уровней, изменяя их вне прямой связи с «требованиями» надсистемы и нарушая уже сложившуюся комплементарность. Отбор возможен только при наличии лучше и хуже адаптированных биосистем. Дрейф подсистем возможен лишь при наличии селективно безразличной изменчивости подсистем. Корреляции, как известно, являются причиной того, что селективно ценные признаки влекут за собой шлейф признаков иной селективной значимости.

Более всего неадаптивных и даже в некоторой степени вредных признаков обнаруживают культивируемые организмы (Дарвин, 1928; 1935). Так, у современных пород собак (Палмер, 1988) отмечаются прибылые пальцы, неспособность к лаю, укороченные ноги или морда, наличие риджа – гребня вдоль средней линии спины из волос, направленных вперёд, синяя окраска языка, висячие уши, складчатость кожи и т. д. Очевидно, что такое своеобразие домашних организмов имеет причиной ослабление естественного отбора и действие искусственного отбора, поэтому полного соответствия изменчивости диких и домашних организмов нет и быть не может. Однако изменчивость одомашненных форм демонстрирует принципиальную возможность организации биосистем продуцировать неадаптивиые признаки. Сказанное в полной мере может быть отнесено к изменённым человеком надвидовым биосистемам.

В природе неадаптивные признаки редко бывают столь же явными, как в культуре. Возможно, никакого значения по отношению к внешней среде не имеет то, являются ли камбалы (Pleuronectiformes) правосторонними или левосторонними. И.И. Шмальгаузен (1968) считал вполне реальным существование индифферентных морфологических признаков и видел одну из главных причин существования таких признаков в накоплении безразличных, малых, а также условно вредных и частично вредных мутаций. Ученый призывает к осторожности в оценке адаптивности или индифферентности признаков.

Нередко признаки, используемые зоологами-

систематиками, не имеют явного адаптивного значения, например, это касается рептилий, для различения близких видов которых используются число, форма и расположение покровных чешуй или щитков (Иорданский, 1990). В результате исследований чайки-моевки (*Rissa tridactyla*) (Cullen, 1957, цит. по: Мак-Фарленд, 1988) выяснилось, что этот вид, гнездящийся на недоступных скалах, утратил многие адаптации, связанные с защитой гнезда от хищников. Но маскирующая окраска яиц, теперь уже бесполезная, сохранилась как рудимент. Нередко объяснения адаптивного значения органов и признаков на поверку оказываются лишь примерами кажущейся адаптивности (Alexander, 1991). Напротив, А.С. Северцов (1990) считает, что в живом организме много признаков, не имеющих функций, «как правило, это признаки, отражающие коррелятивные зависимости в организме» (с. 88). С моей точки зрения, в данном случае есть, по меньшей мере, одна функция, которой соответствует энтосоматическая адаптация, т. е. комплементарность частей организма друг другу (Шмальгаузен, 1939; Северцов, 1949).

Хотя в каждом конкретном случае вывод об отсутствии адаптивности признака должен иметь достаточно веские основания, мнение о реальности неадаптивных признаков, включая сюда безразличные и частично вредные, имеет в наше время широкое хождение среди биологов (Шмальгаузен, 1969; Любищев, 1973; Оно, 1973; Борхвардт, 1983; Расницын, 1986; Воронцов, 1987; Иорданский, 1990; Лима-де-Фариа, 1991 и т. д.), в том числе использующих результаты исследований по молекулярной биологии (Кимура, 1985; Грант, 1991; Воронцов, 1999; Алёшин, Петров, 2003). Однако и молекулярные различия могут иметь адаптивное значение.

8.9.2. Неадаптивная фаза в эволюции – акцептивная фаза биоквантов

В связи с изложением концепции квантовой эволюции Дж.Г. Симпсон (1948) писал о её неадаптивной фазе, что вполне сопрягается с представлением об акцептивной фазе биоквантов в потоках жизни (3.7). Если в труде Симпсона акцент делается на частичной утрате биосистемами черт адаптивности, то в моей концепции - на способности биосистем в этой фазе

воспринимать организационные новообразования. Оба эти свойства в равной мере характерны для биосистем в акцептивной фазе; в настоящем тексте речь пойдет об аспекте неадаптивности, который нашел довольно широкое отражение в научной литературе. Однако неадаптивность часто сопутствует акцептивности.

Так называемая дилемма Дж. Холдена (Холден, 1935) налагает очень жёсткие ограничения на возможность отбора обеспечивать адаптивную эволюцию сразу по нескольким генам. Хотя уже высказаны сомнения в справедливости этой аксиомы (Медников, 1985) и вполне возможно, что ограничения не столь жёстки, но они вполне реальны и учитываются в селекции (Жебровский, 2002). Даже частичное признание справедливости дилеммы Холдена в равной мере означает соответствующее ограничение адаптирующих возможностей отбора. Для признаков в организации биосистем, которые не являются следствием адаптивного процесса (например, эписелекционные эффекты: Северцов и др., 1991), предложен термин «экзаптация» (Gould, Vrba, 1983, цит. по: Фоули, 1990). А.С. Серебровский (1973) различил в процессе эволюции «адаптивную» и «свободную» эволюцию; «неадаптивные» этапы в эволюции допускал А.А. Любищев (1982), объясняя их наличие историческими изменениями в напряжённости БЗС. Н.К. Верещагин (1979) пишет, что превращение палеолитического человека в страшного хищника, даже в «сверххищника», не сопровождалось соответствующими изменениями в строении зубов и пищеварительного аппарата в целом - они остались «вегетарианскими». В то же время многие обезьяны, вполне растительноядные (*Gorilla, Pan, Papio* и др.), имеют клыки очень внушительных размеров. Впрочем, клыки этих обезьян не могут рассматриваться как неадаптивные, их роль при внутривидовых и межвидовых конфликтах известна.

По А.Н. Северцову (1949), в ходе эволюции организма животных под действием изменений в окружающей среде сначала меняются эктосоматические органы, затем энтосоматические органы, функционально связанные с первыми. Новые экологические факторы - паразиты, хищники, ядохимикаты и проч. (Северцов, 1951; Одум, 1986; Шилов, 2003)

поначалу производят весьма значительные повреждения в популяциях и биоценозах. Вместе с тем известно, что далеко не всегда изменения в среде, фиксируемые исследователем, вызывают заметные изменения в организации биосистем (Верещагин, 1979; Борхвардт, 1983; Conrad, 1983; Бердников, 1991).

По своей сути все концепции, в той или иной форме утверждающие или допускающие псевдослучайный характер изменчивости биосистем (4.1), в той же степени утверждают и наличие в потоках жизни элемента неадаптивности. Неадаптивность биосистем — преходящая фаза, которая сменяется адаптивной фазой столь же неизбежно, как и возрождается вновь. Главные действующие лица в этой бесконечной драме хаоса и респектабельного постоянства - катастрофогенез и селектогенез. Несходство темпераментов этих двух «брачных партнёров» очевидно, однако их союз плодотворен! Катастрофогенез порождает новое качество - с элементами хаоса и деформации. Селектогенез формирует и «причёсывает» вновь возникшую организацию, адаптируя её к другим системам и к самой себе.

Перечислим некоторые из основных событий, наступающих вслед за взрывоподобным обвалом глобальной катастрофы, причина которой может иметь различную природу (4.3). Произойдут крупные изменения в физико-химической среде биосферы. Частично или полностью будут разрушены её экосистемы. Произойдет разрушение, а во многих случаях и вымирание популяций, видов, биоценозов. Снизится продуктивность популяций, численность особей в них и сократятся ареалы. Нарушится комплементарность выживших биосистем, в том числе за счёт снятия многих ограничений, налагавшихся прежде надсистемой. Возможно снижение многих аспектов конкуренции, но, конечно, не всех. Произойдет частичная деградация биологического пространства, снизится насыщенность биоценозов и возрастёт количество опустевших экологических ниш. Повысится организационная изменчивость биосистем, в том числе мутационная, гибридогенная. В частности, возможно повышение частоты бастардов из-за недостатка половых партнёров своего вида, как это имеет место в наше время, когда снижение численности волка привело в

ряде регионов к появлению волко-собачьих гибридов (Рябов, 1985; Бондарев, 2002).

Названные последствия вполне достаточны для выявления картины снижения степени комплементарности в подсистемах биосферы. При этом я считаю необоснованным мнение о вымирании в ходе экологических катастроф наиболее приспособленных биосистем (Красилов, 1986). Мера приспособленности только одна - выживание, стало быть, только выжившие биосистемы и обладают достаточной приспособленностью. Однако свойства биосистем, полезные для выживания до катастрофы и после неё, существенно различны.

Вместе с тем можно предположить, что в результате катастроф, которые затрагивают биосистемы любого уровня организации, степень комплементарности биосистем меняется в сторону её снижения. Вероятно, в этой фазе существования биосистем возрастает доля свободной эволюции (Серебровский, 1973), когда строгость ограничений со стороны надсистемы снижается. В популяции слабые или молодые самцы, которые прежде не имели реальных возможностей внести свой вклад в размножение, теперь обретают шансы на оставление потомства; в биоценозе выживший вид лишается ограничений в лице теперь полностью вымершего вида-конкурента или хищника и т. д. Точно так же исчезновение привычного пищевого объекта ставит хищника перед дилеммой: сменить объект питания или погибнуть. В целом же катастрофогенез постоянно возрождает черты неадаптивности в организации биосистем. Видимо, в меньшей мере этому может способствовать дрейф подсистем.

8.9.3. Форма и протофункция

Можно различать два основных пути в адаптогенезе биосистем: онтогенетический и микроэволюционный. Хотя оба они совершенно незаменимы для потоков жизни, мною рассматриваются микроэволюционные адаптации, которые означают либо изменение организации самой биосистемы (биосистемные адаптации и экоадаптации), либо изменение в надсистеме (миксадаптации).

Проблема адаптации в биологии очень тесно связана с проблемой формы и функции (Берг, 1922а; 1977; Шмальгаузен, 1935; Северцов, 1949; Воробьева, Мейен, 1988; Иорданский, 1988;

Бердников, 1990; Лима-де-Фариа, 1990; Иванов, 2001), в частности, в отношении первичных живых систем (Бернал, 1969). Показательно, что с точки зрения небиолога понимание функции биологами представляется умозрительным (Кастлер, 1967).

Можно считать общепринятым, что новые формы и функции происходят из уже имеющихся старых форм и функций (Серебровский, 1973; Юсуфов, 1985; McCune, 1990; Грант, 1991; Лима-де-Фариа, 1991). Я не буду пытаться определить понятие «форма», ограничившись общепринятым его пониманием, и выражу согласие с тезисом Л.С. Берга (1922а) о первичности формы по отношению к функции при рассмотрении новообразования признаков. Видимо, в ходе эволюции на разных этапах филогенеза первичными могут оказаться как форма, так и функция (Шмальгаузен, 1935; Северцов, 1990), вследствие чего меньше рискует впасть в ошибку исследователь, признающий эволюционное взаимодействие формы и функции. Однако наличие формы делает возможным появление какой-либо функции, в то время как функцию без наличия какой-либо формы представить невозможно. В этой связи рассмотрение Э. Геккелем «чистой» формы (цит. по: Шмальгаузен, 1935) я понимаю не как дань идеализму, а как определённый этап аналитического познания, который не противоречит холистическому познанию, а дополняет его.

Представим себе единичный предмет «сам по себе», не являющийся подсистемой какой-либо системы. Пока можно говорить о его форме и других свойствах, которые в некоторой степени случайны (Поппер, 1983; Васильева, 2001), а частично вполне детерминированы. У этого предмета есть форма и способность действовать каким-либо образом на другие предметы. **Свойство предмета оказывать какое-либо действие на другие предметы я определяю как протофункцию**. К протофункциям относятся любые свойства, например, камня, которые могут как-либо действовать на окружающие предметы: это масса, плотность, твёрдость, геометрическая форма, способность нагреваться и отражать излучения и т. д. Эти свойства могут оказать действие на

окружающие предметы, частично изменяя их свойства. Этот же камень может обрести функцию, находясь в составе системы, например, в кладке стены, в сочетании с другими камнями и цементным раствором. Химические свойства углерода, водорода, кислорода и других элементов, а также их соединений являются протофункциями, которые обрели функциональное значение в макромолекулах абиогенного и биогенного происхождения.

Подсистемы живых систем могут иметь, наряду с функциями, различные протофункции. Такова способность гемоглобина присоединять угарный газ в 250 раз более энергично, чем кислород. Пуповина млекопитающих, включая человека, может сыграть роль удавки и явиться причиной гибели новорожденного от асфиксии. Видимо, разнообразные селективно нейтральные признаки также могут рассматриваться как носители протофункций.

8.9.4. Адаптивная форма и функция

Имеющиеся определения функции отражают очень существенную её особенность - взаимодействие между частями системы (Воробьева, Мейен, 1988; Иорданский, 1990; Лима-де-Фариа, 1991). Полезно ввести достаточно важное уточнение, разграничив функциональные проявления отдельного, совершенно автономного предмета и предмета, являющегося подсистемой в какой-либо целостной системе. В первом случае я использую понятие протофункции, во втором - функции. Протофункция сопутствует форме отдельного предмета, функция - свойство адаптивной формы подсистемы. **Каждая адаптированная к системе подсистема включает в себя адаптивную форму и функцию.** Функция есть результат эволюционного адаптивного преобразования протофункции. **Функция - это адаптированное взаимодействие подсистем в системе.**

Протофункция означает возможность действия предмета на другие предметы, результат которого может быть очень различным: слабым, обратимым, разрушительным и т. д. Адаптивная форма функциональна, т. е. её воздействия на другие подсистемы полезны для системы в целом, в такой же степени для неё адаптивны воздействия со стороны этих

подсистем. Возникновение адаптации означает наличие адаптивной формы, функции и замкнутого контура сигнальных кибернетических связей (8.4). Развитие и поддержание эволюционной адаптации происходит под действием эволюционного механизма, где обязательным является участие отбора - адаптирующего фактора эволюции (6.5). Замыкание же контура сигнальных связей осуществляется через какой-либо жизненно важный фактор системы - селектоген. К примеру, для успешной жизнедеятельности зелёного растения таким селектогеном является излучение Солнца; адаптации растения, обеспечивающие фотосинтез, в сочетании с определённой частью излучения образуют определённое звено в экосистеме.

Видимо, любая форма проявляет себя в целом ряде протофункций, а адаптивная форма реализует из своих протофункций только некоторую их часть. В этом смысле любая организация в какой-то степени избыточна (гл. 5). Частичное проявление функциональной избыточности биосистем - многофункциональность частей организма, а также различные типы филогенетических изменений органов (Северцов, 1949; Шмальгаузен, 1969). Примеры большой избыточности функций даёт изучение хвоста у позвоночных животных (Котенкова, 1988).

Понимание сигнальных связей, сопутствующих возникновению адаптации, осложняется по той причине, что среди факторов, которые оказывают какое-либо действие на биосистемы, выделяются существенные и сигнальные факторы (Baker, 1938, цит. по: Гвиннер, 1984). Так, например, белая окраска некоторых птиц и млекопитающих в зимнее время имеет маскирующее значение на фоне снежного покрова, однако сигналом для наступления осенней линьки является изменение длины светового дня, а фактором, необходимым для роста непигментированных (т. е. белых) волос или перьев - низкая температура (Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963; Гайдук, 1983).

Первоначальное значение висцерального скелета позвоночных животных, видимо, было связано с приданием некоторой жёсткости и возможности осуществления дыхательных движений глоточного отдела пищеварительной

системы. Однако эта решётчатая структура из хрящей с ограниченной подвижностью (Шмальгаузен, 1935; Ромер, Парсонс, 1992) имела значительную избыточность, представленную многими протофункциями, на основе которых в последующей эволюции сформировались губные хрящи, челюсти, подъязычный аппарат, скелет гортани и другие органы, а также соответствующие им многочисленные функции позвоночных животных. Разнообразные преадаптации (8.8) несут в себе протофункции, которые с изменением условий могут обрести статус функций.

Если обратиться к проблемам происхождения клетки симбиогенетическим путем (Маргелис, 1983; Гамалей, 2010; Margulis, 2010), возникновения многоклеточных организмов (Иванов, 1968), эволюции пищеварительной функции (Уголев, 1987), то можно представить, что в филогенезе эктосоматические адаптации могли становиться энтосоматическими: прокариотные клетки стали органоидами клетки эукариотной, а прежде автономные клетки в многоклеточном организме стали выполнять функцию, внутреннюю по отношению к многоклеточному организму.

8.9.5. Состав организации биосистем

Из чего же состоит организация биосистем? Вряд ли лучшим ответом на этот вопрос является высказывание Б.М. Медникова (1985, с. 464), утверждающего, что «эволюция не сохраняет ничего ненужного». Из содержания предыдущих разделов монографии следует, что **организация любой биосистемы представляет собой сложную мозаику из адаптивных и неадаптивных ингредиентов**. Каждая биосистема, прежде всего, включает в себя адаптации к самой себе, и в этом смысле любая жизнеспособная биосистема внутренне адаптивна (Спенсер, 1870; Кювье, 1937; Северцов, 1949; Alexander, 1991). Внутренние адаптации, включая энтосоматические органы и признаки, обеспечивают, прежде всего, целостное функционирование самой биосистемы. Вероятно, это наиболее примитивная и очень консервативная часть организации биосистемы. В связи со стремлением к её познанию возникли такие понятия, как единый план строения и универсальные типы организации особей, по Ж. Сент-Илеру,

архетип, по Р. Оуэну (Шмальгаузен, 1935); её проявлением можно также считать внутрисистемные корреляции и координации.

Представление об энтосоматических и эктосоматических признаках А.Н. Северцова я считаю возможным распространить на биосистемы любого уровня организации. **Организация любой биосистемы включает в себя ингредиенты трёх типов: эктосоматические и энтосоматические адаптации, а также нейтральные признаки.**

Эктосоматические признаки соответствуют адаптациям, в которых находит своё выражение подсистемная сущность биосистемы. Это различного типа биосистемные адаптации, экоадаптации и миксадаптации. В числе первых организм, например, имеет адаптации к особям своего вида, к особям других видов (конкурентов, хищников, паразитов и проч.). Множество экоадаптаций организма замыкают сигнальные связи через факторы физико-химической природы, причем эти факторы могут иметь узколокальное распространение, но могут иметь и весьма обширную сферу действия, вплоть до глобальной. Миксадаптации также обеспечивают системную целостность комплекса, где центральное место занимает биосистема (популяция, вид), активность которой вносит изменения в часть надсистемы. Показательные примеры – биология речного бобра (*Castor fiber L.*) и других видов-эдификаторов.

Не только биосистема, но и комплексная черта организации может включать целый ряд адаптаций разных типов. Например, перелёты птиц обеспечиваются целой системой адаптаций (Промптов, 1941; Штейнбахер, 1956; Михеев, 1971; Уэлти и др., 1983). Это разнообразные адаптивные особенности особей - биосистемные адаптации и экоадаптации, включающие признаки поведения, морфологии, физиологии; популяционно-видовые адаптации, обеспечивающие встречу особей в местах размножения, стайность, легко сменяющая парный (или семейный) образ жизни вне периода размножения. Способность к перелётам является биоценотической адаптацией вида, если она обусловлена межвидовыми отношениями, и биоценотической экоадаптацией, если причина перелетов

является абиотической. Обмен мигрантами между биоценозами можно понимать как биосферную адаптацию. Растения-хищники имеют много особенностей — биохимии, физиологии питания, механизмов привлечения и ловли мелких животных (Юсуфов, 1985; Juniper et al., 1989), среди которых можно выделить биосистемные адаптации: клеточные, организменные и биоценотические.

Часть признаков не имеет никакого адаптивного значения и не контролируется отбором. Это «чистая» избыточность биосистемы, которая вряд ли может составлять значительную долю её организации. Вероятно, неадаптивная часть организации биосистемы относительно возрастает в акцептивной фазе биологического кванта.

8.10. Резюме

Адаптация — универсальное понятие, широко используемое в биологии и за её пределами. Для учения об адаптации характерны несовершенство терминологии, слабая разработанность теоретических основ, неограниченная универсализация понятий и размывание их содержания.

Адаптация - это актуализованная часть организации комплементарных биосистем. Критерий адаптации — её полезность для выживания биосистемы и наличие замкнутого контура сигнальных связей. Относительная адаптированность биосистем имеет несколько аспектов. Взаимодействие примерно десятка факторов эволюции является многопричинной основой для относительной адаптированности биосистем. Выделяются три группы адаптаций: биосистемные адаптации, экоадаптации и миксадаптации; в пределах каждой из групп имеется несколько типов. Критерий для идентификации адаптации — её положение в иерархии биосистем.

Биосистемные адаптации — это признаки комплементарности подсистем, находящиеся в составе биосистемы любого уровня организации: от макромолекулы до биосферного сообщества. Экосистемные адаптации обеспечивают функционирование биосистемы в составе экосистемы в связи с её физико-химическими ингредиентами.

Миксадаптации являются результатом деятельности животных, в результате которой часть надсистемы меняется

приспособительно для этих животных. В миксадаптациях можно видеть истоки всей человеческой культуры.

Акцептивная фаза существования биологических квантов является фазой частичной утраты биосистемами черт адаптивности. Основная роль в формировании неадаптивных признаков биосистем принадлежит катастрофогенезу.

Свойство любого отдельного предмета оказывать какое-либо воздействие на другие предметы определяется как протофункция. Каждая адаптированная к системе подсистема включает в себя адаптивную форму и функцию. Функция - это адаптированное взаимодействие подсистем в системе. Организация любой биосистемы представляет собой сложную мозаику из адаптивных и неадаптивных ингредиентов. Среди адаптивных ингредиентов различаются энтосоматические и эктосоматические адаптации.

Глава 9. НАПРАВЛЕННОСТЬ ПОТОКОВ ЖИЗНИ

9.1. Проблема направленности биологической эволюции

Постановка и обсуждение проблемы направленности в учении об эволюции живой материи были осуществлены Ж.Б. Ламарком (1955), однако, следуя истории биологии и даже её предыстории, можно обнаружить идеи направленности в трудах мыслителей более далёкого прошлого (Красилов, 1986; Воронцов, 1999). Гносеологические и исторические аспекты этой проблемы обсуждают в своих трудах многие авторы (Берг, 1922а; 1977; Вермель, 1931; Шмальгаузен, 1968а; 1969; Серебровский, 1973; Мейен, 1975; Завадский, Георгиевский, 1977; Иорданский, 1988; Вернадский, 1989; Северцов, 1990; Яблоков-Хизорян, 1990; Тейяр де Шарден, 2001; Колчинский, 2002 и др.). В трудах Ч. Дарвина проблема направленности специально не рассматривается; с точки зрения ряда современных ученых, неодарвинизм и СТЭ также не уделяют этой проблеме должного внимания, в силу чего раздел, в котором обсуждается проблема направленности биологической эволюции — наиболее слабое звено в эволюционных концепциях дарвиновского толка (Любищев, 1973; Мейен, 1974; 1975; Apáthy, 1990a; Goldsmith, 1990a; 1990b; Лима-де-Фариа, 1991).

А.С. Северцов предпринял попытку реабилитировать дарвинизм, утверждая, что для объяснения направленности биологической эволюции «достаточно признания адаптивности эволюционного процесса» (1990, с. 249). В том, что проблемы адаптивности и направленности очень тесно взаимосвязаны в русле эволюционных учений, сомнений, видимо, не может быть. Однако, различение названных проблем имеет уже солидную историю, в них выработались разные подходы, возможны обоюдополезные взаимодействия. К тому же в биологической организации всегда есть неадаптивный элемент (8.9). В данном случае я предпочитаю следовать традиции различения проблем адаптивности и направленности эволюции.

Именно те эволюционные концепции, которые определялись, согласно порочной идеологизированной традиции, как «антидарвинизм» (Теория номогенеза, 1928; Завадский, 1973; Завадский, Колчинский, 1977; Назаров, 1984;

Миклин, 1984; Северцов, 1987; Колчинский, 2002 и др.), накопили значительный идейный потенциал и отразили несомненный прогресс науки в разработке проблемы направленности биологической эволюции. Весомый вклад в развитие этой центральной идеи эволюционной биологии Ж.Б. Ламарка, Л.С. Берга, Тейяра де Шардена и других учёных ещё предстоит оценить объективно и по достоинству. Некоторые (довольно осторожные) подвижки в этом направлении обнаруживаются в обзорных публикациях (Воронцов, 1999; Назаров, 2007).

Вместе с тем разработанность проблемы направленности пока оставляет желать лучшего, а разнобой в толкованиях очень велик. Вот достаточно обычный пример, взятый из одной и той же книжки «Журнала общей биологии»: Б.М. Медников (1985) убеждён, что в дарвинизме нет концепции направленного процесса; в другой статье А.У. Игамбердиев (1985) столь же определённо пишет о направленности эволюционного процесса, как о явлении, общеизвестном и несомненном. В книге о направленности эволюции А.С. Северцов (1990, с. 249) пишет: «Подчас довольно жёстко канализированный процесс эволюции не детерминирован, не телеологичен и не финален». Ни один из четырёх использованных в цитате терминов (включая и детерминированность: Вишаренко, 1975) не имеет единого понимания. Соответствено понять, на чём настаивает А.С. Северцов, не дающий определений этим понятиям, весьма затруднительно.

Вообще, коллеги-эволюционисты изрядно понаторели в составлении казуистических фраз, которые отнюдь не облегчают попытки понять написанное ими. Р. Фоули (1990, с. 333) пишет, что происхождение человека «не было неизбежным и предопределённым заранее результатом телеологического эволюционного процесса, но явилось теоретически объяснимым следствием существования предков человека в “подходящих” экологических и эволюционных условиях». Уже есть основания для того, чтобы «теоретически объяснить» надуманность противоречий, обозначенных в цитируемой фразе (гл. 10).

Отсутствие единой терминологии, общепринятых определений и чётких критериев способствует, в частности, тому, что креационисты столь же уверенно, как и раньше,

пишут о невозможности случайного возникновения жизни (Моррис, 1990), видя единственную альтернативу нелепому случаю в лице Творца. Библейская версия сотворения жизни обретает новые одежды в виде «научного креационизма» (Грант, 1991; Девятова, 1993; Воронцов, 1999; Колчинский, 2010б), а эволюционисты пока могут противопоставить этому множество разногласий и яростной критики в адрес «антидарвинизма». Примером может явиться рецензия С.М. Гершензона (1992) на книгу В.И. Назарова (1991). В отличие от книги рецензия, написанная весьма тенденциозно, лишена конструктивной направленности.

9.2. Направленность и адаптивность эволюции

Уже Ж.Б. Ламарк различал в эволюционном процессе прогрессивные сдвиги - градацию и частные изменения приспособительного характера, вызванные прямым и косвенным воздействием условий среды. Идеи направленности, адаптивности и прогресса эволюции живой материи продолжают развиваться в недостаточно дифференцированном виде. В частности, всё ещё нет полной ясности в соотношении этих понятий и эффективных критериев для их различения. Если эволюция не во всех своих проявлениях адаптивна, то и направленность эволюционного процесса, по меньшей мере, двойственна: частично она адаптивна (позиция Ч. Дарвина и его последователей), частично - не является таковой (Мейен, 1974; Лима-де-Фариа, 1991).

С моей точки зрения, в организации биосистем всегда присутствует неадаптивный компонент (8.9), поэтому и направленность биологической эволюции, как естественно предположить, не может быть только адаптивной. Вместе с тем преобладающая часть направленности потоков жизни имеет адаптивный характер (Грант, 1980). Возможно, пришла пора от предположений такого рода перейти к количественной характеристике адаптивного и неадаптивного компонентов в организации биосистем и направленности их эволюции.

9.3. Основные концепции направленной биологической эволюции

9.3.1. Финализм

Создание объективной и удобной в пользовании

классификации эволюционных концепций - это своего рода научная проблема, решение которой наталкивается на значительные трудности различной природы (Завадский, 1973; Любищев, 1975; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Филипченко, 1977; Назаров, 1984; 1991; Крисаченко, 1990; Грант, 1991; Пучковский, 2004; 2009а). Я ограничусь рассмотрением лишь основных концепций, выделение которых всё ещё носит во многом искусственный и предварительный характер. Однако применение уже вошедших в обиход научных понятий представляет определённое удобство, которым я и воспользуюсь.

Различаются природоохранный и эволюционный аспекты финализма (Реймерс, 1991), однако эволюционно-теоретический финализм (Назаров, 1984) очень близко сопряжён с природоохранным (Козо-Полянский, 1922), что не является случайным и имеет значительную актуальность. Финалистические концепции отводят, как правило, большую роль человеку, который, согласно алармистским прогнозам (Эрлих, 1983), уже в следующем (т. е. XXI) столетии может остановить биологическую эволюцию. Фатальная обречённость в сочетании с философски-созерцательным спокойствием звучит в высказывании П.И. Гретенера (1986, с. 99): «Конечное наше исчезновение, предсказываемое эволюционной теорией, не зависит от нас и не должно нас беспокоить». В развитие тезиса о конечности бытия человечества, биосферы, планеты Земля можно сослаться на некоторые футурологические сценарии, учитывающие современные представления об эволюции Солнечной системы (Sagan, 1994; Мюррей, Дермотт, 2009). Мнения П.Р. Эрлиха, П.И. Гретенера, К. Сагана могут явиться хорошей основой для более обстоятельной дискуссии, от чего я воздержусь.

Финализм понимается неодинаково и настолько широко (Биологический энциклопедический словарь, 1986; Реймерс, 1991; Палеонтология и палеоэкология, 1995), а фактические проявления настолько обычны в природе, что элементы финализма могут быть обнаружены в большом числе эволюционных концепций. Это и было с успехом продемонстрировано В.И. Назаровым (1974; 1984). Однако цитируемый автор считает, что финализм в

значительной степени совпадает с понятием телеологии, в то время как Л. Плате (1928, с. 137) чётко различает эти два понятия. Согласно объяснению Л. Плате, «финалистический» означает сводимый полностью к действию законов природы.

К сожалению, в отечественной литературе широкое применение имеет первый способ понимания финализма (т. е. это понятие сводится к телеологии), отражением чего я расцениваю и мнение Ю.И. Полянского (1988), который считает невозможным синтез финалистических концепций эволюции с дарвинизмом, т. к. в основе двух этих концепций лежат, по его мнению, противоположные мировоззрения. Такое противопоставление имеет искусственный, идеологизированный характер и наносит определённый вред развитию эволюционной теории. Впрочем, само понимание телеологии в отношении живых систем подвергается существенному пересмотру (Тринчер, 1965; Том, 1970; Фролов, 1981; Шишкин, 1988), смещаясь в направлении отказа от былой идеологической непримиримости. Возможно, в соответствующих ситуациях полезным окажется применение другого термина — телеономия (Pittendrigh, 1958, цит. по: Williams, 1965; Причинность и телеономизм.., 2002). Некоторые авторы не склонны отказываться от непримиримости к телеологии и продолжают решительно отрицать наличие цели в природных системах (Голубев, 2001; Скворцов, 2001; Заварзин, 2002; Колчинский, 2002).

В целом я положительно оцениваю сложившиеся в русле финализма представления об определённом, направленном и в некоторой степени предсказуемом характере филогенеза, которые используются в концепции программной эволюции (10.4). Вместе с тем идея закономерного и неизбежного окончания биологической эволюции, которая была высказана финалистами не однажды (Козо-Полянский, 1922; Назаров, 1974; 1984; Эрлих, 1983), нуждается в поправке. С выходом на арену жизни человека заканчивается не биологическая эволюция вообще, а лишь её определённый этап. Ему на смену приходит этап антропогенной эволюции, которому соответствует понятие ноогенеза (Тейяр де Шарден, 1965; Камшилов, 1974; Вернадский, 1989; Шипунов, 1989; Пучковский, 2004; Хански, 2010).

9.3.2. Ортогенетизм

Идеи ортогенеза довольно широко представлены в трудах эволюционистов (Плате, 1928; Берг, 1022а; 1977; Холден, 1935; Симпсон, 1948; Ригер, Михаэлис, 1967; Ивановский, 1976; Грант, 1980; 1991; Северцов, 1990; Назаров, 1991 и др.); они, как правило, сопутствуют элементам финализма и столь же часто подвергаются критике. Основоположником учения об ортогенезе считают Т. Эймера. В отечественной научной литературе ортогенетизм, как правило, противопоставляется дарвинизму (Завадский, 1973; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Реймерс, 1991). А.С. Северцов (1990, с. 84) понимает под ортогенезом «эволюцию без дивергенции, в которой представление о направленности филогенеза доведено до абсурда». Если подходить к ортогенетизму без предвзятости, то оно не будет выглядеть абсурдным.

Несколько, быть может, упрощая дело, я постараюсь обозначить различие между финализмом и ортогенетизмом. В финалистических концепциях основное внимание уделяется конечному результату эволюционного процесса, что весьма ярко выражено в учении Тейяра де Шардена (1965): эволюция направлена в точку Омега, атрибуты которой трансцендентны. Ортогенетизм предполагает рассмотрение внешних и внутренних причин, задающих направленность филогенезу, здесь хорошими примерами могут явиться эволюционные построения Л.С. Берга (1922а; 1977) и Л. Плате (1928). Однако все три названные здесь эволюционные концепции (Л.С. Берга, Л. Плате и Тейяра де Шардена), как и теоретические построения многих других эволюционистов, могут быть с равным правом отнесены как к финализму, так и к ортогенетизму. Именно в этом можно видеть одну из важных причин, которые обусловливают целесообразность формирования концепции программной эволюции (10.4).

Хотя крайности в понимании причин филогенеза были и продолжают воспроизводиться (например, позиция А. Лима-де-Фариа о ведущей роли внутренней организации биосистем при отрицании эволюционной роли отбора), ортогенетизм в основном представлен в науке достаточно объективными научными построениями. Видимо, первым в ортогенезе стал

различать собственно «ортогенез» (филогенез, направляемый внутренними факторами) и «ортоселекцию» Л. Плате (Plate, 1913, цит. по: Симпсон, 1983), такое разделение вполне выдержало испытание временем (Грант, 1991).

Тейяр де Шарден, в трудах которого сочетаются финализм и ортогенетизм, не считал естественный отбор «пустыми словами» (2001, с. 71). С моей точки зрения, ортогенетизм вполне может быть увязан с СТЭ (Пучковский, 2009а), в чём я разделяю позицию Дж.Б.С. Холдена (1935). Среди отечественных учёных понятие ортогенеза успешно, отнюдь не впадая в идеализм, использовал М.С. Гиляров (1970) для объяснения филогенеза беспозвоночных и позвоночных животных.

9.3.3. Автогенетизм и эктогенетизм

Значительно легче выделить и различить в теоретических построениях эктогенетизм и автогенетизм (Завадский, 1973; Реймерс, 1991; Назаров, 2007), чем назвать «чистых» автогенетиков и эктогенетиков. Противопоставление автогенетизма и эктогенетизма в эволюционных учениях (Биологический энциклопедический словарь, 1986) - дело весьма искусственное. В то же время выделение внешних и внутренних факторов эволюции - задача достаточно деликатная (3.2). Так, например, Г. Спенсер (1870; 1894) видит эволюцию в постоянном уравновешивании организма со средой, которое происходит двумя путями: через прямое приспособление при унаследовании приобретённых признаков и через выживание наиболее приспособленных. Любопытно, что вполне естественная позиция учёных, различающих несколько причин эволюции в противовес монопольной эволюционной роли отбора, квалифицируется в трудах отечественных историков науки как «эклектические концепции» (Завадский, 1973; Завадский, Колчинский, 1977), к этой категории были отнесены и взгляды Г. Спенсера.

С моей точки зрения, главное своеобразие автогенетизма - не идеалистическое толкование внутренних причин развития, а вполне здравая идея саморазвития биосистем (Берг, 1922а; 1977; Соболев, 1924; Морган, 1936; Филипченко, 1977; Gould, 1977а и др.). К концепции автогенетизма я отношу эволюционные

построения многих современных ученых, разделяющих идею самоорганизации систем (Шноль, 1979; Эйген, Винклер, 1979; Эйген, Шустер, 1982; Моисеев, 1987; Короткова, 1988; Лима-де-Фариа, 1991; Воронцов, 1999; Мелик-Гайказян и др., 2001; Князева, Курдюмов, 2007). Напротив, эктогенетизм означает ведущую роль в эволюции внешних факторов – т. е. факторов среды или надсистемы (Умов, 1916, цит. по: Берг, 1922а; Северцов, 1949; Кремянский, 1971; Завадский, 1973; Apáthy, 1990b; Мамкаев, 2010).

Если представить материальный мир, как это сейчас принято, в виде иерархии системных уровней, то несложно обнаружить, что любой фактор, внешний по отношению к конкретной биосистеме, является внутренним для соответствующей надсистемы. Так, хищник - эктогенетическая причина для эволюции жертвы. Однако в системе хищник-жертва хищник является уже внутренней причиной, и мы в своих эволюционных построениях автоматически переходим в разряд автогенетизма. Этими рассуждениями я не хочу подтолкнуть читателя к отказу от поиска причин эволюции, но хочу подчеркнуть заведомую условность подразделения эволюционных концепций на автогенетические и эктогенетические. Во многом эта условность перестала быть полезной и давно уже тормозит прогресс науки, громоздя искусственные противоречия во взглядах учёных и оценке эволюционных концепций. Столь же малополезной является безапелляционная квалификация автогенетизма и эктогенетизма как идеалистических концепций (Биологический энциклопедический словарь, 1986; Реймерс, 1991) и непримиримость автора сравнительно недавней публикации к концепции Л.С. Берга (Колчинский, 2002).

Рассмотрение других концепций, объясняющих направленность биологической эволюции (различные варианты ламаркизма, броккизм), может представить определённый интерес, однако в данном тексте я не считаю это целесообразным, а учение Л.С. Берга будет широко использоваться в главе о программной эволюции (глава 10). Сказанного вполне достаточно, чтобы увидеть, что в таком виде: есть или нет направленности биологической эволюции —

проблемы давно не существует. Вполне актуальны проблемы факторов микроэволюции, филогенеза, эволюционного пространства-времени (глава 2) и роли каждого из факторов эволюции в ЭПВ.

9.4. Понятие направленности

Общепринятого понимания направленности, видимо, ещё не выработано. Ж.Б. Ламарк, как известно, видел два основных аспекта направленности биологической эволюции (9.2). Ч. Дарвин различал направленность эволюции в сторону выработки приспособлений организмов и видов, а также в направлении увеличения видового богатства в сообществе. Последний аспект направленности в каждом месте ограничен. Согласно концепции Л.С. Берга, причинная обусловленность направленности биологической эволюции двойственна: это проявления внутренних (автономических) и внешних (хорономических) причин. Согласно учению Тейяра де Шардена, процесс эволюции материи направлен к достижению точки Омега. Все варианты объяснения направленности эволюции составили бы очень внушительный список. В них нередко нет достаточно чёткого разграничения основных вопросов проблемы: 1) каковы критерии направленности эволюции; 2) чем направляются микроэволюция и филогенез; 3) куда направлен эволюционный процесс.

Согласно публикации М.С. Гилярова (1970, с. 180), направления эволюции определяются немногими, иногда даже единственными «способами решения тех функциональных задач, которые возникают при приспособлении организма к условиям существования». С.Н. Родин (1991) справедливо обращает внимание на учёт временной шкалы, в которой рассматривается эволюционный процесс. Однако, в отличие от цитируемого автора, «сохранение прежнего целого» я не считаю случаем отсутствия направленности: в ЭПВ время необратимо, и эволюция даже при полной стабильности организации биосистемы (допустим невероятное!) продолжается как движение вдоль оси времени (глава 2).

Биологическая эволюция является частным случаем движения, движение же всегда направленно. Направленность - атрибут эволюции; вопрос о том, существует ли направленность

биологической эволюции, лишён смысла. Ненаправленность - это абсолютная невероятность никаких событий, т. е. полная статичность. Такие миры науке неизвестны. В развиваемой мною концепции сформулировано представление об ЭПВ, а также названы факторы микроэволюции (глава 4) и филогенеза (глава 7), обозначена их роль в придании потокам жизни или их фрагментам определённого направления в ЭПВ.

Первый импульс потоку жизни придаёт давление жизни (7.5). Соответственно эволюция приобретает центробежную направленность, и потоки жизни с равной вероятностью устремляются во всех направлениях от места нахождения - подобно излучениям небесных светил. Однако давлению жизни противодействует другой фактор эволюции - сопротивление среды, имеющий прямо противоположную направленность. Сопротивление среды складывается из ограниченности ингредиентов эволюционного пространства: места, тепла, пищи, убежищ, половых партнёров и т. д. Так, например, на протяжении двух третей своей геологической истории класс млекопитающих был представлен сравнительно немногочисленной группой крысоподобных животных, не игравших значительной роли в экосистемах природы (Татаринов, 1976; 1987; Кэрролл, 1993), где доминирующее положение занимали динозавры и другие рептилии.

Прочие факторы эволюции также оказывают своё направляющее воздействие на потоки жизни, что более подробно рассмотрено для селектогенов (7.3, 13.5). Обращаясь к структуре ЭПВ, можно выделить основные составляющие направленности потоков жизни: направленность по оси времени, направленность в Ph-, B-, и S-пространствах, каждое из которых может быть многомерным. Основные аспекты направленности, список которых, вероятно, со временем будет уточнён, таковы:

1. дление жизни во времени;
2. растекание жизни в Ph-пространстве;
3. адаптация жизни в Ph-, B- и S-пространствах;
4. арогенезы;
5. сопротивление среды;
6. запреты организации биосистем;

7. самоадаптации.

Конкретная траектория потока жизни в ЭПВ есть интегральный результат многих движений, получение таких траекторий - реальная проблема. Из сказанного следует, что **критерием направленности биологической эволюции является форма траектории биосистемы (потока жизни) в ЭПВ**. Возможно, полезным окажется использование другого критерия - изменение пула организационной (структурной) информации биосистемы (6.9.1).

9.5. Направленность микроэволюции и филогенеза

Поскольку среди адептов СТЭ широко принято мнение о чисто количественном различии между микроэволюцией и филогенезом (2.4), то вопрос о направленности по отдельности для двух этих уровней, как правило, не поднимается. А.С. Северцов (1990) уверен, что направленность присуща и для микроэволюции, и для филогенеза. С.Н. Родин (1991) допускает несовпадение направленности микроэволюции и макроэволюции. Учёные, рассматривающие направленность филогенеза, как правило, оставляют микроэволюцию без внимания. Впрочем, изучать микроэволюцию морфологу и палеонтологу, действительно, затруднительно.

С моей точки зрения, направленность событий в микроэволюции и в филогенезе не совпадает (4.1). Направленность микроэволюционных явлений не является абсолютно хаотичной, но определена как псевдослучайная, ибо эволюционная судьба подсистем, составляющих эволюционирующую биосистему, различна. Катастрофогены вызывают организационную изменчивость подсистем, другие факторы микроэволюции увеличивают степень разнообразия в положении подсистем в ЭПВ. Псевдослучайный характер организационной изменчивости подсистем в биосистеме определяет их различную жизнеспособность. Единственный фактор из числа микроэволюционных факторов - естественный отбор, направляет псевдослучайные микроэволюционные явления в русло закономерной направленности филогенеза. Однако сам отбор направляется действием селектогенов.

В отличие от факторов микроэволюции, факторы филогенеза придают направленность эволюционирующей

биосистеме в целом. Поясню это примером из эволюции популяций. Мутагенез и механизмы перекомбинаций - факторы микроэволюции, продуцирующие генотипическую изменчивость псевдослучайной направленности. Селектоген, представленный ядовитым веществом, задаёт направление естественному отбору, который обеспечивает разделение особей в генерации на две группы - выживших и элиминированных. Все выжившие особи окажутся ядостойкими, т. е. сохранившаяся часть генерации изменится в сравнении с предыдущим поколением в определённом направлении.

В потоках жизни явления микроэволюции и филогенеза образуют сложное переплетение. Так, микроэволюционные события в пределах популяции имеют своим интегральным результатом филогенетический сдвиг популяции в целом. Однако в пределах биоценоза уже популяция в целом является единицей микроэволюционных факторов, в том числе отбора. На уровне биоценоза популяция - одна из многих подсистем, которая может быть элиминирована, а может и выжить.

9.6. Основные аспекты направленности потоков жизни в ЭПВ

9.6.1. Дление жизни во времени

Временно́й аспект потоков жизни изучается в основном в пределах палеонтологии. Я уже отметил выше (6.9.1) сходство таких понятий, как время, отбор и информация: все они являют своего рода эпифеномен на материально-энергетических явлениях. Канвой для биологического времени являются события в Ph-пространстве. Однако само биологическое время возникает, существует и эволюционирует как проявление избыточности живой материи. Вымирание потока жизни означает и прекращение его биологического времени.

Биологическое время обнаруживает себя в квантованности потоков жизни, в смене состояний биосистем. Каждый поток жизни продуцирует своё биологическое время, например, это проявляется в частоте смены поколений у бактерий, мышевидных грызунов и древесных форм растений. Наличие разнообразных шкал биологического времени можно иллюстрировать разнообразием биологических квантов (3.6). В

качестве единого критерия, общего для всех проявлений жизни, традиционно используется время Ph-пространства: чередование солнечных циклов и земных лет, земных суток и т. д.

Время, как физическое, так и биологическое, является однонаправленным, в свете чего полезно рассматривать и закон необратимости эволюции Л. Долло. Если поток жизни продолжается, то имеет место и вектор эволюции. Направленность потока жизни во времени я считаю постулатом теории биологической эволюции. Это значит, что даже при полном отсутствии направляющего воздействия факторов эволюции (совершенно нереальная, абсурдная ситуация, которую можно только представить мысленно) продолжающаяся жизнь имеет вектор в ЭПВ. Фактором движения потока жизни по оси времени является давление жизни. Прервать поток жизни, т. е. остановить её продвижение по оси времени, могут другие факторы эволюции (катастрофогены, сопротивление среды и т. д.), действующие порознь или совместно (2.6).

9.6.2. Растекание жизни в Ph-пространстве

Любые биосистемы — от клетки до биоценоза, способны расти, увеличивая свой объём, массу и занимаемое пространство. Пределы роста биосистем могут быть ограничены: либо в основном эндогенно (организмы), либо в основном экзогенно (популяции, биоценозы, экосистемы). Однако в обоих случаях определённое значение имеют и внешние, и внутренние ограничения.

Тем не менее, давление жизни мы обнаруживаем по разнообразным его последствиям: и в трещинах на старой кирпичной кладке, которые постоянно расширяются корнями поселившихся здесь растений, и в весеннем пробуждении живой природы в умеренных и северных широтах, и в экспансии организмов в самые различные уголки планетных сфер: от предельных глубин океана и верхних слоёв литосферы до свежеизверженных пород или отвалов, громоздимых человеком. Проявления напора жизни мы видим в расширении видовых ареалов, экологических нашествиях, быстром нарастании биомассы при улучшении условий жизни и т. д. В целом для жизни характерна экспансивность, имеющая

центробежную направленность. Если бы не существовало никаких ограничений, живая материя рассеивалась бы радиально во всех направлениях. Однако на этом пути потоки жизни встречают множество ограничений как внутренней природы, так и внешней. В Ph-пространстве потоки жизни упорядочиваются ограниченностью биотопов, в которых способны обитать те или иные формы жизни, наличием воды, минеральных солей, энергии, укрытий, вредных химических и физических воздействий и т. д. Простейший пример - различные формы ареалов биосистем (Пузанов, 1938; Дарлингтон, 1966; Воронов, 1987; Лопатин, 1989 и др.) и занимаемых ими биотопов (Наумов, 1963; Бигон и др., 1989; Рейвн и др., 1990; Шилов, 2003 и др.). Распределение жизни в Ph-пространстве изучается в биогеографии и экологии.

9.6.3. Адаптации живых систем в Ph-, B- и S-пространствах

Становление адаптаций осуществляется при взаимодействии всех факторов, составляющих механизм эволюции. Однако направляющее значение в данной группе случаев приобретают факторы-селектогены, представленные в соответствующей надсистеме и оказывающие селективно значимое воздействие на эволюцию биосистемы. Именно селектогены являются причиной того, что в каждой биосистеме возникают и поддерживаются эктосоматические адаптации разных типов (8.9). Продвижению потока жизни в Ph-пространстве сопутствуют экоадаптации, в B-пространстве формируются биосистемные адаптации. Другими словами, эволюции в этих двух пространствах соответствуют адаптации к физико-химическим и биотическим условиям. Миксадаптации обеспечивают активность биосистем, преобразующую Ph- и B-пространства и, видимо, формирующую S-пространство.

9.6.4. Арогенезы

Арогенез (ароморфоз) представляет собой адаптивную часть организации биосистемы с очень большой избыточностью и универсальной полезностью. Как универсальные адаптации, арогенезы в ЭПВ могут соответствовать либо только Ph-, B- или S-пространству, либо даже находить отражение в различных пространствах. Совершенно определённо можно сказать, что наличие разума и

общественного образа жизни позволили человеку успешно распространиться в Ph-пространстве, а также вносить поправки, пока ещё ограниченные, в свою биологическую природу, что означает выход в биологическое пространство. Человеком формируется S-пространство.

9.6.5. Сопротивление среды

Фактор, который определён как сопротивление среды, является антагонистом по отношению к давлению жизни и ограничивает распространение потоков жизни в ЭПВ. В Ph-пространстве сопротивление распространению потоков жизни оказывают разнообразные неблагоприятные или даже губительные факторы абиотической природы, соответствующие примеры многочисленны в биогеографии и экологии. В B-пространстве имеют значение различные формы взаимоотношений между биосистемами биосферы: конкуренция, хищничество, паразитизм, мутуализм и т. д. Ограниченность пищевых объектов биотической природы, наличие сильных конкурентов, хищников и паразитов могут явиться препятствием для распространения потоков жизни в определённых направлениях в B-пространстве, соответствующие примеры несложно подобрать из экологии и других разделов знаний. Видимо, ещё более строги ограничения в S-пространстве: хотя среди животных известно немало видов с хорошо выраженной социальностью (Wynne-Edwards, 1962; Haller, 1988; Мак-Фарленд, 1988; Gibert, 1999; Панов, 2010), нам известен только один биологический вид, для которого социальная эволюция приобрела главенствующее значение. Зато внутривидовые отношения (социальная иерархия, конкуренция, взаимопомощь, паразитизм, сожительство и т. д.) среди самых разных видов весьма разнообразны и являются важными факторами, направляющими эволюцию в B- и S-пространстве.

9.6.6. Запреты организации

Тема особенностей строения и функций биосистем, которые ограничивают возможные направления их эволюции и поэтому обозначаются как запреты организации, уже имеет развитие в эволюционных концепциях (Берг, 1922а; 1977; Голдовский, 1973; Любищев, 1973; 1982; Мейен, 1975; Тимофеев-

Ресовский и др., 1977; Кокшайский, 1988; Иорданский, 1990; Воронцов, 1999 и др.). Учение о запретах организации как внутренних факторах эволюции, сочетающихся с фрагментами организации, которые, напротив, обеспечивают возможность определённых направлений эволюции, достаточно хорошо аргументировано и даёт веские основания для ортогенетических построений в учениях об эволюции.

Использование силы поверхностного натяжения оказалось полезным для некоторых насекомых, однако такая адаптация ограничивает размеры тела, предел которых водомерки (Gerridae) (Глазер, 1978). Газообмен через кожу делает невозможным обитание земноводных в солёной воде (исключения существуют, но это редчайшие примеры). Науке не известны травоядные змеи (Левонтин, 1981), хотя удовлетворительного объяснения этому явлению, насколько мне известно, нет. Возможно, дело в устройстве челюстного аппарата, очень растяжимого у змей.

В отличие от других классов позвоночных животных, птицы в связи с наличием адаптации к полету не дали форм, ведущих подземный образ жизни. Довольно удачная адаптивная особенность черепах (панцирь) ограничивает в то же время интенсивность газообмена и подвижность частей тела (Иорданский, 1990).

Представление о запретах организации сложилось в отношении организменного уровня организации. Возможно, дальнейшее изучение биосистем более высоких уровней организации выявит аналогичные черты, которые также ограничивают их эволюционные возможности. Изученные в этом отношении биосистемы создают хороший пример для сравнения.

9.6.7. Самоадаптация

В группу самоадаптаций я включаю энтосоматическне адаптации, понимая их шире, чем это делал А.Н. Северцов (1949). Самоадаптация — это в данном случае наличие адаптивного, комплементарного соответствия подсистем, составляющих биосистему любого уровня организации. Самоадаптация означает сохранение внутренней приспособленности биосистемы при изменении признаков её

организации, зависимых от среды обитания (или надсистемы). В ходе самоадаптации может очень долго воспроизводиться самобытность организации биосистем, могут сохраняться очень архаичные черты организации.

Среди названных ниже эволюционных понятий самоадаптации соответствует автономический ортогенез по Л.С. Бергу. Самоадаптацию можно иллюстрировать примерами конвергенции, параллелизма (Татаринов, 1987) и гомологических рядов изменчивости (Вавилов, 1968), явлениями обусловленности черт морфологии организмов химическими особенностями организации (Любищев, 1965; Урманцев, 1976; Лима-де-Фариа, 1991). При всём широком распространении явлений конвергенции систематики, как правило, с успехом уточняют таксономическую принадлежность носителей конвергентных признаков. Распознавание видов-двойников, представляющее, несомненно, непростую задачу для систематиков (Степанян, 1983), осуществляется довольно успешно. Образно говоря, вследствие самоадаптации волк, обрядившийся в овечью шкуру, способен обмануть только простаков: его выдают в глазах специалиста клыки и другие признаки волчьей сущности.

С моей точки зрения, элементы самоадаптации можно обнаружить в явлениях самосборки молекул, а в более широком смысле – в самоорганизации биосистем от макромолекул до биосферы (Эйген, Шустер, 1982; Мейен, 1988; Баблоянц, 1990; Goldsmith, 1990b и др.) и даже космических систем (Поннамперума, 1977; Хокинг, 2008).

9.7. Предварение признаков по Л.С. Бергу

В своей концепции номогенеза Л.С. Берг высказал идею «предварения признаков» в эволюции, в соответствии с которой в организации биосистем выделяются признаки, которые «предваряют то состояние, какое наблюдается у более высоко организованных групп или ещё осуществится со временем в более молодых геологических отложениях» (1977, с. 87). Некоторое созвучие с этой идеей можно видеть в концепции преадаптации Л. Кено (Cuènot, 1925), концепции протерогенеза О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1950), а также в понятии конвергенции, с легкой руки Ч. Дарвина имеющем широкое

хождение в эволюционных построениях.

В книге Л.С. Берга приводятся примеры из области филогенеза голосеменных растений, аммонитов, асцидий и других таксонов, которые автор идеи предварения признаков использует для обоснования концепции автономического ортогенеза. Например, по исследованиям А.О. Ковалевского у личинок асцидий (Ascidiae) имеются признаки, которые типичны для позвоночных животных: хорда, спинная нервная трубка, жаберные щели и др. Достаточно типичны явления маммализации, которые обнаруживали себя в виде формирования признаков оволосения, теплокровности, дифференцировки зубов, подобной млекопитающим, в ряде других качеств. Они были найдены палеонтологами в нескольких таксонах пермских и триасовых рептилий (Татаринов, 1986; 1987; Benton, 1989; 1990), которые имели эти признаки даже раньше, чем представители самых ранних млекопитающих, либо позже, но независимо от последних. Предполагается, что оперение тела у наземных позвоночных, включая и собственно предков птиц, возникало не менее трёх раз (Курочкин, 1991). Возможно, Л.С. Берг также посчитал бы их проявлением тенденции к предварению признаков.

С моей точки зрения, Л.С. Берг подошел с некоторой долей предвзятости к временнóй оценке филогенетических явлений: какие из них считать вполне своевременными, а какие - появившимися «слишком рано» по отношению к первым, т. е. «предварительно». С моей точки зрения, биологическое время является производным биологических событий (2.6), которые в этом смысле не могут быть «несвоевременными» в той же мере, как следствие не может предшествовать причине.

Любые черты новой организации, возникающей в филогенезе, есть результат взаимодействия внутренней возможности и внешней необходимости. Несколько таксонов рептилий оказались способными к эволюции в направлении прогрессивной маммализации, и это не удивительно: все они располагали общими основами организации, характерными для класса пресмыкающихся. На близкой организационной основе в биосфере Земли, не вполне синхронно и аллопатрически, возникали сходные эволюционные новшества, которые были

примерно одинаково полезны в экосистемах пермотриаса. При этом биологическое время в разных филумах было своеобразным и не вполне, в геологических масштабах времени, совпадало. С моей точки зрения, Л.С. Берг выбрал неудачное слово (предварение) для обозначения случаев асинхронной и аллопатрической реализации законов филогенеза, в моем понимании — программы филогенеза (10.4).

Если отвлечься от рассмотрения отдельных организмов и таксонов, но представить эволюцию биосферы в целом, то в неоднократном, относительно независимом и несинхронном возникновении черт новой организации (покрытосемянность, половой процесс, амниотические оболочки, теплокровность, дифференцированная зубная система и т. д.), которое может квалифицироваться эволюционистами как конвергенция, параллелизм и ограниченная полифилия, можно обнаружить вполне определённую тенденцию. Эту тенденцию проявляет живое вещество биосферы, реализуя её во многих попытках сформировать новый уровень собственной организации. Тенденция обусловлена возникновением новой программной установки, составленной рядом факторов эволюции, из которых ведущие - это селектогены внутренней организации земной биоты. Эти неоднократные попытки живого вещества могут быть более или менее успешными, что можно предположительно объяснить конкуренцией, результатом которой могут быть вымирание, стазис или прогрессивная дивергенция и адаптивная радиация соответствующих филумов.

9.8. Коэволюция

В последние десятилетия явления коэволюции привлекли внимание ряда эволюционистов (Mayr, 1976; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Лекявичус, 1986; Номоконов, 1989; Грант, 1991; Родин, 1991 и др.) и рассматриваются для самых различных уровней организации живого вещества биосферы. Результатом той части биологической эволюции, которая подконтрольна отбору, является становление или поддержание адаптаций (8.9). Биосистемные адаптации всегда являются коадаптациями, и в каждой биосистеме есть адаптации к самой себе, т. е. внутренняя комплементарность её подсистем; кроме того, в ней есть биосистемные адаптации к надсистеме. Однако,

поднявшись на уровень надсистемы, мы обретаем право квалифицировать взаимные адаптации биосистем одного уровня, составляющих надсистему, как внутренние адаптации последней, т. е. энтосоматические. В конечном счёте все биосистемные адаптации (коадаптации) являются внутренними для земной биоты. В этом смысле все коадаптации (как явления) и коэволюция (как адаптивный процесс) могут пониматься как примеры самоадаптации живого вещества биосферы. Направленность развития живого вещества биосферы как целого есть самоадаптация (коэволюция). Сказанное не означает отрицания других аспектов направленности.

9.9. Направляющее воздействие внешних и внутренних факторов

Роль внешнего и внутреннего в эволюции издавна была темой дискуссий и даже непримиримых противоречий (Берг, 1922а; 1977; Хайлов, 1973; Вернадский, 1967; 1989; Абакумов, 1971; Завадский, 1973; Дубинин, 1987; Apáthy, 1990b; Воронцов, 1999; Назаров, 2007 и др.). Попытки выявить внутренний фактор эволюционного развития неоднократно приводили к явным или неявным формам витализма и автогенетическим концепциям, однако почти всегда в виде своеобразного противовеса им сопутствовали идеи эктогенетизма. Примером может послужить эволюционное учение Ж.Б. Ламарка, в эволюционной концепции которого вполне органично сочетаются автогенетические и эктогенетические идеи.

Интересно, что современные эволюционные построения, основанные на знании теории систем, кибернетики и синергетики, нередко оказываются лишёнными такой сбалансированности в объяснении причин эволюции. Обычно подчёркивается (даже выпячивается) направляющая роль надсистемы по отношению к составляющим её системам (Том, 1970; Ляпунов, 1963; 1984) и примат высших уровней биосистем над низшими (Шмальгаузен, 1968б; Шипунов, 1980; Лекявичус, 1986; Дымина, 1987; Левченко, 1992). Соответственно верховенство в иерархии биосистем признается за биосферой (Вернадский, 1967; Goldsmith, 1990b; Красилов, 2001; Заварзин, 2003). Однако надсистема для биосферы также отыщется

(планета в целом, Солнечная система) и проблема соотношения внешнего и внутреннего перерастает в проблему: что имеет ведущее, направляющее значение - живая или косная материя?

Мысль, согласно которой управление процессом эволюции с позиций кибернетики является внешним процессом (Аптер, 1970), представляется мне не столь удачной, чем более плюралистические мнения. Если с точки зрения химика направляющим фактором эволюции живого вещества являются свойства молекул, т. е. внутренние факторы (Кеньон, Стейнман, 1972), то более универсально мнение о возможности внешнего и внутреннего, а также пассивного и активного управления, в котором может участвовать как живое, так и косное вещество (Новосельцев, 1978; Новиков, 2007).

Вообще, вряд ли стоило ещё раз обращаться к проблеме внешнего и внутреннего, если учесть наличие развивающейся концепции многоуровневой эволюции и иерархии уровней отбора (9.3.3), а также условность выделения в живой природе внешнего и внутреннего. Однако системно-кибернетический подход, как правило, предполагает ведущую, направляющую и управляющую роль в эволюции, которая вменяется в «обязанности» надсистемы. И действительно, для любой биосистемы можно обнаружить надсистему, в том числе и биокосную, которую так соблазнительно считать, конечно же, доминирующей по отношению к любой её части. Однако есть основания, чтобы проявить некоторую сдержанность в отношении такого простого варианта решения проблемы.

Напомню о геологической и космической роли живого вещества Земли (Вернадский, 1967; 1989), масса которого ничтожно мала в сравнении с массой абиотических сфер планеты (Маргалеф, 1992; Горшков, 2007), о роли биотических отношений в эволюции живых форм, которые всегда обоюдно значимы, и на основе чего идут процессы коэволюции и формируются коадаптации. Напомню также о том, что совершенно незаменим и своеобразно направлен такой фактор, как давление жизни, которое передаётся по всем направлениям.

Такое производное биогенеза, как Человек разумный, становится решающим фактором в эволюции биосферы, хотя пока эта эволюция находится в фазе преобладания

катастрофогенеза. Видимо, для объяснения направленности эволюции биосистемы, которая не вырвана из иерархии биосистем биосферы, деление факторов на две категории - внешние и внутренние, является недостаточным. Для биолога-эволюциониста полезней представить систему взаимодействующих факторов эволюции, а также такое понятие, как программа филогенеза (10.2.4). **Все факторы эволюции, в том числе живое и косное вещество, как ингредиенты биосферы, в некоторой степени являются соучастниками направляющего эволюционного механизма.** Проблема состоит именно в определении и уточнении роли каждого из них, а также эффектов их взаимодействия в различных сочетаниях.

9.10. Полезная метафора для рассмотрения идеи направленности

Для дальнейшего обсуждения проблемы направленности мною используются идеи адаптивного поля или ландшафта С. Райта и других эволюционистов (Меттлер, Грегг, 1972; Грант, 1980). Нет необходимости воспроизводить рассуждения цитируемых авторов полностью, однако основная задача - представить взаимодействие факторов эволюции в виде геометрической аналогии, чрезвычайно удобна. Детали же модели (одновременно и метафоры) будут иметь многие отличия.

Представим практически безводный горный ландшафт, где происходят определённые эволюционные события, характеризуемые в очень упрощённом виде. Факторы эволюции, которые здесь будут кратко рассмотрены, являются не очень строгими аналогиями факторов биологической эволюции (глава 3), однако не всех. Горный ландшафт будет в основном меняться за счёт разрушения положительных форм рельефа и заполнения обломочным материалом долин. Эволюция ландшафта будет направленной, в мысленно представимой форме финалом её должна явиться равнина - пенеплен. В идеале процесс полностью завершится при абсолютном выравнивании рельефа. В чистом виде природные процессы такой законченности науке неизвестны, однако наш условный горный ландшафт, превращающийся в совершенную

равнину, эволюционирует в соответствии с правилами игры, где финал возможен.

Вот основные факторы эволюции идеализированного горного ландшафта: сила земного тяготения - аналог давления жизни; имеющийся рельеф, который функционирует подобно селектогенам, направляя движение потоков обломочного материала; стойкость пород к разрушению, которой в биосистемах соответствует фактор наследственности, а также сопротивление среды; кванты эволюции, обеспечивающие циклический её характер; ограниченной силы землетрясения, играющие роль катастрофогенов. Читатель не обнаружит полного списка аналогов для каждого из факторов биологической эволюции. Но в этом нет необходимости: нам достаточно подтвердить предположение о реальности направляющей роли нескольких взаимодействующих факторов эволюции.

1. В статичной фазе эволюционного кванта поддерживается сложившееся равновесие эволюционных факторов и стабильное состояние рельефа.

2. Акцептивную фазу эволюционного кванта открывают землетрясения, которые, не влияя существенно на орографию, вызывают небольшие локальные катастрофы, выводящие из состояния равновесия склоновые явления. Под действием силы тяготения произойдут обвалы, камнепады, придут в движение осыпи. Прочность горных пород в определённой степени будет ограничивать темпы разрушения, а камнепады и осыпи будут направляться по желобам депрессий рельефа. При желании, конечно, можно обнаружить и действие случайных причин, однако в геологических масштабах времени закономерный характер явлений, которые будут происходить при разрушении горного ландшафта, несомненен.

3. Многократное повторение квантов эволюции, оживляющее эффективность действия остальных факторов, в общих чертах обусловит вполне понятную и прогнозируемую на каждом этапе картину состояний горного ландшафта на пути его превращения в пенеплен. Абсолютная высота пиков будет снижаться, у их подножия будет расти чехол из обломочного горного материала; последний окажется тем мельче, чем

длиннее путь (эволюционная траектория) движения по склону. По мере снижения контраста высот интенсивность эволюции будет постепенно затухать.

Данный конспект эволюции горного ландшафта весьма упрощённо представляет эволюцию реальных горных ландшафтов, не говоря уже об эволюции биосистем. Однако направленный характер эволюции и направляющее действие нескольких её факторов он вполне позволяет представить. Что важнее всего, это финальный, закономерный характер эволюции. Столь же важно и то, что полное окончание эволюции горного ландшафта, если выйти за пределы нашей игровой ситуации, представить себе в обозримом геологическом будущем невозможно: в реальной геотектонике срабатывают факторы, которые нами не учитывались, но в природе они оказывают на геосистемы эффективное воздействие. Геологические процессы продолжаются; могут ли они остановиться? Да, это неизбежно для Земли далекого будущего как закономерный результат эволюции Солнечной системы (Сорохтин, Ушаков, 1991; Sagan, 1994). От перспективы заглянуть в это будущее и порассуждать в данном случае я воздержусь.

9.11. Ингредиенты направленности потоков жизни

С учётом разнообразия (хотя бы в самой общей форме) эволюционных последствий действия разных факторов можно представить соответствующее разнообразие феноменов направленности биологической эволюции. В частности, на уровне микроэволюции определённость движения подсистем в ЭПВ минимальна, а сакраментальная фраза «природа не делает скачков» здесь не имеет силы. Именно для микроэволюции характерны скачки катастрофического характера. Зато течение филогенеза предстаёт значительно более плавным и определённым, хотя крупного масштаба катастрофы могли резко прерывать какие-либо потоки жизни.

В системе развиваемых представлений направленность потоков жизни выражается в виде траектории, которую вычерчивает эволюционирующая биосистема в ЭПВ. Среди причин направленности биологической эволюции я выделю четыре категории факторов: центробежные, псевдослучайные, адаптирующие и канализирующие.

1. **Центробежный фактор**, видимо, только один - это давление жизни (по В.И. Вернадскому). Давление жизни придаёт поступательность биосистемам в ЭПВ, обеспечивая потенциальную возможность движения потоков жизни в любом направлении из точки нахождения биосистемы. Вопреки широко распространённому мнению, не отбор, а именно давление жизни является движущим фактором эволюции.

2. **Псевдослучайной** является направленность факторов микроэволюции - всех, кроме отбора (4.1).

3. **Адаптирующим фактором** эволюции является отбор - в этой своей роли он уникален. Необходимость в адаптирующем действии отбора неизбежно следует из псевдослучайных эффектов прочих факторов микроэволюции в сравнении с факторами филогенеза.

4. **Канализирующие** (телеономические) факторы. Канализирующее действие факторов находит применение в объяснении онтогенеза и эволюции (Уоддингтон, 1970; Майр, 1974; Лекявичус, 1986; Северцов, 1990; Назаров, 2007 и др.). Канализирующие факторы имеют своим результатом эффективную направленность потоков жизни - это факторы филогенеза (гл. 7). Выделение канализирующих факторов открывает определённые перспективы в решении проблемы эволюционного прогноза (гл. 11).

Сам по себе, отдельно взятый ни один фактор биологической эволюции не является причиной существующей направленности потоков жизни. Такие биологические понятия, как энтелехия, жизненная сила, батмизм, ортогенез, финальность, направленность эволюции и некоторые родственные понятия есть результат попыток различных учёных восполнить недостаточное знание сущности жизни и причин её эволюции. По моему убеждению, в направленности потоков жизни нет никаких особых мистических или идеалистических начал, а есть сложный, интегральный, трудно понимаемый результат взаимодействия десятка или даже большего количества факторов эволюции. Результат этого взаимодействия - направленность, прогрессивный и творческий характер филогенеза.

Возможность прогноза биологической эволюции является

предметом горячих дискуссий (11.1). Почва для них, возможно, исчезнет, когда будет выработан соответствующий математический аппарат, дающий возможность решать задачи с десятком неизвестных. Однако ещё прежде предстоит выработать логическую модель, словесно описывающую систему взаимодействующих факторов биологической эволюции. Один из схематических вариантов представлен здесь мною.

9.12. Резюме

Существенный и перспективный потенциал идей о направленности биологической эволюции накоплен именно в тех эволюционных концепциях, которые определялись как «антидарвинизм». Адаптивность эволюции не исчерпывает всей направленности потоков жизни, а является лишь одним из аспектов направленности. В понятии финализма Л. Плате не выходил за пределы материализма, вполне научны и по-своему полезны идеи ортогенеза, автогенеза и эктогенеза в эволюционных концепциях. Идеи самоорганизации биосистем причислены к автогенетическим построениям. Направленность в ЭПВ понимается как атрибут потоков жизни.

Критерием направленности потоков жизни является траектория биосистемы (потока жизни) в ЭПВ. Основные аспекты направленности биологической эволюции таковы: дление жизни во времени, растекание жизни в Ph-пространстве, адаптации биосистем в Ph-, B- и S-пространствах, арогенезы, сопротивление среды, запреты организации, самоадаптации. Факторы микроэволюции придают подсистемам эволюционирующей биосистемы псевдослучайную направленность. Факторы филогенеза обеспечивают направленность эволюционирующей биосистемы в целом. Направленность потока жизни во времени понимается как постулат теории биологической эволюции.

Явления, которые Л.С.Берг понимал как предварение признаков, могут найти объяснение в концепции программного филогенеза. Часть эволюции живого вещества биосферы (коэволюция) направлена на самоадаптацию. Все факторы эволюции, в том числе живое и косное вещество, в некоторой степени являются соучастниками направляющего

эволюционного механизма. Среди факторов, направляющих процесс эволюции, выделены четыре категории: центробежные, псевдослучайные, адаптирующие и канализирующие. Направленность потоков жизни есть интегральный результат взаимодействия не менее чем десяти эволюционных факторов.

Глава 10. НАПРАВЛЕННОСТЬ ФИЛОГЕНЕЗА

10.1. Направленность и случайность в эволюции

Известно, что оппоненты дарвинизма видят его слабость в стохастичности отбора (Берг, 1922а; Лима-де-Фариа, 1991 и др.). В.А. Красилов пишет (2001): «Ни одно из эволюционных событий не выглядит случайным». Пример непризнания детерминированности эволюционного процесса являет позиция А.С. Северцова (1990; 9.1). Единичные и явно крайние мнения приводятся мною лишь в качестве завязки. Разнообразие мнений в научной литературе по поводу названной проблемы довольно велико. Вопроса о случайности эволюционных событий я уже касался (4.1, 9.3) и вполне определённо выразил его понимание. Все микроэволюционные явления имеют ту или иную причину (фактор или взаимодействующие факторы), влияющую на положение биосистемы в ЭПВ. В этом смысле на микроэволюционном уровне развития случайных событий нет. В то же время микроэволюционные феномены имеют различную направленность, их согласованность друг другу незначительна. Единичные микроэволюционные события не имеют определённой согласованности также и с действием факторов филогенеза. **Направленность микроэволюционных факторов и результатов их воздействия на подсистемы понимается как псевдослучайная.**

Полное отрицание детерминированности для биологической эволюции представляет исключение. Обычно в той или иной форме авторы допускают детерминированность эволюционных событий (Августинек, 1967; Шноль, 1979; Kary, 1990; Левченко, 1992). В.В. Плотников (1985, с. 323) считает процесс эволюции «вероятностным и стихийным», но «довольно жёстко детерминированным», не сопроводив это противоречивое высказывание необходимым пояснением. Как правило, авторы пишут о различной степени детерминированности функционирования и эволюции биосистем (Бунге, 1962; Сержантов, 1965; Вишаренко, 1975; Мейен, 1975; Шноль, 1984; Причинность и телеономизм.., 2002). Некоторую возможность для неоднозначного толкования представляет высказывание И.И. Шмальгаузена (1969, с. 381), согласно

которому в связи с автогенезом и эктогенезом говорить о детерминирующих внешних или внутренних факторах нет оснований, а направленность процесса эволюции задаётся «исключительно взаимодействием внутренних и внешних факторов». Однако в известных мне трудах И.И. Шмальгаузен нигде не отходит от позиций детерминизма.

Дополнительная трудность во взаимном понимании разных специалистов возникает на терминологической основе. Так, в физике выделяют процессы детерминистические и стохастические (Баблоянц, 1990), такие же градации названы среди математических моделей в генетике популяций (Моран, 1973). В данном тексте я предпочитаю опереться на философское толкование термина «детерминизм» как учения о причинной обусловленности всех явлений.

Если для простоты начать рассмотрение с ситуации, где действует один эволюционный фактор, то им детерминировано движение единичной биосистемы в пределах ЭПВ, различный же эволюционный результат будет зависеть ещё от характера (жёсткости) связи между фактором и биосистемой. Последний вопрос может явиться предметом особого обсуждения, однако не в данном случае.

Если фактор эволюции действует на биосистему, составленную множеством подсистем, и нас интересует эволюционная судьба не только биосистемы в целом, но и отдельных её подсистем, вопрос детерминированности обретает дополнительную сложность понимания. Если мы рассматриваем сложную биосистему как единое целое, то никакой разницы в сравнении с первым случаем методологически нет: степень детерминированности движения биосистемы в ЭПВ будет зависеть от свойств фактора и характера связи между фактором и объектом воздействия. Если сложная биосистема представлена множеством равноценных и слабо зависящих одна от другой подсистем, то эволюционная судьба отдельных подсистем будет, видимо, вполне стохастична. В таких биосистемах по отношению к подсистемам действительно будет велика доля случайности. Биосистема же в целом будет испытывать действие детерминирующего фактора вполне однозначно. Итак,

детерминирующий фактор будет определять направление движения биосистемы в целом (в ЭПВ), но по отношению к составляющим её подсистемам окажет стохастическое воздействие. Подобным образом эволюционные направления динамики биосистем и подсистем на уровнях микроэволюции и филогенеза не могут быть вполне совпадающими. Однако **принцип детерминизма для биологической эволюции на любом уровне не имеет исключений**.

Подсистемы, составляющие реальные биосистемы, как правило, неравноценны, а степень их взаимозависимости может быть относительно большой. Поэтому действие вероятностных закономерностей в эволюции биосистем ограничено. В основном эта зависимость объясняется различным уровнем интегрированности биосистем. Напомню в этой связи, что излюбленные модели авторов, использующих статистические приёмы в биологии - множества идеальной формы шаров разного цвета. Однако эти модели, понятно, очень мало напоминают природные популяции, к примеру млекопитающих, с наличием колоний, семей или стад, особей разного пола и возраста и с почти абсолютной неповторимостью генотипов и фенотипов, выраженностью социальных отношений и т. д. В названном обстоятельстве одно из оправданий того, что в данной книге микроэволюционные события квалифицируются как псевдослучайные. Различная же степень рандомизации микроэволюционных эффектов среди множеств биосистем разных уровней организации может явиться предметом изучения для биологически ориентированных математиков.

«Что дозволено Юпитеру - не дозволено быку». В нашем случае это означает, что **направленность филогенеза не совпадает с направленностью микроэволюции**. То, что закономерно для биосистемы в целом, вполне может оказаться случайным для части её подсистем. Так, катастрофическая элиминация (6.9), погубившая часть популяций вида с обширным ареалом, может рассматриваться как случайная по отношению к погибшим популяциям среди выживших популяций. Однако для вида в целом это не случайность: повышенный риск для выживания в изменчивых и часто опасных условиях имеет своим результатом выработку черт

организации вида, обеспечивающих достаточную жизнеспособность. Это обширный ареал с множеством популяций, высокая плодовитость и миграционная подвижность особей и т. д.

Как справедливо указал И.И. Шмальгаузен (1968а; 1969), в детерминированности эволюции биосистем всегда участвуют и внешние, и внутренние факторы, которых к тому же я насчитываю не меньше десяти (гл. 3). Я разойдусь в данном случае с авторитетным эволюционистом в одном (9.1): в интересах аналитического расчленения сложного процесса эволюции, гносеологически вполне оправданного, учёным не избежать рассмотрения детерминирующего значения отдельно (по одному) взятых факторов эволюции, как внешних, так и внутренних.

Возможно, разделение детерминизма на классический (причина - следствие) и стохастический (множество причин - следствия) является полезным (Шноль, 1984, с. 85), однако я не вижу достаточных оснований утверждать, как это делает С.Э. Шноль, что учение Ч. Дарвина «полностью основано» на стохастическом детерминизме. К тому же вот свежее мнение; Ю.В. Мамкаев (2010, с. 386) пишет: «Теория естественного отбора уже давно перестала быть тихогенетической».

С.Э. Шноль допускает некоторое преувеличение. Два типа детерминации не являются взаимоисключающими при выработке объяснений для эволюционных ситуаций. Кроме того, достойно быть отмеченным, что **частичная и реальная стохастичность биологической эволюции имеет, по меньшей мере, три источника: множественность подсистем, составляющих эволюционную биосистему, их неравноценность (изменчивость) и множественность факторов эволюции**.

10.2. Программы развития

10.2.1. Программа онтогенеза

Учитывая вполне реальную трудность в решении поставленной задачи - убедить читателя в полезности такого понятия, как программа эволюции, я начну с более простого дела и напомню о программе онтогенеза. По вполне понятной причине названное понятие лучше всего привилось на почве

исследований индивидуального развития. При этом вопрос о правомочности применения понятия программы к онтогенезу организмов не поднимается.

Некоторое различие в понимании программы онтогенеза, существенное с моей точки зрения, касается роли среды. Согласно более распространённой версии, программа онтогенеза имеет наследственную природу, однако детерминированность ею индивидуального развития ограничена (Малиновский, 1968; Mayr, 1974; Шмальгаузен, 1982), ибо в остальном развитие организма детерминируется факторами среды. Своеобразной и достойной внимания мне представляется версия о трёх программах онтогенеза (Young, 1958; Сержантов, 1965), видимо, не имеющая широкого признания. Из трёх программ две являются для организма внутренними, третья объединяет средовые факторы развития. Названа также четвёртая программа индивидуального развития, включающая социальные факторы (Пучковский, 2001; 2011).

Высказаны мнения по аналогии с программой индивидуального развития организма применять это понятие (или даже слово «память») для биосистем надорганизменных уровней организации. Программа обеспечивает самоорганизацию, сохранение и самовоспроизведение биосистем. В отношении биоценозов и экосистем такие понятия предлагают Б.А. Быков (1975), М.А. Голубец (1984), сходные мнения высказаны и другими исследователями (Куркин, 1976; Одум, 1986; Дымина, 1987; Жученко, 1987; Петров, 1988; Бигон и др., 1989). У названной идеи есть и оппоненты (Коган и др., 1972; Василевич, 1983; Чернов, 1984).

В организации биогеоценозов определённая управляющая и консервативная роль придаётся почве (Карпачевский, 1992). Об унаследовании структур пишут в отношении химических систем (Патти, 1966) и глинистых минералов (Франк-Каменецкий и др., 1991), А.Д. Арманд (1989) признаёт наличие собственных программ у природных экосистем. Видимо, способность разнообразных систем, включая химические, биотические и космические, к самоорганизации (9.8) есть проявление неких универсальных свойств природных систем (Моисеев, 1987; Goldsmith, 1990b; Лима-де-Фариа, 1991), которые, как и

индивидуальное развитие организмов, найдут универсальное объяснение в виде единой теории. Пока же можно констатировать, что в науке существует проблема, для решения которой высказаны предположения о наличии программы индивидуального развития биосистем разных уровней организации. Видимо, такая программа может объединять факторы внешней и внутренней природы.

10.2.2. Против программы эволюции

По поводу программной эволюции в учебной и научной литературе редко встречается беспристрастное, достаточно объективное изложение авторских концепций; немного возможностей у российского читателя прочитать что-нибудь на эту тему в оригинале. Зато имеются остро критические и даже разоблачительные характеристики концепций программной эволюции. Впрочем, и зарубежные коллеги часто проявляют энтузиазм по этому поводу именно в негативной форме. В качестве примера приведу мнение Э. Майра (1981, с. 23): «Никакой программы, которая бы регулировала или направляла этот процесс (т. е. эволюцию, - С. П.) не было». Мнение весьма авторитетного учёного не подкрепляется никакими возможными методами: нет попытки обратиться к вероятным экспериментам, сравнительному анализу данных описательных наук или представить достаточно стройную систему логических построений. Если сравнить данный случай с обычной обстоятельностью и фундаментальностью трудов Э. Майра, замечательного ученого, широко известного в научном мире работами по систематике животных, проблемам видообразования и эволюции, то вывод, вероятно, можно сделать такой: вопрос о программе эволюции предельно ясен, не нуждается в обосновании и давно решён в эволюционной биологии. Это решение отрицательно.

Приведённый пример очень показателен, т. к. примерно такова же степень обоснованности мнений других авторов, не одобряющих идею программной эволюции (Георгиевский, 1974; Завадский, Колчинский, 1977; Миклин, 1984; Моисеев, Поспелов, 1990). Нередко учёные склонны подчеркнуть наличие направленности эволюции при отрицании её программированности (Александров, 1984; Игамбердиев, 1985).

В.И. Назаров (1984, с. 14) довольно эмоционально негодует по поводу идеи о «наперёд заданной внутренней программе», но очень нереалистично представляет её читателю, наделяя заведомо нелепыми свойствами. В.А. Красилов (1986) пишет об эволюционной программе в связи с преформизмом, хотя последнее понятие находится за пределами темы о собственно эволюции.

10.2.3. За программу эволюции

Поскольку я уже назвал отрицательные высказывания в адрес программной эволюции, для соблюдения равновесия назову в столь же общей форме высказывания положительного свойства, пока ещё лишённые доказательной основы. В редакторском послесловии русского перевода книги (Лима-де-Фариа, 1991) Л.И. Корочкин безбоязненно производит принцип направленности и запрограммированности филогенеза от Книги Бытия, трудов Аврелия Августина и Григория Нисского. Если Корочкин и верно понимает родословную программного эволюционизма, то это, во всяком случае, как раз и есть богословский вариант эволюционизма, от которого старательно открещиваются авторы, цитированные выше (10.2.2). С целью соблюдения достаточной определённости подчеркну: в концепции программного филогенеза я опираюсь только на научные труды, идеи, имеющие надёжную научную основу, на научные предположения и аргументы, а также на вполне достоверные факты.

Идея научного принципа программированности эволюции природных систем прекрасно выражается словами А.А. Богданова: «Природа - великий первый организатор» (1989, с. 71). Эту мысль я вполне разделяю. Начну с того, что неживая природа даёт множество примеров закономерно начинающихся и продолжающихся процессов, образования форм на самых различных уровнях организации природных систем (Богданов, 1927; Любищев, 1965; Лима-де-Фариа, 1991; Зимов, 1993), которые мы обнаруживаем в виде морозных узоров на стекле, полигональных тундр, барханов и дюн, причудливых скальных образований, упорядоченного распределения экосистем на суше и в Мировом океане. Динамика образования и эволюции галактик, звёзд разных классов, планетных систем столь же закономерна (Кэри, 1991) и

может быть проанализирована с позиций программной эволюции.

«Появление живых систем... было... событием, которое не могло не произойти» (Кеньон, Стейнман, 1972). В этом смысле идея предопределённости химической эволюции, происхождения биополимеров и протобионтов разделяется многими авторами, исследующими проблемы возникновения жизни и самоорганизации биосистем (2.5.1, 3.2, 9.9).

«Тот, кто сумел бы проследить за бесконечными изгибами одной монады, мог бы прочитать в ней историю целого мира» (Лункевич, 1960, с. 459). В этой фразе В.В. Лункевич отдаёт должное идее всеобщей причинной взаимозависимости явлений Вселенной, которую высказал Г.В. Лейбниц и которая имеет своим следствием запечатление событий Вселенной во всех её частях. Как вариацию на тему Лейбница можно представить мнение Р. Тома (1970), который любые микроявления, присущие организму, объясняет как соответствие некоторому «глобальному плану» или программе.

О «программе отбора» писал П.П. Сушкин (1922, цит. по: Завадский, Колчинский, 1977), о программе, «содержащейся в теореме отбора» - К.Х. Уоддингтон (1970), о программе эволюции - Р. Лавока (Lavocat, 1961, цит. по: Давиташвили, 1977) и Ж. Барлуа (1970). В связи с изучением клеточных взаимодействий говорится о программировании эволюционных систем (Vidal et al., 1988). Идея динамики эволюционной программы в ходе биологической эволюции на основе «активного программирования» высказана Н.А. Бернштейном (Тринчер, 1965). Более подробное рассмотрение проблемы и разработка идеи программной эволюции будут предприняты далее.

Моя собственная концепция программного филогенеза опубликована в виде краткого изложения (Пучковский, 1984), а само понятие программной биологической эволюции было использовано мною после знакомства с трудом О.М. Балмэна (Bulman, 1933), который вполне недвусмысленно отмежевался в своих эволюционных построениях от идеалистических версий. В моём понимании филогенез является процессом, который осуществляется на основе программы. Эта программа отнюдь не является жёсткой, «предначертанной» или сугубо

внутренней, как её понимают противники идеи программной эволюции. Программа филогенеза будет охарактеризована ниже.

10.2.4. Программа филогенеза

Слово «программа» имеет широкое хождение и довольно многозначно. Весьма полезным его вариантом для теоретической биологии является кибернетическое понимание программы (Ляпунов, Яблонский, 1964). Программа может пониматься как система предписаний, имеющих информационный характер и детерминирующих действия системы, необходимые для достижения ею определённого результата. В моём понимании толкование В.И. Корогодиным (1991) информации близко к таковому программы. Однако понятие информации само по себе порождает массу споров и неопределённости (достаточно вчитаться в труд Эвери, 2006), поэтому я, по возможности, не буду злоупотреблять частым его применением.

Читатель может сравнить понимание программы кибернетиками с пониманием её биологами, например, заглянув в словарь-справочник Н.Ф. Реймерса (1990). Достаточно точного понятия программы, пожалуй, ещё не выработано ни в отношении онтогенеза организмов, ни, тем более, в отношении динамики надвидовых биосистем. Нисколько не лучше положение с программой филогенеза. Однако вполне работающее определение я попытаюсь сформулировать, дополнив его необходимыми объяснениями.

Окружающий нас мир имеет четырёхмерную пространственно-временную организованность (Александров, 1959), на основе которой возникает и изменяется программа филогенеза. **Программа филогенеза (ПФ) есть система филогенетических факторов, детерминирующих движение потоков жизни в ЭПВ.**

ПФ биосистем возникла поначалу как система физико-химических факторов, приведших к возникновению на Земле первичных форм жизни. В этой программе не было иных «предначертаний», чем те, которые может обнаружить в соответствующих объектах химик или физик, и знание которых помогает понять, как возникали в Космосе и на Земле самые

простые органические вещества, потом - более сложные, включая полимеры. **Вместе с появлением жизни и усложнением её организации, ни на шаг не отставая от неё, но и опережая лишь настолько же, насколько причина опережает своё следствие, возникла и усложнялась ПФ**.

Со временем достигнутый уровень ПФ позволил ей детерминировать эволюционное образование клетки, многоклеточных организмов, позвоночных животных и, наконец, человека. Возникновение Человека разумного было детерминированным и неизбежным. Но соответствующие детерминанты появились в ПФ человека лишь как результат всей предшествующей эволюции живой материи. **Программа филогенеза — эволюционирующая система, предписания которой возникают только как закономерный результат предшествующей биологической эволюции.** Забегание вперед, предварение в развитии ПФ невозможно, так же как, например, лишь появление теплокровных животных сделало оправданным формирование термочувствительных органов у паразитов и хищников, как невозможным было бы появление мыслящей плесени.

ПФ включает в себя все факторы филогенеза (глава 7), однако львиную долю в ней составляют селектогены. В ходе биологической эволюции формировались всё новые селектогены, в основном это были биологические новообразования, приобретавшие программное значение. На последнем из известных нам этапов эволюции всё большую роль приобретают антропогенные (антропические) факторы.

ПФ составлена факторами как внешними, так и внутренними для конкретной эволюционирующей биосистемы, в том числе возникающими вновь, и в этом смысле филогенез является как программируемым, так и самопрограммирующимся процессом (Пучковский, 1984). Хотя функционально ПФ удобней рассматривать как внешнее по отношению к эволюционирующей биосистеме, но морфологически (имея в виду строение как живых, так и косных систем) она объединяет внешние и внутренние детерминанты филогенеза.

В организации биосистем есть адаптивные и неадаптивные

ингредиенты, элемент неопределённости дополняют факторы микроэволюции (4.1). Очевидно, что ПФ не является абсолютно жёсткой и не может быть таковой. Реальные биосистемы всегда избыточны относительно их ПФ. Вероятное исключение - ПФ вымирающей биосистемы (13.2).

Рассмотрим несколько примеров, поясняющих наличие ПФ. Широко распространено мнение, в соответствии с которым среда обеспечивает «контекст», последний является причинной основой для взаимоотношений между фенотипом и приспособленностью (Wade, Kalisz, 1990). Таким контекстом явилась Земля, свойства её подсистем и их эволюция (Кэри, 1991; Сорохтин, Ушаков, 1991): эволюция геосфер, формирование и изменение конфигурации материков, площади, глубины и солёности океанов; тектоника литосферных плит, орогенез, оледенения и т. д. Матричный принцип, столь важный для функционирования биосистем макромолекулярного уровня, мог быть унаследован от способности глинистых минералов, достаточно специфическая структура которых строится также на матричной основе (Франк-Каменецкий и др., 1991).

Происхождение вирусов ещё не нашло удовлетворительного объяснения. Однако можно с уверенностью сказать, что вирусы могли стать внутренними паразитами лишь после появления биосистем, которые соответствовали роли хозяев, будь то эукариотная клетка, бактерия или протобионт. Появившись, вирусы, в свою очередь, стали фактором ПФ, сохраняющим своё значение и по сей день. Одна из эволюционных функций вирусов – включение в процесс горизонтального переноса наследственной информации в качестве вектора.

Функциональная бипедия известна для многих наземных позвоночных животных: рептилий, птиц и млекопитающих. Однако у австролопитека (*Australopithecus*), жившего три и более миллионов лет назад (Лавджой, 1989), бипедия явилась одним из программных факторов, приведших к формированию характерных для человека черт организации: развитой социальности, ведущей роли зрения, орудийной деятельности, интеллекта и проч.

В сравнении с концом плейстоцена в голоцене Северного

Урала происходило увеличение количества выпадающих осадков и высоты снежного покрова. В прямом соответствии с этой динамикой произошло удлинение костей конечностей (и увеличение высоконогости) местных песцов (*Alopex lagopus*) и лесных северных оленей (*Rangifer tarandus*) (Кузьмина, 1971).

В ситуациях, подробно рассмотренных И.И. Шмальгаузеном (1968а) и объясняемых им на основе концепции стабилизирующего отбора, можно обнаружить две составные части ПФ. В обсуждаемой эволюционной ситуации условия среды, т. е. внешняя часть ПФ, стабильны. Однако эволюция продолжается, в частности, не останавливаются мутагенез и отбор. В этом проявляет себя уже внутренняя часть ПФ, а её реализация будет означать самоадаптацию биосистемы или коэволюцию подсистем, её составляющих. Впрочем, даже при полной реализации ПФ, включая её внутреннюю часть, процесс эволюции биосистем не остановится. В этой ситуации причиной продолжающейся эволюции будет непрекращающееся действие катастрофогенеза, а стало быть, и ряда других факторов эволюции.

ПФ является причиной (системой причин) направленности эволюции биосистем, а также и естественным результатом этой эволюции. ПФ объединяет в себе внешние и внутренние факторы филогенеза.

10.3. Биологическая эволюция и кибернетика

10.3.1. Кибернетическая модель эволюции

Одним из последствий быстрого развития кибернетики было порождение кибернетического подхода к изучению природных систем, включая и живые системы (Ruyer, 1959; Александрова, 1964; Марков, 1964; Винер, 1968; 2003; Коган и др., 1972), который оказался перспективным в понимании проблем адаптации и эволюции (Шмальгаузен, 1968б; Одум, 1986; Георгиевский, 1989; Ивашов, 1991; Эвери, 2006). Однако со временем учёные осознали, что принцип кибернетического регулирования биосистем был давно известен и понятен (с использованием другой терминологии) учёным, изучавшим живые и социальные системы. Среди них названы имена Ю. Либиха (Свирежев, 1984), Д. Болдуина, Л. Моргана, Р. Гольдшмидта, К.Х. Уоддингтона и И.И. Шмальгаузена

(Goldsmith, 1990b). Есть мнение, что «все теоретические построения в биологии, в сущности, являются предшественниками кибернетического мышления» (Джордж, 1984, с. 32). Возможно, автор данного высказывания и высказался слишком сильно, однако в целом он, видимо, прав.

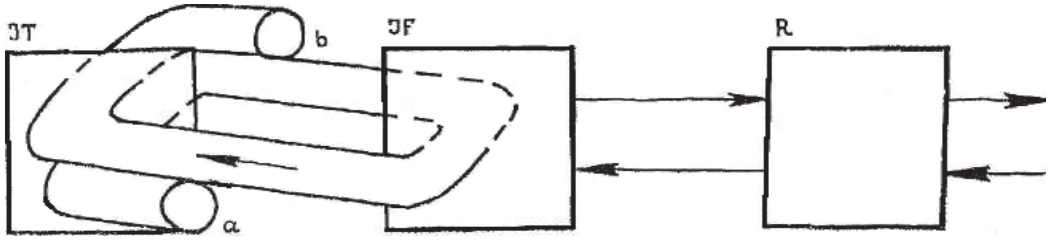

Рис. 3. Кибернетическая блок-схема процесса биологической эволюции: a, b - две генерации популяции; IT - преобразователь информации; IF - фильтр информации; R - регулятор

Поскольку кибернетический принцип регулирования вполне успешно реализован в разнообразных технических устройствах и прошёл многократную проверку в широких масштабах, давно уже нет необходимости для дополнительных его доказательств. Поэтому такое большое значение приобретает использование названного принципа, сфера действия которого весьма обширна и включает в себя проблемы адаптации и эволюции биосистем. Именно при изучении эволюции биосистем возможности экспериментальной проверки гипотез обременены значительными трудностями, а иногда таких возможностей просто нет. Опора на кибернетический принцип регулирования систем, имеющий универсальное значение, позволяет частично компенсировать трудности в изучении эволюции живых систем.

Вариант кибернетической блок-схемы эволюционного процесса (Пучковский, 1984) воспроизведен на рис. 3. Представим себе эволюцию популяции, в которой наследственная информация передаётся от поколения к поколению, каждому из которых на схеме соответствует один виток спирали. Спираль в целом может быть уподоблена каналу информационной связи между поколениями. Движение

информации через преобразователь информации IT соответствует акцептивной фазе биокванта (3.7), в которой процесс репликации ДНК несколько искажается действием мутагенов и перекомбинаций, что приводит к засорению канала связи информационным шумом (Винер, 1958б; Малиновский, 1960). Наследственная информация, засорённая мутациями, поступает (в составе гамет, зигот и онтогенезов) в фильтр информации IF, роль которого исполняет естественный отбор. Фильтр информации действует в соответствии с ПФ, которая локализована на блок-схеме в регуляторе R. На основе имеющейся программы регулятор задаёт адаптивную направленность действию информационного фильтра, который бракует нежизнеспособные подсистемы, сохраняя приспособленные. Регулятор действует на популяцию через прямую связь и фильтр, однако популяция, в свою очередь, оказывает воздействие на регулятор. Это воздействие может быть двояким: изменение организации самой популяции и изменение надсистемы, что означает новообразования и в ПФ.

Нередко высказывается мнение о роли отбора, как фактора, созидающего новую генетическую информацию (6.5). С моей точки зрения, это ещё один пример синтетического понимания отбора и неоправданное расширение трактовки его эволюционной роли (6.3). Именно взаимодействие всех факторов эволюции, в том числе их кибернетических аналогов, обеспечивает формирование структурной информации биосистем. В частности, катастрофогены продуцируют неадаптивную избыточность в организации биосистем, ПФ через регулятор направляет действие информационного фильтра, результатом совместного эволюционного акта является возникновение новой адаптивной части организации. Информация может пониматься коррелятом биологической организации (Винер, 1968; Корогодин, 1991), этому мнению я следую.

Мысль о том, что организмы всегда «извлекают информацию из окружающей среды» (Шмальгаузен, 1968б, с. 219; Камшилов, 1972), я считаю неудачно сформулированной. Можно говорить о поступлении в биосистемы вещества и энергии, при этом соответственно уменьшается их количество

в надсистеме. Обогащение же биосистем информацией не сопровождается информационным обеднением окружающей среды (Пригожин, 1980), здесь уместней говорить об отражении или перекодировании информации окружающей среды (Кастлер, 1967; Седов, 1976; Conrad, 1983). С моей точки зрения, **эволюционирующая биосистема с помощью механизма эволюции отражает информацию ПФ, превращая или перекодируя её в собственную информацию.** При этом информационное содержание ПФ не обедняется: напротив, эволюция, т. е. изменение организации биосистемы, означает соответствующее дополнение в ПФ.

Итак, **ПФ является информационным двойником эволюционирующей биосистемы.** В принципе это её свойство означает некоторую возможность, изучив ПФ, понять организацию любой биосистемы, в том числе и вымершей. Палеонтологи давно занимаются именно этим, осуществляя реконструкцию вымерших организмов, воссоздавая экосистемы прошлых геологических эпох. Ископаемые остатки давно вымерших биосистем, имея большую научную значимость, не могут дать полного представления о соответствующей живой системе. Тем не менее, понятие ПФ может ускорить прогресс науки в понимании биологической эволюции.

10.3.2. Обратные связи

Живые системы способны к саморегуляции (Шмальгаузен, 1968а; 1969), а в более широком смысле биосистемы, как и кибернетические системы, являются саморегулирующимися и управляемыми (10.3.3., Глушков, 1964; Малиновский, 1968; Винер, 1968; Седов, 1976). Именно формирование адаптации означает возникновение замкнутого контура сигнальных связей (8.4), включающих прямую и обратную. Строго говоря, кибернетическая модель эволюции (рис. 3) иллюстрирует как раз адаптивную часть процесса эволюции. Через прямую связь факторы ПФ направляют филогенетический сдвиг биосистемы, через обратную связь происходит регулирующая подстройка воздействия ПФ. «Обратная связь есть метод управления системой путём включения в неё результатов предшествующего выполнения ею своих задач» (Винер, 2003, с. 58).

Совместное функционирование прямой и обратной связей обеспечивает адаптивный характер функционирования и эволюции биосистемы. Известно, что крупные размеры особей дают значительные физиологические выгоды млекопитающим (Шмидт-Ниельсен, 1987), поэтому гигантизм был свойствен многим вымершим зверям, да и среди ныне живущих не представляет редкости. Однако тенденция к увеличению размеров тела имеет ограничения и прежде всего - экологические. Взаимодействие разнонаправленных тенденций всегда имело и имеет место в каждом поколении, этого взаимодействия вполне достаточно для того, чтобы в общей форме объяснить разнообразие в размерах тела современных и вымерших млекопитающих.

Некоторое недоумение вызывает у меня признание многими эволюционистами и экологами двух категорий обратных связей — положительных и отрицательных (Хэммонд, 1961; Шмидт-Ниельсен, 1982; Одум, 1986; Джиллер, 1988; Реймерс, 1990; Гринченко, 2004 и др.). По мнению А.Б. Когана и соавторов (1972, с. 20), отрицательная связь уменьшает влияние «входного воздействия на величину выходного сигнала», положительная, напротив, увеличивает таковое влияние. Цитируемые авторы считают, что ведущая форма естественного отбора являет собой пример действия положительной обратной связи, стабилизирующая - пример отрицательной связи. Своё отношение к «формам» отбора я высказал ранее (6.6). Можно к этому добавить, что идея положительных и отрицательных обратных связей кажется полезной по двум причинам: недооценка научной общественностью идеи программной эволюции и невозможность экспериментально проверить в эволюционных ситуациях обсуждаемую идею.

В реке можно представить наличие течения (прямая связь) и противотечений (обратная связь), однако «отрицательное противотечение» звучит, конечно же, несуразно. В такой же степени мне представляется нелепой мысль об «отрицательной обратной» связи и, в равной степени, утверждение о «положительной обратной» связи. Если представить водохранилище, то для поддержания достаточного уровня воды вполне хватит двух связей: прямой (управляющей) через сток

воды и обратной (регулирующей), которая всегда направлена в сторону противодействия значительным отклонениям от оптимального уровня воды в водохранилище.

С моей точки зрения, **при наличии концепции ПФ отрицательные и положительные обратные связи - излишние сущности**. Общее направление для изменения организации биосистемы задаёт (через прямую сигнальную связь) ПФ, а необходимую подстройку адаптирующей направленности обеспечивает обратная связь. Отбор как один из факторов эволюции (информационный фильтр) при любой конкретной установке ПФ будет элиминировать подсистемы, отклоняющиеся по жизненно важным показателям в любом направлении от заданного состояния. Выжившие подсистемы обеспечат воспроизводство биосистемы в целом. Только в крайнем случае, когда требование ПФ окажется слишком жёстким, обратная связь проявит себя в полной элиминации подсистем и приведёт к вымиранию биосистемы (13.5).

Мое несогласие с выделением среди обратных связей положительных и отрицательных касается лишь эволюционных ситуаций. Относительно других аспектов рассмотрения кибернетических связей я судить не берусь. К примеру, в физиологии и психологии, где, например, «ощущаемое наслаждение вызывает потребность в ещё большем наслаждении» (Фрейд, 1989, с. 176), возможно, названная идея может оказаться вполне полезной. Впрочем, в этом случае описывается процесс самоусиления, для которого возможна своя программная установка.

10.3.3. Регуляция и управление

Некоторое затруднение возникает при использовании понятий о регуляции и управлении, которые в равной степени можно считать кибернетическими и системологическими. Дело в том, что авторы многочисленных трудов не делают попыток разграничить эти понятия, к тому же понимание управления может быть неоднозначным (Ляпунов, 1963; Глушков, 1964; Гродинз, 1966; Аптер, 1970; Новосельцев, 1978 и др.). Подобным образом, не указываются различия между регулятором и управляющим устройством (Шмальгаузен, 1968б; Розен, 1969; Черкасский, 1988 и др.). Для обсуждения программного

филогенеза достаточно условиться, что управляющий блок и регулятор биосистемы совмещены в виде кибернетического регулятора (10.4.3).

Существенное отличие регуляции от управления — наличие в первом случае обратной связи (Либберт, 1982). Если следовать такой точке зрения, то придётся признать, что в живой природе весьма обычны регулируемые процессы, в то время как применимость понятия «управление» в чистом виде к естественным биологическим процессам представляется проблематичной.

Л.Ш. Давиташвили (1969, с. 61), полемизируя с М.С. Гиляровым, делает вывод, что в природе не существует «автоматическая регуляция филогенетических изменений». Напротив, согласно гипотезе Геи (Lovelock, 1987), биосфера представляет собой гигантскую кибернетическую саморегулирующуюся систему, в которой поддерживаются условия, благоприятные для жизни. Регуляция биосистем происходит на всех уровнях жизни – от клеток и особей до экосистем и биосферы (Шмальгаузен, 1961; 1968б; Одум, 1986; Goldsmith, 1990b; Горшков и др., 1999), этой позиции придерживаюсь и я.

По мнению И.И. Шмальгаузена (1961; 1968б; 1969), биологическая регуляция всегда есть саморегуляция, и в этом мнении он не одинок (Хильми, 1966; Goldsmith, 1990b). С этим мнением не согласна Г.П. Короткова, которая считает, что биосистемы всегда лишь относительно саморегулируемы, ибо «они сами попадают под регулирующее влияние макро- и микросистем» (1979, с. 150). Видимо, нуждается в развитии и слишком общее понимание среды или экосистемы как фактора регуляции и управления (Шмальгаузен, 1961; 1969; Ляпунов, 1963; 1984; Камшилов, 1970; 1974). Согласно мнению М.М. Камшилова, например, выделение в среде каких-то особых факторов развития лишено смысла. С таким мнением я не согласен. Возможность действия скрытого регулятора (Аптер, 1970) означает лишь, что он не имеет узкой локализации, но представлен в системе повсюду или очень широко (диффузно). Такого рода регулирующие факторы в природе — не редкость (земное тяготение, свойства газо- или парообразных

ингредиентов атмосферы и т. д.), и они могут быть весьма эффективными.

Итак, адаптивная эволюция происходит при обязательном участии регулирующей системы, которая включает в себя регулятор, а также прямую и обратную связи. Становление в ходе эволюции каждой новой адаптации означает замыкание нового контура регулирующих кибернетических связей. При этом эволюция любой биосистемы является саморегулирующимся процессом в такой же мере, как и регулируемым. Если исследователь ограничивает свои задачи рассмотрением организма, то становление энтосоматических признаков есть саморегулирующийся процесс. Если внимание направлено на эктосоматические признаки, то имеются все основания видеть в эволюции регулируемый процесс, когда регулятор находится за пределами организма. Однако по отношению к надсистеме он, естественно, окажется внутренним. Иначе говоря, регулятор, осуществляющий внешнее регулирование эволюции организма, по отношению к эволюции биоценоза явится уже фактором саморегуляции.

Управление как однонаправленное сигнальное воздействие на объект (жёсткое управление) в природе не может длиться долго, ибо в естественных экосистемах возникнет в той или иной форме ограничивающий эффект. В практике человека имеется множество примеров, когда люди, «управляя» природными процессами, получали результаты весьма плачевного свойства (Дорст, 1968; Яблоков, Остроумов, 1985; Шипунов, 1989; Дольник, 1994; Хански, 2010; Данилкин, 2012 и др.).

Вряд ли правильно говорить в применении к биологической эволюции об управлении вообще (Ляпунов, 1963; Жерихин, Расницын, 1980). Здесь более оправданным является применение такого понятия, как адаптивное управление (Уатт, 1971; Энциклопедия кибернетики, 1975; Реймерс, 1990; Пучковский, 2005в). При этом имеются в виду самонастраивающиеся управляющие системы, в которых управляющее воздействие сопровождается адаптивными (регулирующими) подстройками. **В процессе биологической эволюции преимущественно действуют механизмы адаптивного управления.** В таких системах регулятор и управляющий блок (подсистема)

совмещены.

На мой взгляд, не очень удачна мысль о том, что в экосистемах управляемой подсистемой служит её косная часть, а управляющей - жизнь (Ивашов, 1991). Соответствующее обоснование будет представлено далее (10.4.4).

10.4. Концепция программного филогенеза

10.4.1. Филогенез - программируемый процесс

В этой книге я уже не однажды упоминал о существенном различии явлений микроэволюции и филогенеза. В событиях микроэволюции велика доля случайности (разнонаправленности). Именно в отношении филогенеза есть основания говорить о закономерности, управлении, регуляции и наличии программы. **Филогенез является процессом, который частично программируется системой внешних факторов.** В этом смысле филогенез понимается как эктогенез (9.3, 9.9). Действие внешних факторов ПФ имеет своим следствием развитие и поддержание эктосоматических признаков, включая экоадаптации, явления конвергенции, параллелизма, мимикрии, частично - дивергенции и проч.

Множество примеров конвергенции и параллелизма читатель сможет обнаружить в различных изданиях (Берг, 1922а; 1977; Шмальгаузен, 1969; Вавилов, 1968; Ивановский, 1976; Заварзин, 1986; Татаринов, 1987; Иорданский, 1990; Benton, 1990; Лима-де-Фариа, 1991; Воронцов, 1999; Назаров, 2007 и др.). Традиционно эти понятия рассматриваются в применении к индивидуальному уровню организации, однако некоторые авторы пишут о конвергенции надвидовых систем: флоры и растительности (Ишбирдина, Ишбирдин, 1992), биоценозов (Джиллер, 1988; Левченко, Старобогатов, 1990).

В связи с проблемой происхождения четвероногих (Tetrapoda) Э.И. Воробьева (1989) пишет о неоднократном самостоятельном формировании признаков тетраподности в разных группах кистепёрых рыб (Crossopterygii) и до, и после возникновения первых четвероногих. По этой причине длительное время в девоне на Земле существовал целый спектр экологически сходных полуводных животных, сочетавших в себе черты рыб и четвероногих. Выход позвоночных животных на сушу обеспечивался взаимодействием многих факторов

эволюции: давление жизни «гнало» кистепёрых рыб из воды, наличие свободной экологической ниши позволило осуществиться этому процессу. Был, конечно, и внутренний фактор, позволивший кистепёрым рыбам дать начало амфибиям: соответствующая собственная организация (преадаптации), включающая наличие легких и плавников с собственной мускулатурой (Шмальгаузен, 1964).

Если начать отсчёт формирования ПФ с появления протобионтов, то её внешняя часть включала в себя в этот исторический момент следующие ингредиенты: биополимеры, физико-химические факторы, другие протобионты. Со временем несколько менялись все компоненты внешней части ПФ, но наибольшие изменения происходили в её живой части. Для современной ДНК внешними окажутся факторы всей иерархически организованной биосферы: другие макромолекулы, клетки, организмы, популяции, биоценозы, экосистемы, биосфера. Кроме того, определённое значение сохраняют и физико-химические факторы - планетарные и космические.

В условиях Земли сила тяжести всегда действовала на живые системы, определяя закономерный характер возникновения и поддержания соответствующих организменных адаптаций (Коржуев, 1971). Есть мнение, что с исчезновением из мантии Земли свободного железа примерно 600—500 млн. лет назад кислород перестал им поглощаться и с тех пор накапливается в атмосфере (Сорохтин, Ушаков, 1991). Кислородная атмосфера наложила отпечаток на развитие всех форм жизни, в том числе на животных. Предполагается, что со временем дальнейшее накопление кислорода приведёт к глобальной катастрофе (Там же). Насколько справедливо мнение цитируемых авторов в последнем тезисе, судить трудно. Однако очевидно, что сама роль факторов физико-химической природы продолжает оставаться очень существенной. Напомню хотя бы о знаменитом глобальном потеплении нашего времени.

Вообще разнообразные свойства Земли, обеспечившие её пригодность для зарождения и эволюции жизни, были предопределены многими событиями в предшествующей истории Солнечной системы (Личков, 1965; Поннамперума, 1977;

Раст, 1982; Кэри, 1991; Сорохтин, Ушаков, 1991; Мюррей, Дермотт, 2009): это взрывы сверхновых звёзд, производящие межзвёздное вещество с разнообразием тяжёлых элементов, в том числе металлов; действие солнечного ветра, «выметавшего» из протопланетного облака летучие компоненты на его периферию; оптимальная удалённость Земли от Солнца как источника многобразных излучений; взаимодействие Земли и Протолуны, что повлияло на скорость вращения Земли и наклон её оси; средние размеры планеты Земли, достаточные для удержания собственной атмосферы, наличие по соседству Юпитера, который ограничивает количество столкновений Земли с космическими телами и т. д.

Программным для возникновения жизни на Земле в виде фотобиоса и хемобиоса было наличие двух источников энергии: Солнца и самой планеты, в частности, это продолжающаяся вулканическая деятельность (Раст, 1982). Существенным было влияние минеральных элементов на обилие и соотношение планктонных и бентосных организмов в протерозойской биоте (Schopf, 1989), его значение сохранилось и впоследствии.

Видовое разнообразие и последовательность развития островных сообществ складывается как результат взаимодействия целого ряда факторов (Бигон и др., 1989; Воронов и др., 2002): удалённость и наличие преград для вселения видов-мигрантов; площадь острова, время, случайные причины, разнообразие условий и т. д. К примеру, хищник не может успешно заселить остров раньше, чем потенциальная жертва.

Считается, что эволюция вирусов в наибольшей степени определяется эволюцией и консервативностью клетки-хозяина (Цилинский, Львов, 1977). Появление на арене жизни Земли чрезвычайного по видовому богатству и разнообразию класса насекомых (Insecta) по экологическим последствиям расценивается как возникновение «энтомосферы» (Родендорф, 1970). Насекомые наложили отпечаток на эволюцию многих таксонов, а также биосистем различных уровней организации, в основном (но не только!) через пищевые взаимодействия. Таким образом, насекомые явились новым фактором ПФ для разнообразных биосистем Земли. Актуальность этого фактора эволюции можно обнаружить, обратившись к проблемам

сельскохозяйственной и лесной экологии, селекции животных и растений, охраны природы и проч.

Программными факторами коэволюции можно рассматривать конкурирующие виды. Так, особи симпатрических популяций конкурирующих видов птиц и млекопитающих проявляют более заметные различия в строении и экологии (Schoener, 1965; Iriarte et al., 1990), чем аллопатрические популяции тех же видов. В пределах рода *Sorex* бурозубки экологически близких видов проявляют наименьшую степень совместимости в пространстве (биотопическое распределение) и времени (Пучковский, 1969; 1973; 1989).

Очевидно, что каждой эктосоматической адаптации, которую можно назвать в биосистемах любого уровня организации, соответствует какой-либо селектоген из числа составляющих внешнюю часть ПФ.

10.4.2. Филогенез — самопрограммирующийся процесс

Столь же существенна для эволюции биосистем внутренняя часть ПФ, т. е. система факторов, прежде всего селектогенов, представленных особенностями организации самой эволюционирующей биосистемы. Эти особенности обеспечивают, с одной стороны, определённые потенции для направленности потоков жизни, а с другой - служат запретами, ограничивающими эволюционные возможности биосистемы. Идея внутреннего фактора эволюции, представленного организацией биосистемы, имеет давнюю историю (Завадский, 1973) и нередко высказывалась учеными в более или менее определённой форме (Северцов, 1949; Августинек, 1967; Шмальгаузен, 1969; Gould, 1977a; Волькенштейн, 1984; Кокшайский, 1988; Иорданский, 1990; Назаров, 2007 и др.). Самодетерминирующийся или самопрограммирующийся филогенез может пониматься как автогенетический процесс.

Реализация внутренней части ПФ имеет своим эволюционным следствием внутреннюю комплементарность частей, составляющих биосистему, развитие энтосоматических признаков. В частности, следствием внутренних селектогенов является формирование корреляций в пределах биокванта и их филогенетического воплощения - координаций. Считаю, что

одним из следствий самопрограммирования филогенеза является необратимость эволюции (закон Л. Долло), а также частично им обусловлена дивергенция потоков жизни. В частности, аллопатрическое видообразование (Майр, 1968; 1974), при наличии поначалу сплошного видового ареала, вполне может осуществиться, если действие факторов, интегрирующих генофонд в единую систему, будет превзойдено действием факторов, способствующих дезинтеграции генофонда. Ведущую роль в этой ситуации может сыграть нарастающее расширение ареала, в чём обнаруживает себя внутренний фактор дивергенции. В ещё более явной форме внутренний фактор видообразования и дивергенции представлен в случаях возникновения изоляции на основе полиплоидии, гибридизации либо их сочетания (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Грант, 1980; 1984; Даревский, 1993; Добжанский, 2010).

Принцип самоорганизации, который оказался полезным для понимания организации биосистем разных уровней - от макромолекул до биосферы, можно соотнести с реализацией ПФ. Однако здесь мы вновь можем убедиться в преходящем соотношении внешнего и внутреннего: тенденция к самосборке на каждом уровне организации биосистем превращает внешние отношения во внутренние и воспроизводит соотношение внешнего и внутреннего на новом уровне.

Эволюционное возникновение лигнина повысило механическую прочность растений и обеспечило процветание древесных форм (Лекявичус, 1976), т. е. лигнин явился внутренним селектогеном, во многом обеспечившим эволюционный успех соответствующей жизненной формы растений. По отношению к грибам, успешно освоившим это вещество как благоприятный субстрат и источник питания, лигнин явился внешним селектогеном. Однако собственная черта организации грибов, позволившая им утилизировать лигнин - вещество, весьма стойкое к внешним воздействиям, можно квалифицировать как внутренний селектоген.

Размеры организма могут пониматься учёными как важный направляющий фактор эволюции внутренней природы (Gould, 1977a; Шмидт-Ниельсен, 1987; Фоули, 1990). Мощным фактором

филогенеза животных считается поведение животных (Эрман, Парсонс, 1984; Мантейфель, 1987). Развившийся как результат прогрессивной эволюции головной мозг сам становится «фактором усиления и ускорения видообразования и эволюции» (Стрельников, 1970, с. 344). То же самое можно сказать о различных подсистемах в пределах организма (эволюционное взаимодействие органов) и любых других биосистем. Оазисы жизни, встречающиеся на дне Мирового океана (Лобье, 1990), представляют собой экосистемы, использующие энергию хемосинтеза и насыщенные жизнью. Однако их благополучие, целиком зависящее от поступления флюидов из литосферы в зонах вулканических проявлений, довольно эфемерно ввиду непостоянства поступления флюидов.

Постоянное передвижение на двух или преимущественно на двух ногах свойственно многим вымершим и современным животным из числа наземных позвоночных (10.2.4). Бипедия становится существенным селектогеном внутренней ПФ, накладывая отпечаток на многие черты организации животных - носителей этого признака. Весьма показательны эксперименты, осуществлённые на лабораторных крысах (Фангхэнель, Шумахер, 1981), у которых через 24 часа после рождения ампутировались передние конечности. Крысята были вынуждены передвигаться на задних ногах, вследствие чего вновь возникшая функциональная бипедия вызвала к жизни признаки, характерные для животных, в норме передвигающихся на двух ногах. Изменилась осанка, череп приобрел некоторые черты брахицефалии, увеличился лицевой угол, сократились глубина и высота таза, увеличилась ягодичная мускулатура и т. д.

К внутренним факторам ПФ можно отнести борьбу адаптаций за ресурсы аллелей в пределах организма (Серебровский, 1973) и другие проявления борьбы за существование в пределах биосистем любого уровня. Вообще, рассмотрение очень многих селектогенов, внешних по отношению к конкретной биосистеме, всегда можно расширить до видения надсистемы, для которой данный фактор ПФ явится уже внутренним. В ходе такой логической операции при продвижении по иерархии уровней биосистем количество

внешних селектогенов может быть очень сильно сокращено - останутся лишь те, которые локализованы за пределами биосферы. Впрочем, солнечные лучи, проникшие в биосферу, можно уже считать внутренними факторами. Мы лишний раз убеждаемся в условности выделения внутренних и внешних факторов.

С точки зрения некоторых ученых (Лапо, 1987; Зимов, Чупрыгин, 1992), для понимания функционирования экосистем очень полезна идея К. Линнея о природных «начальниках». Все живые системы управляются таковыми; для растений начальниками являются травоядные животные, для последних - хищные. Это и есть примеры управляющих подсистем, которые по своей массе сравнительно невелики, но оказывают существенное управляющее (и регулирующее) воздействие на биосистемы.

Совокупность энтосоматических признаков биосистемы представляет собой и результат, и причину филогенеза, а **действие внутренних причин придаёт филогенезу характер самопрограммирующегося процесса.**

10.4.3. Кибернетический регулятор и программа филогенеза (ПФ)

Кибернетический регулятор (рис. 3) в ходе эволюции осуществляет адаптивное управление процессом филогенеза, задавая потокам жизни определённую направленность. Регулятор реализует ПФ, которая включает в себя все факторы филогенеза, но среди них наиболее значительна доля селектогенов. Последние подразделяются на две группы - внешние и внутренние. В ходе эволюции ПФ обновляется: добавляются новые селектогены и исчезают старые. Например, вновь образовавшийся гибридный растительный вид может быть лишён амфимиксиса и сможет размножаться с помощью агамоспермии, автогамии либо вегетативно (Грант, 1984).

Каждый новый селектоген порождает новое направление отбора, что в сочетании с действием других факторов эволюции формирует новую адаптацию. Видимо, некоторую долю в ПФ составляют факторы, которые не являются селектогенами. Их наличие можно объяснить существованием неадаптивного компонента эволюции и организации биосистем. Такие факторы

ПФ (наследственность, катастрофогены и избыточность) могут производить следствия, ускользающие от бракующей роли отбора.

Основным источником энергии на поверхности Земли является излучение Солнца, что и стало программным фактором для развития жизни. Среди форм жизни на нашей планете преобладают биосистемы, составляющие фотобиотические сообщества. Фотосинтез, согласно общепринятому мнению, имеет своим следствием насыщение атмосферы кислородом, что предопределило доминирование аэробных организмов в биосфере. Наличие наклона земной оси обусловило сезонность явлений в течение земного года, что явилось, в свою очередь, программным фактором для формирования сезонных адаптаций различных биосистем биосферы, степень выраженности которых возрастает с удалением от экватора. Форма земного шара явилась «предначертанием», определившим неравномерное распределение солнечной энергии на поверхности Земли, а также низкую продуктивность и бедность видами экосистем, расположенных в высоких широтах.

В проблеме образования клетки, видимо, есть основания для существующих разногласий (2.5). Однако несомненно, что тем или иным путём (путем симбиогенеза или компартментализации, либо их сочетанием) клетка должна была возникнуть, что предопределялось всеми предшествующими достижениями биохимической и доклеточной эволюции, каждое из которых явилось программным фактором для последующего этапа филогенеза. Сказанное не следует понимать так, что ПФ клетки уже существовала в законченном виде на заре жизни. Такой программы при зарождении жизни не было, ибо ПФ развивалась теми же темпами, что и управляемый ею филогенез биосистем, завершившийся формированием клетки. ПФ клетки в геологических масштабах времени окончательно сформировалась только с появлением самой клетки. Если постараться выразиться более точно, то ПФ клетки опережала появление клетки ровно настолько, насколько филогенетическая причина опережает филогенетическое следствие.

Рассмотрим некоторые различия между животными и растениями. Первые, питаясь готовым органическим веществом, запрограммированы на подвижный образ жизни. Этим они были просто обречены на развитие органов движения, формирование переднего и заднего отделов тела и двустороннюю симметрию. На этой программной основе столь же обязательным было развитие пищеварительной системы, ротового аппарата, нервной системы, её центральных отделов и т. д. Столь же неизбежным было формирование головного мозга, сложных форм поведения, интеллекта и социальности. Однако этим достижениям эволюции предшествовали многие эволюционные события, из которых наиболее важной была высокая степень насыщенности биосферы разнообразными формами жизни, включая животных: растительноядных, всеядных и хищников.

Растения, питающиеся за счет веществ и энергии, рассеянных в биосфере сравнительно равномерно, столь же определённо были запрограммированы способом питания на прикреплённый образ жизни. На единице площади масса растений всегда в среднем значительно (на порядки величин) превышает таковую животных, и именно животные поедают растения, а не наоборот (о плотоядных растениях см. ниже). Растения, как правило, лишены органов движения, чувств, пищеварения и т. д. На растительной основе не сформировался и, видимо, не сможет сформироваться мозг, равным образом - интеллект, сложные формы поведения и социальность. Разнообразные формы морских Metazoa, вторично перейдя (или имея его первично) к прикреплённому образу жизни, утратили двустороннюю симметрию, напоминая по форме тела растения. В последнем случае вновь очевидным предстаёт программное значение в филогенезе образа жизни: свободного (подвижного) либо прикреплённого.

Насекомые, действительно, - процветающая группа животных. Однако некоторые особенности их организации, в том числе трахейная дыхательная система, жёстко ограничивают размеры, закрыв для этого класса возможность филогенеза в направлении увеличения размеров тела.

У птиц и млекопитающих развитию гомойотермии предшествовало полное разделение большого и малого кругов

кровообращения, что сделало невозможным смешение венозной и артериальной крови. С этим комплексом изменений была связана и редукция одной из дуг аорты, в результате чего птицы сохранили правую дугу аорты, млекопитающие соответственно - левую. Можно констатировать, что разделение венозного и артериального кровотоков было неизбежным достижением в эволюции наземных позвоночных животных, а некоторые различия в деталях изменения организации животных не меняли существа этого универсально полезного новообразования.

«За 150 лет сторонниками номогенеза не найден ни один закон эволюции», - пишет философ Э.И. Колчинский (2002, с. 471). Известный эволюционист Б. Ренш (Rensch, 1960a) полвека назад насчитал свыше 100 эволюционных законов: это законы Г. Менделя, К. Бергмана, Л. Долло и т. д. Соответствующие многим из этих законов закономерности есть следствие работы факторов ПФ, имевших более или менее универсальное значение в биологической эволюции. Вот что пишет о направленном формировании необычного для большинства растений типа питания А.Н. Иванова (2010): «Плотоядность растений возникала у разных таксонов неоднократно и в разное время. Главная причина плотоядности – обитание на бедных почвах (нехватка минерального питания). При этом растения оказываются в местах, где в силу неблагоприятности условий межвидовая конкуренция, видимо, ослаблена. Известно более 600 видов плотоядных растений из 11 семейств». В моём понимании здесь обрисована именно закономерность, т. е. следствие закона направленности фрагмента филогенеза.

10.4.4. Сопряжённый филогенез объектов: биосистем, ПФ, информации и биологического времени

Согласно развиваемой эволюционной концепции, все перечисленные в названии раздела явления возникают, существуют и развиваются в определённой взаимозависимости. Все они также несут в себе общие черты. Видимо, более точное и полное понимание сущности и общих черт организации названных понятий ещё предстоит выработать. Пока же я буду строить последующие рассуждения в соответствии с предположением, что именно информация является общим

понятием и входит в качестве составного элемента в любую биосистему, в ПФ, а также отмеряет биологическое время. Возможно, последнее утверждение потребует дальнейшего уточнения, однако в нём уже обнаруживается определенный резон.

С одной стороны, в канве биологических явлений, последовательность которых и представляет собой биологическое время, появление конкретной биосистемы или признака новой биологической организации может быть успешным лишь на определённом этапе эволюции биосферы или её части. Так, на уровне одноклеточной организации не могло появиться древесных форм растений. Невероятно, чтобы в современной биосфере, при уже имеющемся богатстве и разнообразии клеточных и многоклеточных биосистем, заново возникла клеточная форма организации жизни.

С другой стороны, каждая биосистема собственной организацией строит своё биологическое время, т. е. реализует своеобразный биоквант. Частично, на фоне условий биома или биосферы в целом, организация биосистемы в некоторых пределах ограничивает время собственного существования. Так, в современных условиях развивающейся антропогенной катастрофы многие виды оказываются наиболее уязвимыми и либо уже вымерли, либо находятся на пути к полному вымиранию. Другие, напротив, прекрасно уживаются с человеком и в современную эпоху демонстрируют все признаки биологического прогресса. Я предполагаю, что биологическое время также является частью ПФ или её производным.

Если представить любой пример видообразования, где поначалу единственный вид, став на путь дивергенции, породил три новых вида, то мы можем признать, что ПФ этого потока жизни изменилась в основном за счёт его биологической организации. Уже три вида взаимодействуют в ходе коэволюции, а для сохранившегося старого вида надсистема усложнилась за счет возникновения двух новых видов, как правило, конкурентов. Если вид расширяет свой ареал, проникая в новые биомы, то его ПФ обогащается за счёт действия новых селектогенов и развития соответствующих адаптаций к ним. В процессе филогенеза взаимодействует

тандем «биосистема – ПФ». Морфологически в тандеме значительная часть слита в одном объекте - это организация самой биосистемы. Однако аналитический подход требует рассматривать биосистему и ПФ порознь, ибо функционально они разные во всех своих частях.

По мнению М.М. Камшилова (1972), вид концентрирует в себе информацию, взаимодействуя со средой. Близких взглядов придерживается Дж. Эвери (2006). **В ходе эволюции любая биосистема обогащается структурной информацией в процессе эволюционного взаимодействия с ПФ.**

Даже поверхностное сопоставление ПФ и ЭПВ обнаруживает в них большое сходство. Это не случайно: например, само В-пространство как составная часть ЭПВ есть одновременно и система биологических селектогенов. В целом же ПФ и ЭПВ есть взаимодействующие, взаимообусловливающие и согласованно эволюционирующие системы. В частности, любая биосистема является одновременно частью В-пространства и фрагментом ПФ для других биосистем.

10.4.5. Слагаемые ПФ

Уже было сказано выше, что ПФ имеет информационную природу и в ней есть внутренняя и внешняя части. ПФ включает в себя действие всех факторов филогенеза, но основное её содержание составляют селектогены. Действие селектогенов определяет наличие в ПФ её адаптивной части, но кроме того, ПФ включает в себя элементы случайности, как в организации самой биосистемы, так и во внешней части ПФ.

В научном обиходе информация обычно понимается как явление, сопутствующее любой форме материи, как коррелят организованности и антипод энтропии (Винер, 1958б – 2003; Эйген, Винклер, 1979; Камшилов, 1972; Волькенштейн, 1986; Corliss, 1989; Эткинс, 1987; Banerjee et al., 1989; Хакен, 1993 и др.). Этому пониманию я и следую в своей концепции. Отмечу также, что живым системам свойственна высокая информационная ёмкость (Криволуцкий, Покаржевский,1990; Горшков и др., 2002). Напомню читателю, что речь идёт только о структурной информации, обусловливающей организацию биосистемы и являющейся результатом эволюции. Прижизненные

новообразования информации (адаптивные или неадаптивные), не меняющие организацию биосистемы (и её наследственность), в данном случае не рассматриваются.

Кроме того, живые системы обогащают надсистему в процессе собственной эволюции: организуя среду обитания, формируя систему троп и меток, убежища, ловушки и проч. (Барабаш-Никифоров, 1963; Пажетнов, 1979; Руковский, 1991; Маргалеф, 1992; Пучковский, 2005б и др.). И в этих изменениях – одно из слагаемых ПФ.

Из чего же складывается информационное содержание ПФ любой биосистемы? Это в основном внутренние адаптации, а также адаптации к соответствующим надсистемам, т. е. ПФ столь же иерархична, как и биосфера. Ведь ПФ и является отражением биосферы, точнее — той её (биосферы) части, которая является и была в прошлом актуальной для существования и эволюции конкретной биосистемы. Напомню также, что отбор имеет двоичную природу (6.9), т. е. одному акту отбора соответствует один бит информации. Действие селектогена, способствующего выживанию тёмноокрашенных бабочек, отражается в генофонде популяции повышением доли последних. В своё время неведомый нам селектоген подвёл некую предковую популяцию (или даже несколько популяций в разных местах) рептилий к выбору, и выбор был сделан: для предков птиц в пользу сохранения правой дуги аорты, а для предков млекопитающих - в пользу левой. Результат этого выбора навсегда остался «записанным» в организации птиц и зверей (Шмальгаузен, 1935). Другой выбор в этой же эволюционной ситуации, более важный по своим последствиям, был сделан и птицами, и млекопитающими совершенно однозначно: в пользу гомойотермии.

Сравнительно проще оказалось представить информационное обогащение организации биосистемы (и соответственно ПФ) на молекулярном уровне (Young, 1958; Кастлер, 1967; Аптер, 1970; Gatlin, 1972; Кимура, 1985; Бердников, 1991), на чём основан подсчёт информации в организмах, уточняются филогенетические связи и темпы эволюционных преобразований (Айала, 1986; Северцов, 1987; Яблоков, Юсуфов, 1989; Павлов, Ермолаев, 2010). На данном уровне наиболее

обоснованно допускается действие случайных эффектов эволюции (Кимура, 1985).

Составной характер ПФ можно обозначить следующим образом. Представим модельный многоклеточный организм, который имеет биосистемные адаптации следующих уровней: макромолекулярного (mm), клеточного (c), организменного (i); кроме того, организм должен быть приспособлен как часть популяции (p) и биоценоза (bc). Наряду с этим модельный организм имеет экоадаптации следующих уровней: макромолекулярного (mme), клеточного (ce) и организменного (ie). Каждому уровню адаптации соответствует число H, определяющее количество структурной информации, а также величина h, отражающая случайность в эволюции. Тогда суммарную информацию и элементы случайности, отражённые в организации особи, можно выразить в следующем виде:

$$\Sigma_{H+h} = (H+h)_{mm} + (H+h)_{c} + (H+h)_{i} + (H+h)_{p} + \\ + (H+h)_{bc} + (H+h)_{mme} + (H+h)_{ce} + (H+h)_{ie}.$$

Представленное выражение, надеюсь, сделает разговор о сложности ПФ более определённым и даст новые возможности для полезной дискуссии. Структурная информация организма, как и других биосистем, является копией ПФ. Разумеется, соответствие ПФ и Σ_{H+h} не может быть полным - вспомним об элементе неопределённости (h), который включён в каждое слагаемое. Правильно ли представлен мною этот элемент неопределённости - вопрос, нуждающийся в обсуждении. Одно из отличий состоит в том, что подсчёт информации организма обычно делается для макромолекулярного уровня; в соответствии с моим представлением - это лишь часть структурной информации особи. Напомню, что гипотеза многоуровневого пула информации в биосистеме согласуется с представлениями об иерархии уровней отбора (6.9). Кроме того, достойно обсуждения и наличие элемента случайности, который сопутствует, как я предполагаю, отбору на любом уровне организации и который, видимо, затрудняет решение проблемы эволюционного прогноза. Всё же лучше смотреть правде в глаза и по возможности более точно характеризовать меру нашего незнания и скромность наших возможностей на сегодня.

10.5. Некоторые следствия из программного характера филогенеза

10.5.1. Преходящий гигантизм наземных позвоночных животных

Широкой известностью в биологии пользуется правило Э. Копа (Kope), сформулированное в конце XIX века, в соответствии с которым одно из прогрессивных направлений в эволюции наземных позвоночных животных выражается в увеличении размеров тела. Действительно, филогенетическая тенденция к изменению размеров тела нашла достаточно явное выражение в филогенезе представителей разных таксонов этой группы (Депере, 1921; Kurtèn, 1973; Верещагин, 1979; Симпсон, 1983; Татаринов, 1987; Северцов, 1990; Фоули, 1990 и др.). Со временем начальные размеры особей филума возрастали, достигая иногда гигантских величин, однако впоследствии наступала фаза постепенного вымирания гигантов и измельчания выживших филумов. Такую закономерность можно обнаружить, опираясь на данные палеонтологии, в прошлой истории амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Современные амфибии в сравнении со многими вымершими представителями этого класса имеют мелкие размеры, это же можно сказать о современных наземных рептилиях, сравнив их с мезозойскими рептилиями. Среди вымерших птиц были гиганты массой свыше 500 кг (Feduccia, 1980, цит по: Шмидт-Ниельсен, 1987). Гигантские млекопитающие известны среди многих отрядов и семейств этого класса (Kurtèn, 1973; Симпсон, 1983; Самарский, 1988; Кэрролл, 1993), на что обращал внимание ещё Ч. Дарвин (1935). Из позднего плейстоцена, например, известен грызун размером с носорога (Симпсон, 1983).

Опираясь на значительные материалы по меловым моллюскам (1086 видов!), Д. Яблонский (Jablonski, 1997) сделал вывод, опровергающий, по его мнению, правило Копа. Среди меловых молюсков 27-30 % видов со временем увеличивали размеры, 26-27% мельчали. Правило Копа и вывод его оппонента относятся к сфере филогенетики. Результаты, полученные Яблонским, впечатляют, но в них нет оснований для отказа от правила Копа. Ведь биологические правила имеют статистическое проявление и делят пространство (множество)

биологических явлений со многими другими правилами.

Из истории семейства Медвежьи (Ursidae) известно, что поначалу мелкие формы со временем сменились значительно более крупными, а впоследствии и очень крупными (Kurtèn, 1958-1973; Барышников, 2007). Однако наибольший по размерам медведь (*Arctotherium*), обитавший в Южной Америке, представлен только в отложениях плейстоцена.

Желание объяснить феномен гигантизма породило и разнообразные версии, в числе которых можно назвать идею об эволюционном значении аллометрических зависимостей (Rensch, 1960b; Gould, 1977a), которая, на мой взгляд, детализирует идею об эволюционном значении координаций, но не объясняет ведущих факторов филогенетических тенденций. Ш. Депере (1921) не допускал возможность эволюционного уменьшения размеров тела, а наличие мелких форм слонов, гиппопотамов и прочих наземных позвоночных, преимущественно населявших острова, объяснял сохранением мелких размеров как исходного примитивного признака. Этот автор явно преувеличивал значение «закона увеличения роста в филогенетических ветвях». С.А. Северцов (1951) считал, что измельчание млекопитающих современной фауны можно объяснить процессом «озубления» хищников, что привело к частичной утрате преимуществ большого роста. Иногда гигантизм животных объясняется как гиперморфоз (Шмальгаузен, 1939; 1969; Gould, 1977a), т. е. одно из проявлений узкой специализации, обрекающей их носителей на вымирание. Близкие идеи с позиций ортогенетизма высказал О. Шиндевольф (Schindewolf, 1950).

Менее односторонни высказывания авторов, обнаруживающих в проблеме вымирания и измельчания форм животных взаимодействие целого комплекса причин (Северцов, 1951; Шмальгаузен, 1969; Серебровский, 1973; Kurtèn, 1973; Давиташвили, 1978; Верещагин, Барышников, 1985; Самарский, 1988; Тербор, Уинтер, 1983; Маркова и др., 2008 и др.). Совершенно определённо, что крупные размеры особей могут иметь разнообразные преимущества, но во многом и проигрывают более мелким. Можно констатировать, что фаза гигантизма была представлена в филогенезе всех классов наземных

позвоночных, начиная с амфибий, и она имела преходящий характер, сменяясь вымиранием гигантов и общим измельчанием особей выживших видов, что подтверждается данными по изучению вымирания животных в четвертичном периоде (Соколов, 1986; Сулей, 1989; Фоули, 1990; Кэрролл, 1993; Кожевников, Железнов, 1995; Маркова и др., 2008).

Я склонен считать, что находящийся в фазе филогенетического роста прогрессирующий филум (например, амфибии до появления рептилий или млекопитающие после вымирания динозавров) испытывает, в основном, действие внутренних селектогенов (внутривидовая БЗС по Ч. Дарвину). В такой ситуации именно крупные особи имеют определённые преимущества в энергетике и успешности размножения, в конечном счёте они чаще выживают и оставляют больше потомства. Однако по мере насыщения экосистем разнообразными видами этого же класса или с появлением на арене жизни нового конкурирующего филума, ситуация существенно меняется (Давиташвили, 1969; Симпсон, 1983; Красилов, 1986). Всё большее значение приобретают селектогены межвидового взаимодействия и, прежде всего, межвидовой конкуренции. Существенно меняется действие отбора: в первой фазе доминирующим было действие внутрипопуляционного отбора (единицы отбора - особи или их группы); в фазе филогенетического измельчания преобладало действие межпопуляционного и межвидового отбора. Разумеется, внутрипопуляционный отбор продолжает свое действие, способствуя измельчанию особей популяций и видов (Северцов, 1951; Серебровский, 1973; Верещагин, 1979). Нельзя также полностью исключить проявление филогенетической тенденции к сохранению изначально мелких форм в островных экосистемах (Депере, 1921).

Почему же в фазе обострения межвидовой конкуренции крупные виды чаще проигрывают? Роль пищевого фактора здесь несомненна (Darwin, 1886; Пианка, 1981): в условиях ограниченности пищи крупным особям труднее прокормить себя, так же как и своё потомство. Однако есть другое важное условие, которое придётся учитывать, решая проблему

сохранения биологического разнообразия: это наличие нижнего предела численности популяции, за которым заметно возрастает вероятность вымирания этой биосистемы (Сулей, 1983; 1989; Яблоков, Остроумов, 1985). С позиций программного филогенеза численность популяции соответствует площади сечения канала информационной связи (рис. 3), который не может быть слишком узким. Достаточная пропускная способность канала обеспечивает формирование в популяции (на основе избыточности) новой информации, которая делает возможной адаптивную подстройку к изменениям в надсистеме. Если фиксировать внимание на отборе, то можно отметить, что его действие возможно только при наличии количественного и качественного избытка подсистем в популяции.

Представим себе ситуации с обострением пищевой межвидовой конкуренции по разным причинам: ограниченные размеры морского острова, прогрессирующая инсуляризация экосистем (Уилкокс, 1983; Матанцев, 2004; Марра, Мащенко, 2008), сокращение площади биома под действием наступающего ледника или расширяющихся антропогенных ландшафтов и т. д. Нарастающий дефицит пищи явится новым селектогеном, в ответ на действие которого наиболее вероятны (хотя и не исключительны!) такие следствия: снижение рациона особей за счёт уменьшения их размера, снижение численности особей в популяциях, вымирание части видов-конкурентов. Видимо, возможны все три варианта ответа местной биоты на требование селектогена. Однако они неравноценны. Снижение численности особей в популяциях имеет свой предел, ниже которого опасно возрастает вероятность полного вымирания популяции или вида в целом. Действие межвидового отбора окажется наиболее эффективным, а вымирание крупных видов-конкурентов - наиболее вероятным.

Напомню, что пищевой фактор здесь взаимодействует с кибернетическим. Пищевой дефицит ограничивает численность популяции, а кибернетический фактор (пропускная способность канала сигнальной связи) ставит предел сокращению численности популяции. В невыгодном положении оказываются именно виды с крупными особями. Высказанное объяснение не

противоречит современным трактовкам филогенетического и островного нанизма (Гарутт, 1986; Рэфф, Кофмен, 1986; Грант, 1980; Северцов, 1990; Марра, Мащенко, 2008), несколько дополняя их признанием универсального кибернетического селектогена.

10.5.2. Таксономические признаки

Биологическая систематика представляет собой пример весьма сложной «игры» с множеством особых правил и строгих ограничений (Майр, 1947; 1971; Любищев, 1965; Завадский, 1968; Джеффри, 1980; Павлинов, 1992). Почтенный возраст не освободил эту науку от специфических проблем, которые я, не будучи систематиком, не берусь решать. Однако выделю среди них проблему таксономических признаков, из которых более полезны для целей таксономии, как пишет Э. Майр (1971), консервативные черты организации, а к осторожности учёный призывает в работе с признаками, подверженными параллелизму. В этой связи весьма интересной мне представляется позиция В.С. Кузина (1992), который выделяет в биологической эволюции процесс увеличения разнообразия форм, называя последний процесс «мультимодацией». Я считаю обоснованным различение мультимодации, но не выведение её за пределы процесса биологической эволюции. Суждение Кузина о мультимодации вполне может быть увязано с концепцией программной эволюции. При этом, допускаю, принципиально строгое разграничение задач построения системы и изучения филогении предстанет не столь обязательным, как это понимал А.А. Любищев (1965; 1972), а имеющим временное значение, пока систематика сохраняет черты искусственности.

Среди слагаемых организации любой биосистемы, как уже говорилось выше (9.6, 10.4.5), были названы черты внешних (эктосоматических) и внутренних (энтосоматических) адаптаций, которые на каждом уровне адаптивной организации дополняются случайными, неприспособительными элементами. Адаптивная часть организации через отбор контролируется действием селектогенов, во многом совпадающих для эволюции различных таксонов. Этой части организации соответствуют разнообразные проявления конвергенции и параллелизма,

которые не столь полезны для целей систематики (Майр, 1971). Более существенное значение, особенно в трудных для таксономиста случаях (Степанян, 1983), имеют консервативные признаки, не имеющие столь явного приспособительного значения. Видимо, этому требованию соответствуют энтосоматические признаки, т. е. проявления самоадаптации биосистемы, а также эпифеномены неселективной природы - коррелятивные признаки. Последние возникают как результат действия катастрофогенов и сохраняются механизмами наследственности в составе избыточности биосистемы. Видимо, эти признаки, несущие в себе элемент случайности, наиболее ярко отличают таксон того или иного ранга.

10.5.3. Биологический прогресс

Проблема биологического прогресса (Северцов, 1949; Huxley, 1957; Шредингер, 1972; Шмальгаузен, 1983; Иорданский, 1994; Воронцов, 1999 и др.), требующая обстоятельного отдельного рассмотрения, будет затронута мною лишь в связи с развитием самой концепции ПФ. Обратившись к ЭПВ, ограничу свою задачу только рассмотрением потоков жизни в В-пространстве (2.6). Напомню, что каждый новый элемент биологической организации, как внутренней, так и внешней, для конкретной биосистемы может явиться фактором ПФ этой биосистемы. В этом смысле можно говорить о филогенетическом саморазвитии и одновременно самопрограммировании филогенеза. Каждый уже свершившийся филогенетический сдвиг делает возможным очередной филогенетический сдвиг. С учётом саморазвития и самопрограммирования филогенез может быть направлен в сторону формирования всё новых особенностей организации.

Возникновение на Земле протобионтов и их распространение в местах, пригодных для жизни, сделали невозможным новый акт возникновения жизни в образовавшейся примитивной биосфере: существующие протобионты, разумеется, уже прошли определённый путь развития и легко подавят «ростки» новой жизни, появись они в биосфере. При этом органическое вещество окажется утилизированным протобионтами. Для последних были открыты два пути выживания: сохранив себя в неизменности

или сформировав новую организацию. Неизбежная разнокачественность протобионтов, их количественный избыток и другие факторы эволюции явились причиной некоторого последующего усовершенствования протобионтов. В силу конкуренции это усовершенствование части протобионтов было совершенно неизбежным, иначе говоря, было предопределено уже достигнутым уровнем организации биосферы и её подсистем.

Точно так же появление клеточного уровня организации биосистем явилось фактором ПФ, с неизбежностью направляющим филогенез в сторону дальнейшего усовершенствования клетки, а по мере исчерпания возможностей на этом пути - сделало столь же неизбежным появление многоклеточных организмов. Эту систему рассуждений несложно продолжить и убедиться в неизбежности появления черт всё более высокой биологической организации. **В рамках развиваемой концепции вполне уместно говорить о саморазвитии, самопрограммировании и самоорганизации живых систем**, а также о «неограниченном прогрессе» согласно концепции Дж. Хаксли (Huxley, 1957).

Возникновению жизни на Земле предшествовал **этап химической эволюции**. С появлением протобионтов начался весьма длительный **этап биологической эволюции**, завершившийся выходом на арену жизни человека. Завершение этапа биологической эволюции открыло начало следующему **эволюционному этапу - ноогенеза**.

Выделение трёх этапов означает лишь признание преобладающих эволюционных событий определённого уровня: химическая эволюция продолжается и сейчас, биологическая - тоже, однако их роль всё более подчиняется ноогенезу. С другой стороны, биологическая эволюция могла начаться лишь по достижении материей на Земле определённого химического совершенства. Точно так же ноогенез невозможен без предшествующей биологической эволюции с необходимыми достижениями в области разума и социальности. **Каждый предшествующий этап эволюции систем на поверхности Земли программирует наступление следующего этапа.** Каждый этап имеет своё окончание, но за ним следует другой

этап продолжающейся эволюции, включающий также элементы продолжающейся эволюции предыдущего этапа (этапов). Ноогенез складывается из трёх элементов продолжающейся эволюции: химической, биологической и антропогенной.

Используя возможности современных цифровых технологий, учёные мира готовят математические и имитационные программы, моделирующие виртуальные миры, в которых обитают, воспроизводятся, приспосабливаются, борются за существование и подвергаются эволюции виртуальные «живые системы» (обзоры: Левченко, 1993; Меншуткин, 2003; Эвери, 2006). Родилось и развивается новое направление эволюционной информатики, где формируется свой терминологический аппарат, а результаты нередко обнаруживают многозначительные аналогии с эволюцией живой природы (возникновение паразитизма, симбиоза, альтруизма, полового размножения и проч.), в которых можно различить проявление логики эволюции. Как я полагаю, именно эта логика отражена в понятии «программа филогенеза».

Людей, склонных к восприятию прекрасного и размышлениям, всегда изумляла и приводила в восторг живая природа многими своими качествами: разноообразием, красотой, «совершенством» форм, звуков и красок, «целесообразностью» и «разумностью» организации. Умножение наших знаний о живой природе на всех уровнях её организации лишь добавляет новые основания для восхищения совершенством и разумностью её устройства. В этом – одна из важнейших причин рождения идеи Творца, Вселенского Разума.

В соответствии с концепцией программной эволюции, в Природе и её эволюции было и есть реальное начало, которое задаёт самой эволюции и её результатам черты совершенства, целесообразности и разумности. Это начало – саморазвивающаяся программа филогенеза, свойства которой описаны выше.

10.6. Резюме

Направленность микроэволюционных факторов и результатов их воздействия на подсистемы трактуется как псевдослучайная. Детерминированность и направленность

явлений на уровнях микроэволюции и филогенеза не могут быть вполне совпадающими. Биологическая эволюция частично стохастична, для этого имеются два основания: множественность факторов эволюции и множественность подсистем, составляющих эволюционирующую биосистему и обладающих определённой степенью автономности в существовании и эволюции. Программа филогенеза (ПФ) есть система филогенетических факторов, детерминирующих движение потоков жизни в ЭПВ. **ПФ - это эволюционирующая система, предписания которой возникают только как закономерный результат предшествующей эволюции.** Функционально ПФ рассматривается как внешнее явление по отношению к эволюционирующей биосистеме, однако морфологически ПФ объединяет в себе внешние и внутренние детерминанты филогенеза. ПФ является причиной направленности эволюции биосистем, а также естественным результатом этой эволюции. Эволюционирующая биосистема с помощью механизма эволюции отражает информацию ПФ, превращая или перекодируя её в собственную структурную информацию. ПФ является информационным двойником эволюционирующей биосистемы.

В концепции программного филогенеза деление обратных связей на положительные и отрицательные является ненужным, а сами эти два понятия - примерами излишних сущностей. Эволюция любой биосистемы является саморегулирующимся процессом в такой же мере, как регулируемым и управляемым. Филогенез программируется системой внешних факторов, а также является самопрограммирующимся процессом. В историческом аспекте эволюции программный фактор опережает формирование новой черты организации ровно настолько, насколько филогенетическая причина опережает филогенетическое следствие. В процессе филогенеза взаимодействует тандем: биосистема - ПФ. Любая биосистема обогащается структурной информацией в процессе эволюционного взаимодействия с ПФ. ПФ отражает адаптирующие воздействия биосферы в истории биосистемы, черты внутренней адаптивной организации биосистемы, а также включает неадаптивные элементы организации. ПФ имеет

информационную природу. В проблеме жизнеспособности биосистем важное значение имеет кибернетический фактор. Концепция программной эволюции объясняет неизбежность прогресса в эволюции форм материи, её этапность и относительную финальность этапов, разнообразие, «совершенство» и «разумность» биологической организации.

Глава 11. ПРОБЛЕМА ПРОГНОЗА ЭВОЛЮЦИИ БИОСИСТЕМ

11.1. Возможен ли прогноз биологической эволюции?

11.1.1. Мнения «против»

Возможность эволюционных предсказаний была бы очень привлекательна в силу большой актуальности не только современных или вероятных в недалеком будущем эволюционных ситуаций, но и значительного интереса к проблемам прошлой эволюции: возможны ли другие развязки эволюционных коллизий, какие были альтернативы и как их знание помогает понять современные проблемы? Существование диаметрально противоположных мнений, нередко высказываемых без должной доказательной основы, вполне обычно и в обсуждаемой проблеме. Уверенность в полной невозможности или ничтожно малой эффективности прогноза в области биологической эволюции высказана в научной литературе многократно (Завадский, 1967; Дубинин, 1987; Свирежев, 1987; Моисеев, Поспелов, 1990; Скворцов, 1992, Воронцов, 1999 и др.). Н.Н. Воронцов признаёт ограниченную предсказуемость эволюции (1999, с. 503, 607), а на с. 463 предлагает в качестве 11-го постулата СТЭ своё утверждение: «Эволюция непредсказуема, имеет не направленный к некоей конечной цели, т. е. нефиналистический характер».

Как правило, именно недооценка направленности эволюции, особенно свойственная сторонникам СТЭ (9.1, 10.2), лишает эволюционистов стимула для развития теоретических основ эволюционного прогноза и понимается как одно из наиболее слабых звеньев в дарвиновских концепциях (Татаринов, 1987; Лима-де-Фариа, 1991). Характеризуя в виду мировой эволюционный процесс, Н.Н. Моисеев и И.Г. Поспелов (1990) пишут, что он имеет «непредсказуемый творческий характер». В.И. Корогодин (1991), обращаясь к теме эволюции живых систем, непредвидимость их будущего склонен возвести в особый принцип. Согласно взглядам С.В. Мейена (1990), причиной ничтожной прогностической способности современной эволюционной теории является её слабое развитие. С этим мнением я вполне согласен.

11.1.2. Мнения «за»

Простейший и легко проверяемый пример прогнозирования реакции живой системы любого уровня называет Э.С. Бауэр (2001, с. 71): если биосистему вывести из состояния устойчивого термодинамического неравновесия (что для Г. Спенсера и современного эколога означает равновесие с окружающей средой), в ней очень быстро начнёт работать механизм противоположной направленности.

Представители «недарвиновских» эволюционных концепций, развивающих идеи направленности и закономерного характера эволюционного процесса, нередко оценивают принципиальную возможность эволюционного прогноза положительно (Rensch, 1960; Хозацкий, 1973; Урманцев, 1991). Закон гомологических рядов изменчивости Н.И. Вавилова понимается как пример реальных прогностических возможностей теории изменчивости. Вообще, принципиальная возможность прогнозирования эволюционных ситуаций признается в научной литературе нередко (Slobodkin, 1968; Мауринь, Тардов, 1975; Северцов, 1990; Аллен, Нельсон, 1991; Ишбирдина, Ишбирдин, 1992; Мирзоян, 1992 и др.), хотя не всегда для этого представляются убедительные обоснования. Мнение о больших трудностях на пути к осуществлению эволюционного прогноза (Майр, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Татаринов, 1987) нет оснований оспаривать.

С процитированным выше мнением Н.Н. Моисеева и И.Г. Поспелова (1990) я сопоставлю идею о том, что для прогрессивных живых систем характерно развитие способности предвидения, формирования модели, опережающей события (Анохин, 1968). Биологическое прогнозирование, основанное на избыточности, названо как фундаментальное свойство живых систем (Пучковский, 2000). Этот аспект проблемы нуждается в развитии и обсуждении, однако уже сказанного очевидно для вывода: обозначились разные мнения.

Из обзора литературы следует, что теоретические основы прогнозирования природных процессов заложены и развиваются более заметно в динамической экологии, демографии, климатологии, некоторых разделах географии, природопользования (Хильми, 1966; Будыко, 1981; 1986; Бестужев-

Лада, 1982; Шандала, 1983; Вавилов, 1984; Максимов, Ердаков, 1985; Плотников, 1985; Одум, 1986; Штемпель, 1988; Харуэлл и др., 1988; Реймерс, 1990; Величко, 1992; Капица и др., 1997 и др.) и в смежных разделах науки.

Идеи прогнозирования биологической эволюции находятся в зачаточном состоянии, а имеющееся теоретическое построение (Мауринь, Тардов, 1975; Медников, 1975) не имеет должной опоры в эволюционных концепциях. В то же время мнений авторов, не претендующих на эволюционный прогноз и тем более на развитие теории прогноза, однако по сути своей представляющих примеры более или менее обоснованных предсказаний, в научной литературе можно обнаружить очень много. Так, Л.А. Стрелков (1991), обсуждая эволюционные судьбы организмов в связи с изменчивостью ДНК, предрекает гибель огромного большинства из существующих в настоящее время организмов в случае изменения условий. Вероятно, условия среды обитания изменяются и будут изменяться впредь, а все существующие виды когда-нибудь, действительно, перестанут существовать.

Мнение о принципиальной возможности и необходимости формирования прогностической теории эволюции (Slobodkin, 1968), в частности, ожидаемых последствий от действия на популяции катастрофических и некатастрофических факторов, я вполне поддерживаю, так же как и высказывание А.А. Любищева (1965) о надобности в «воображаемой биологии». Воображаемая биология в виде созидания имитационных моделей виртуального мира и его столь же виртуальной эволюции уже реализована в нескольких вариантах (Эвери, 2006) и, надо полагать, количество таких моделей будет расти. Однако имеющееся на сегодня состояние развития эволюционной теории пока не может явиться достаточной основой для формирования теории эволюционного прогноза. Надеюсь, что развиваемая здесь эволюционная концепция может быть полезной если не в решении, то в некотором позитивном сдвиге в проблеме эволюционного прогноза. Моя ближайшая задача — предоставить читателю возможность иметь суждение об этом.

11.2. Теоретические основы прогноза эволюции биосистем

11.2.1. Понятие прогноза

В соответствии с общепринятым и, видимо, исторически первичным пониманием прогноза и родственных понятий их относят к оценке будущих явлений и процессов, однако используется и понятие ретропрогноза (Мауринь, Тардов, 1975). Я несколько модифицирую понимание прогноза, сопоставив его с методологией познания и, в частности, с моделированием (Пучковский, 1998а). Любое познание означает создание модели познаваемого объекта: логической, математической, кибернетической и т. д. В крайнем варианте исчерпывающей полноты знаний об объекте возможно его копирование как частный случай моделирования. Гораздо чаще модели строятся при дефиците знаний об объекте, этот дефицит может иметь самую различную степень. **Прогноз есть моделирование объекта при дефиците знаний о его организации.**

Возможно, читателю покажется непривычным и бесполезным такое толкование давно знакомого понятия. Посмотрим, однако же, так ли это. Изучая мезозойские кораллы, палеонтологи смогли доказать, что длительность земного года в девонском периоде составляла около 400 суток (Рауп, Стэнли, 1974). Замедление скорости вращения Земли и соответствующее удлинение земных суток были предсказаны в геофизике и астрономии, но фактическое доказательство нашли в палеонтологии. В соответствии с этими знаниями и на той же методологической основе в совершенно равной мере возможен как ретропрогноз, так и собственно прогноз относительно будущего уменьшения числа суток в земном году. При этом ретропрогноз для прошлых периодов и эпох возможен с ограниченной точностью, которая со временем, по мере накопления знаний, в частности по стратиграфии и геохронологии, будет нарастать.

Однако в прогнозе также обязателен элемент случайности, например, представленный некоторой вероятностью катастрофических событий в Солнечной системе и даже за её пределами. С учётом сказанного выше я буду толковать возможность прогноза эволюционных событий, понимая ретропрогноз равным прогнозу во всём, кроме временно́й

характеристики. О сущности прогноза достаточно здраво высказался Ю.А. Урманцев (1988): это знания о том, что должно быть, что может быть и чего быть не может. По аналогии ретропрогноз можно понимать, как знания о том, что должно было произойти, что могло произойти и чего быть не могло. К этому, естественно, очень желательна количественная оценка вероятности эволюционных событий.

Последующие рассуждения означают попытку сформировать на основе представленной эволюционной концепции идейный «скелет» для теории эволюционного прогноза, который можно будет впоследствии дополнить недостающими «костями», а также облечь в математическую «мускулатуру».

11.2.2. Направленная эволюция и прогноз

Представление о направленности эволюции (гл. 9, 10) представляет прежде всего мировоззренческую основу для отношения к эволюционному прогнозу как реально осуществимому. Наличие определённых факторов эволюции, каждый из которых специфически действует на биосистемы, движение потоков жизни в ЭПВ, которое можно выразить некоторой траекторией, разграничение факторов микроэволюции и филогенеза, признание программной природы филогенеза и другие теоретические положения дают принципиальную возможность моделирования потоков жизни для прошлого и будущего. Филогенетическое дерево представляет собой хорошо всем знакомый вариант такого рода моделей. В соответствии с имеющимися возможностями речь здесь идёт о логической модели эволюционной ситуации или о фрагментах такой модели.

Рассмотрение потока жизни в эволюционном пространстве-времени может позволить проведение более определённого анализа прогностических возможностей. Выживание биосистемы, т. е. непрерывность потока жизни, означает его продвижение в ЭПВ вдоль оси T. Изменение ареала или расселение по высоте и глубине отразится в Ph-пространстве. Эволюция в S-пространстве в полной мере представлена у человека, однако определенные достижения в

социальной организации известны у многих животных. Привлечение ЭПВ к проблеме прогноза эволюции в настоящем случае имеет в основном принципиальный характер. Однако с развитием возможностей теории эволюции и теории прогноза, дальнейшим внедрением в научные изыскания цифровых технологий такая процедура станет вполне актуальной.

Например, очень важным и всегда занимательным является вопрос, продолжается ли эволюция человека (Яблоков, Юсуфов, 1989; Фогель, Мотульски, 1990; Алтухов, Шереметьева, 2000; Козлова, 2005). Возможность глобальных катастроф, губительных для человечества, лежит за пределами данного обсуждения. Все те факторы микроэволюции, что признаются в рамках моей концепции, действуют и на современные популяции человека, однако меняется их соотношение. Начну с того, что умножается численность, возрастает доля носителей вредных мутаций, ослабляются барьеры междемовой изоляции, снижается жёсткость отбора, что в целом ведёт к умножению генетической избыточности видовой популяции. При таком состоянии биосистема в целом далека от акцептивной фазы биокванта, а её организация будет сравнительно стабильной. Направленные сдвиги в эволюции биосистем зависят от факторов филогенеза. Каковы же перспективы на этом уровне?

Селектогены, включая биотические и абиотические, существенно снизили своё воздействие на жизнеспособность людей, а новых селектогенов, достаточно мощных, чтобы задать особый вектор отбора, в масштабах биосферы не возникло. Хорошими показателями могут служить прежде всего низкая смертность современных людей и существенно возросшая длительность индивидуальной жизни. По этим причинам также не приходится ожидать значительных изменений в биологической организации человека как вида. Жёсткость отбора понизилась, однако он сохраняет некоторое воздействие на популяции человека, выступая в стабилизующей (в основном) роли. В очень незначительной степени он дополняется искусственным отбором, который не имеет единого направления и поэтому, в лучшем случае, дополняет именно стабилизирующую роль естественного отбора. Продолжающееся давление жизни проявляет себя в

демографическом взрыве населения (Штемпель, 1988; Капица, 2001), в глобальности экологической ниши современного человека. Во многом неблагоприятные изменения в биосфере оказывают некоторое угнетающее воздействие на популяции человека (Дичев, Тарасов, 1976; Эйхлер, 1993; Дольник, 1994; Медоуз и др., 1994; Данилов-Данильян, Лосев, 2000; Бочков, 2002 и др.), рождая глобальные экологические проблемы, в чём выражается сопротивление среды. Однако два названных фактора не смогут повлиять на биологическую организацию человека, ибо их действие на потоки жизни в основном проявляется в Ph-пространстве (2.6).

Некоторые изменения (например метизация, акцелерация, вековой рост и т. д.) в биологии человека, разумеется, происходят и будут происходить в будущем, частично они обусловлены микроэволюционными механизмами, частично - онтогенетическими. Однако в сравнении с продолжающейся эволюцией современных организмов в природе и искусственной эволюцией эти сдвиги несущественны. Напротив, очень динамично совершается эволюция человечества в социальной сфере, она далеко превосходит по своим темпам и значимости биологическую эволюцию, по существу, лишая последнюю актуальности. Более детальные прогнозы в этой сфере не входят в мою задачу.

Итак, пока человек не утратил никаких биологических потенций для биологической эволюции. Однако в пределах Земли в настоящее время не существует причин, которые вывели бы видовую популяцию человека из стабильной фазы и направили бы филогенез этого вида в ином направлении, кроме стабильного. Иначе говоря, наш собственный поток жизни направлен по оси времени, несколько расширяется в физическом пространстве и почти неподвижен в биологическом пространстве ЭПВ. Зато весьма велико продвижение этого потока жизни в социальном пространстве. Если на основе грядущих научных и технологических успехов человек эффективно займётся улучшением своей биологической природы, это будет означать продвижение человеческого потока в В-пространстве. Механизм динамики такой направленности будет антропогенным.

11.2.3. Прогноз микроэволюционных явлений

О принципиальной возможности проведения прогноза будущих изменений организмов на микро- н макроуровнях пишет Л.И. Хозацкий (1973). Напомню, что с обычным толкованием микроэволюции я не согласен (2.1.4) и вижу в ней большое отличие от филогенеза. Существенно другие и возможности прогноза в микроэволюции.

Микроэволюционные события квалифицируются мною как псевдослучайные, в соответствии с этим степень определённости микроэволюционных событий невелика и перспективы прогноза проблематичны. По сути это означало бы возможность проследить эволюционные траектории отдельных подсистем в эволюционирующих биосистемах. При выполнении такой задачи пришлось бы учесть возможное влияние всех факторов микроэволюции. К примеру, будущий результат действия катастрофогенов можно определить лишь в форме экспертных оценок. Наличие избыточности биосистем и дрейф подсистем только умножат неопределённость частных микроэволюционных событий, также придётся учесть взаимодействие нескольких векторов отбора. Всё это приводит к выводу, что **прогноз явлений микроэволюции маловероятен**. Однако я не буду отрицать и вероятную перспективу в решении этой проблемы по мере дальнейшего развития познавательных и технологических возможностей человека.

Поскольку в процессе эволюции признак единичной подсистемы может, в принципе, стать чертой организации многих или даже всех подсистем в следующих генерациях биосистемы, стать достоянием многих таксонов, рассмотрение микроэволюционных событий может быть просто необходимым для понимания истоков филогенетических новообразований. Это означает, что раздельное рассмотрение микроэволюции и филогенеза - не самоцель, а этапы в полном, по возможности, познании процесса эволюции.

11.2.4. Прогноз филогенеза

В моём понимании (2.4) филогенетические сдвиги могут происходить и быть замеченными за немногие поколения подсистем.

Представим для начала, что же отличает возможности прогноза филогенеза от такового микроэволюции. В первом случае рассматривается эволюционная судьба биосистемы в целом как единицы эволюции. Если на биосистему действуют, как допускается в данной концепции (гл. 7), пять факторов филогенеза, то она будет совершать в ЭПВ пять элементарных шагов, из которых составится эволюционная траектория (линия филогенеза) данного потока жизни. Если исследователь захочет проследить и, быть может, предсказать траектории движения в ЭПВ отдельных (или даже всех) подсистем той же биосистемы, то задача, конечно, усложнится. Совершенно очевидно, что в составе биосистемы все её подсистемы будут совершать все те же пять эволюционных движений, что и вся биосистема. Однако к этим движениям добавятся ещё частные движения отдельных биосистем, которые окажутся следствиями действия нескольких микроэволюционных факторов. Соответственно возрастёт сложность частных микроэволюционных траекторий, к тому же их будет несколько или даже много. Осуществимость прогноза выглядит весьма сомнительной.

Прогноз филогенеза представляется более реальным, хотя в полной мере характеризовать будущее состояние конкретного филума при существующем уровне науки мы, как правило, не можем. Однако у нас есть возможность назвать те теоретические составляющие, которые сделают более целенаправленной разработку прогностики в применении к биологической эволюции.

На уровне филогенеза движение потока жизни в ЭПВ складывается как результат взаимодействия давления жизни и сопротивления среды. Аналогом давления жизни является биотический потенциал, который, как и сопротивление среды, поддаётся расчету (Биологический энциклопедический словарь, 1986). Наличие свободной экологической ниши означает слабое место в сопротивляющейся среде, сюда и устремится поток жизни или его ветвь. Наличие других претендентов на эту же экологическую нишу есть также часть сопротивления среды, её биотического компонента.

Представим, что исследователь обнаруживает свободную экологическую нишу, неиспользуемый поток энергии (в

сочетании с материальным носителем) в экосистеме, как то: лишённый бактериальной флоры пищеварительный тракт организма; массивы культурных растений; острова в океане, где до сих пор не было наземных хищников из позвоночных животных; экосистемы, которые под прессом со стороны человека частично или полностью лишились хищников из птиц и млекопитающих; хранимые запасы пищевых продуктов или сырья для их выработки и т. д. В таких ситуациях есть большие основания ожидать, что из соседних экосистем появится биосистема (или даже множество таковых) с тенденцией занять пустующую экологическую нишу и использовать поток энергии и вещества более полно. Степень вероятности этого события будет зависеть от силы изолирующих механизмов. В частности, эта проблема рассматривается в островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967; Бигон и др., 1989). За многие тысячи лет, решая проблему хранения продовольственных запасов, человечество накопило огромный практический опыт борьбы с вредителями, причём этот опыт постоянно множится, в нём открываются всё новые аспекты, ибо претенденты на эти запасы – биосистемы (Соколов, Ильичёв, 1988) со всеми свойственными живым системам потенциями.

Как правило, в не слишком мелких экосистемах бывает достаточное количество потенциальных экологических заместителей. Так, на роль хищника во многих случаях вполне успешно претендует серая крыса (Серая крыса.., 1990), место истреблённого серого волка занимают волкособачьи гибриды или одичавшие собаки (Рябов, 1985). Можно предположить, что бурый медведь успешно заменил бы полярного (*Ursus maritimus*), если бы последний был полностью истреблен человеком. Впрочем, более вероятно лишение естественной среды обитания полярного медведя в процессе развития глобального потепления (Stirling and Parkinson, 2006). Бурый медведь вполне способен обитать в тундре и на морских побережьях, а сахалинские медведи успешно охотятся на нерп и дрейфуют на льдинах по Охотскому морю (Беньковский, 1972).

Существенно неодинаковым может оказаться ближайшее будущее биосистемы в разных фазах биокванта: стабильной и

акцептивной. В состоянии акцептивной фазы любой биосистемы, будь то ДНК, клетка, биоценоз или биосфера в целом, возрастает многозначность возможных будущих состояний. В состоянии прогрессирующей биосферной катастрофы, причиной которой является деятельность человека, очень многие современные биосистемы оказываются именно в акцептивной фазе, нередко весьма вероятным её исходом оказывается вымирание (13.5). Показателями акцептивной фазы для исследователя, проводящего мониторинг биосистемы (в том числе биокосной системы), являются сокращение её ареала, снижение численности, обеднение разнообразия её подсистем, появление свободных экологических ниш, снижение продуктивности экосистем и т. д. Акцептивная фаза грозит переменами в состоянии биосистемы, но перемены могут быть разнообразными: это может быть вымирание, восстановление прежнего состояния, включая биологическое процветание, а также разнообразные варианты эволюционных преобразований в организации биосистемы. Конкретную направленность филогенеза обусловливают другие его факторы - селектогены.

Воздействия селектогенов, обычно работающих не единично, а комплексом из нескольких факторов, в наибольшей мере ответственны за направленность филогенеза, и соответственно очень важен их учёт в прогностической работе человека. Наилучшим образом это можно представить на основе знаний о вымирании биосистем и мозаике изменений, происходящих в экосистемах в историческую эпоху, чему причиной, как правило, оказывается человек (Агаев, 1978; Эрлих, 1983; Одум, 1986; Сулей, 1989; Яншин, Мелуа, 1991; Медоуз и др., 1994, Люри, 1997; Воронцов, 2000 и др.). При этом всегда с большей или меньшей уверенностью можно предполагать наличие естественных факторов, которые также ответственны за конечный результат (13.3).

К примеру, без вмешательства учёных и энтузиастов охраны животных лошадь Пржевальского (*Equus przewalskii*) была обречена на вымирание как конкурент для домашних животных. Именно в проблеме вымирания видов прогнозы могут быть и актуальны, и реально выполнимы (Эрлих, 1983; Ньюэлл, 1986; Сулей, 1989 и др.). По-видимому, возможно

обнаружение научных оснований для проведения прогноза вымирания относительно биосистем других уровней организации. Впрочем, в этой проблеме практика нередко оказывалась намного впереди теории: история охраны природы знает немало примеров успешного управления популяциями и сохранения видов уже в далёком прошлом (Михеев и др., 1987; Красилов, 1992; Марфенин, 2007 и др.).

Как свидетельствуют многочисленные факты по современной эволюции популяций (Меттлер, Грегг, 1972; Солбриг, Солбриг, 1982; Яблоков, 1987; Грант, 1991; Алтухов и др., 2004; Смирнов, 2008 и др.), воздействие химических реагентов, радиации, истребительных мероприятий и т. д. вызывает в природных популяциях организмов самых разных таксонов изменения, которые обычно относят к проявлениям микроэволюции, а я склонен ожидать в них наличие вероятных филогенетических сдвигов. Можно утверждать, что такие приспособительные изменения в популяциях являются правилом, в самой общей форме их можно было предполагать, тем более их можно прогнозировать сейчас, с учётом этого опыта. Конкретные же пути и механизмы приспособительных изменений в разных популяциях могут быть познаны уже на основе достаточно полного знания особенностей вида, на популяции которого направлено воздействие, и природы воздействующего фактора.

Прогнозирование филогенеза должно учитывать скорость, с которой преобразуется организация биосистемы. Этот вопрос обсуждается отдельно (глава 12).

11.2.5. Адаптации и прогноз

Зная закономерности расположения предметов, составляющих систему, исследователь обретает возможность дать прогноз о расположении единичных предметов (подсистем) в конкретной системе. Система может быть сформирована субъектом - таковы разнообразные классификации, созданные человеком. Систематик-биолог, производя определение особи, прогнозирует её положение в системе таксонов. Другая категория - естественные системы, которые человек изучил достаточно хорошо и также получил

возможность прогнозировать положение в ней подсистем. Таковы иерархия системных уровней организации живой природы, филогенетическое дерево и т. д. Исследователь рассчитывает обнаружить соотношение подсистем, сравнивая адаптацию и соответствующий селектоген, коадаптированные биосистемы (например, самца и самку того же вида, паразита и хозяина и т. д.), а также биосистему и её ПФ. Во всех этих случаях проявляет себя универсальный принцип корреляции, введённый в научный обиход Ж. Кювье.

В своё время Ч. Дарвин обнаружил мадагаскарскую орхидею особого вида (*Angraecum sesquipedale*) с нектарником (или шпорцем) длиной 11,5 дюймов! Он предсказал обитание опылителя: бражника с хоботком соответствующей длины, который и был открыт через несколько десятилетий (Пранс, 1991). В данном случае представлен пример биоценотической биосистемной адаптации, имеющей чёткое выражение в строении обоих видов. В определённом смысле любые адаптации можно понимать как «отпечаток» или отражение каких-либо селектогенов. Прогнозирование такого типа - давний предмет занятий палеонтологов, реконструирующих вымершие организмы и экосистемы, в которых они обитали (Современная палеонтология, 1988).

Существо адаптации - это взаимная комплементарность подсистем, составляющих систему. В качестве последней могут быть любого уровня биосистемы или экосистемы. В палеонтологии возможен ретропрогноз адаптации, на основе этого же принципа по известным адаптивным признакам организмов или популяций можно воссоздать ингредиенты физико-химической среды (Рауп, Стэнли, 1974; Современная палеонтология, 1988; Орлов, 1989; Диксон, 1994 и др.). Прогноз на будущее развитие адаптации (например, возникновение или возрастание ядостойкости) может быть вполне обоснованным и вряд ли нуждается в объяснении. Возможен прогноз и в настоящем времени - познание организации целой биосистемы по доступной для изучения её части. Методически он не отличается от того, чем со времён Ж. Кювье занимаются палеонтологи. Прогноз в пространстве – экстраполяция (Винер,

2003), широко используется в разных разделах прикладных исследований.

Если опереться на идею универсальности биокванта, то развитие черт организации, обеспечивающих достаточно чёткую квантованность потока жизни, представляется вполне оправданным. В этой связи поиски, например, генетических или экологических систем, ограничивающих жизнь индивида, могут оказаться достаточно перспективными. Напротив, идея эволюционного старения филумов (броккизм: Давиташвили, 1969; Палеонтология и палеоэкологии, 1995) вряд ли находит рациональное объяснение. Главнейшие адаптация любых живых систем – выживание и размножение. В эволюционном суициде филумов нет необходимости, ибо для вымирания достаточно внешних причин, прежде всего – конкурирующих биосистем (13.5), у которых те же самые главнейшие адаптации, а также катастрофогенов (4.3).

11.2.6. Прогресс и прогноз

Если поначалу говорить о биологическом прогрессе, который можно охарактеризовать как процветание вида или другой биосистемы, то прогнозы в этом аспекте человек практиковал очень давно - с тех самых пор, как он стал человеком, ибо биологическое прогнозирование было свойственно уже всем предкам человека (Пучковский, 2000). Тем более, когда человек стал Великим охотником, а позднее – начал заниматься скотоводством и растениеводством (Фоули, 1990; Люри, 1997; Воронцов, 2001). Проблема выбора объектов для одомашнивания, разведения и хозяйственного использования в общем успешно решалась человеком уже многие тысячелетия тому назад, но её актуальность сохранилась и в наши дни.

Выбор вида животных для одомашнивания, растений для культивирования или внедрение районированного сорта пшеницы в наши дни - всё это своего рода прогнозы, в которых всегда была и есть доля риска. Будет ли достаточно урожайным выбранный сорт, окажется ли экономически оправданной смена культуры на плантации, не лучше ли заняться ранчеводством вместо традиционных форм животноводства? Селекционер прогнозирует будущие результаты своей работы, подбирая

сорта для скрещивания и планируя получение нового сорта, рассчитанного на определённые регионы и на вероятный спрос.

Распахивая вырубку или высаживая ветрозащитные лесные полосы, создавая севооборот или занимаясь разведением сосны, человек формирует искусственные экосистемы и при этом, естественно, прогнозирует, в меру своих возможностей, будущие успехи своей деятельности. Вряд ли можно всегда уподобить научному прогнозу замыслы, результатом которых стали многочисленные случаи интродукции растений и животных мировой биоты, в отдельных случаях приводившие к очень нежелательным последствиям. Однако этот опыт, видимо, не пропал даром, и у специалистов есть основания хорошо подумать, прежде чем продолжить эксперименты по интродукции (Кирис, 1973; 1974; Цилинский, Львов, 1977; Шушкина и др., 1990; Виноградов, 2005; Коропачинский и др., 2011 и др.).

Все, что было до сих пор сказано в этой главе об эволюционном прогнозе, по своим масштабам, значению и объектам рассмотрения очень близко к экологическому прогнозу (Реймерс, 1990). Это вполне естественно, ибо механизм эволюции растворён в экологических явлениях и в значительной мере сам имеет экологическую природу (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шварц, 1980; Воронцов, 1999).

До сих пор я не касался вопроса предсказания значительных изменений в организации биосистем, например, арогенного уровня. Можно ли ожидать в будущем формирование новых арогенезов? Ж. Б. Ламарк (1955, с. 425) считал, что эволюционное появление организмов высокого уровня организации, например предковой формы человека, кладёт предел дальнейшему совершенствованию конкурентных форм. По его мнению, высоко организованные существа препятствуют достижению того же уровня совершенства другими организмами, более просто устроенными.

Я это понимаю таким образом: при наличии биосферы жизнь на Земле вновь образоваться не может (Камшилов, 1970), однако в отсутствие жизни в условиях абиотической среды, примерно соответствующих современным, химическая

эволюция вновь оживилась бы и естественно перешла в биогенез, породив протобионты и продолжая приблизительно тот же путь, который уже прошла биологическая эволюция на Земле за последние примерно 4 млрд. лет. Если предположить глобальную катастрофу космической природы, результатом чего было бы уничтожение наземно-воздушных биосистем и сохранение в основном водных экосистем, сценарий эволюции оказался бы принципиально новым. Однако можно уверенно предполагать, что в считанные десятилетия уже функционировали бы новые наземные экосистемы, в них формировались бы новые биосистемы и новая ПФ.

Для образования какой-либо новой организации нужен предшественник - объект, у которого есть почти вся необходимая организация; она явится внутренней частью ПФ. У этого объекта не должно быть только одной черты организации, той самой, появление которой обсуждается. Кроме того, необходима внешняя часть ПФ - наличие свободной экологической ниши, наличие конкурентов, однако отсутствие среди них слишком могущественных. С моей точки зрения, ожидать в современной биосфере (при сохранении её целостности) возникновение новой арогенной организации нет достаточных оснований. Но по мере углубления катастрофических явлений в биосфере и дальнейшего разрушения её подсистем такие основания, возможно, появятся. Коротко говоря, чем проще окажутся выжившие биосистемы, тем вероятнее арогенезы, которые им предстоит обрести в ходе последующей восстановительной эволюции.

Доказать это весьма общее предположение сейчас невозможно. Однако, если человечество будет спокойно ожидать накопления нужных «доказательств», может получиться так, что убедительность аргументации окажется чересчур сильной и опасной для благополучия человечества,

11.2.7. Неприспособительные элементы организации (НЭО) и прогноз

Ранее я уже обращался к вопросу о роли случайных событий в механизме эволюции (4.1), неадаптивных чертах в организации биосистем (8.9) и случайном элементе в ПФ (10.4),

присутствие которого в виде показателя h предполагается на любом уровне биологической организации. Неадаптивный элемент организации (НЭО) обнаруживает себя во многих известных явлениях, которым соответствуют обобщающие их понятия: относительность адаптации, дрейф подсистем, нейтральная эволюция, корреляции, избыточность биосистем и т. д. В данной главе наиболее важным обстоятельством является то, что НЭО - универсальное понятие, определяемые им явления есть в любой биологической организации и, надо полагать, присутствуют в любых эволюционных процессах. Неизбежность присутствия случайных явлений в биологической эволюции и её результатах обусловлена такими факторами, как избыточность, катастрофогены и дрейф подсистем. Следствием воздействия этих факторов являются поддержание и новообразование НЭО в биосистемах. Другое следствие обозначенных эффектов - обязательное присутствие элемента неопределенности в эволюционных прогнозах, которое обусловлено в данном случае свойствами самих объектов.

11.3. Взгляд в будущее

Необходимость эволюционной прогностики столь же очевидна, как и её отсутствие в удовлетворительно развитом состоянии на текущий момент. Основная причина - недостаточное развитие эволюционной теории.

Можно ожидать, что в ближайшие годы и десятилетия всё большее количество биосистем разных уровней организации окажется в акцептивной фазе. Стало привычным видеть в этом только угрозу вымирания биосистемы. В действительности возможны и другие варианты дальнейшей судьбы для биосистем в акцептивной фазе биокванта (8.9.3). С моей точки зрения, люди должны быть готовыми к тому, чтобы задать филогенезу биосистем, находящихся в акцептивной фазе, полезное для человека направление. Чтобы не упустить такие ситуации, нужна не только разветвлённая система биологического мониторинга, но и готовность к решению задач по управлению филогенезом биосистем. Управляющее и регулирующее вмешательство человека в динамику живых систем будет прогрессировать обязательно. Соответственно будет расти актуальность эволюционных прогнозов, теорию

которых ещё предстоит создать.

Разрушительное воздействие человека на экосистемы, кроме тех последствий, что теперь уже общеизвестны, имеет ещё один аспект значения – происходящее разрушение ПФ. А это может означать иную направленность филогенеза, скорее всего, трудно прогнозируемую. Человек не сможет выжить в разрушенной и маложизнеспособной биосфере; выход, видимо, состоит в нарастающем значении ноогенеза и коэволюции биосферы и техносферы (Вернадский, 1967; 2000; Тимофеев-Ресовский, 1996; Пучковский, 2004 и др.).

Можно также предположить, что в чистом виде прогноз естественной биологической эволюции уже не сможет быть достаточно эффективным, ибо будет нарастать воздействие человека на природу - как его разрушительный аспект (очевидный уже для Ж.Б. Ламарка), так и созидательная деятельность (Риклефс, 1979; Рамад, 1981; Неронов, Лущекина, 2001; Алтухов и др., 2004; Левченко, 2004; Пучковский, Сырых, 2011 и др.). Будет продолжаться прогресс биотехнологии на клеточном и организменном уровнях, но людям придётся также наращивать формирование и поддержание популяций, конструирование и реконструирование биоценозов и экосистем. Сохранить биосферу в прежнем состоянии уже невозможно. Однако поддерживать её в здоровом состоянии, обеспечивая свое благополучие, человечеству придётся. Для этого необходимо сохранение биоразнообразия, избыточности на всех уровнях организации, полноты и насыщенности биоценозов популяциями с разными биоценотическими ролями и многого другого. Биосфера и её подсистемы должны сохранять свойства потоков жизни - продолжать собственную эволюцию (включая самоорганизацию) и сохранять способность к онтогенетическим адаптациям.

11.4. Резюме

Отмечается отсутствие теории эволюционного прогноза, обусловленное слабым развитием эволюционной теории. Прогноз - это моделирование объекта при дефиците знаний о его организации. Элементы прогностической оценки живых систем давно и широко сопутствуют деятельности человека.

Мировоззренческой основой для признания реальности эволюционного прогноза является идея направленности эволюции биосистем.

Возможность прогноза микроэволюционных событий представляется проблематичной. Более реальной выглядит возможность прогноза филогенеза, хотя при существующем состоянии науки прогностические решения не могут быть достаточно полными. Возможно прогнозирование адаптаций и биологического прогресса отдельных биосистем. Неприспособительные элементы организации, сопутствующие всем уровням адаптивной организации биосистем, объективно обусловливают часть неопределённости эволюционных прогнозов. В современных условиях, когда нарастают катастрофические эффекты в биосфере и её подсистемах, человечество должно быть готовым к тому, чтобы придать филогенезу биосистем, находящихся в акцептивиой фазе, полезное для человека направление. Для человека и биосферы перспектива выживания видится в нарастающем значении ноогенеза и коэволюции биосферы и техносферы.

Глава 12. СКОРОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

12.1. Редукционизм и проблема скорости эволюции

Скорость эволюционных изменений биосистем давно интересует учёных, однако обилие литературы, где затрагивается эта тема (Симпсон, 1948; Kurtèn, 1960a; 1960b; Шмальгаузен, 1969; Красилов, 1977; Буко, 1979; Микулинскнй, Полянский, 1983; Рэфф, Кофмен, 1986; Грант, 1991; Пучковский, 1998; Воронцов, 1999; Joyce et al., 2005 и др.), создаёт лишь иллюзию полноты в разработке этой проблемы в рамках эволюционной биологии. Одна из причин видится мною в том, что в учениях об эволюции преобладает редукционистское мировоззрение (Mayr, 1988), в соответствии с которым всё многообразие эволюционных явлений сводится к эволюции популяций и видообразованию (1.2). Такое понимание эволюции не способствует исследованиям других аспектов эволюции и их скоростных показателей. С другой стороны, общая полнота изученности, различная для биосистем разных уровней организации, не позволяет обсуждать эту проблему с одинаковой степенью убедительности. При рассмотрении этой темы мы ещё раз сможем убедиться, что редукционизм как мировоззрение имеет не только определённые достоинства для процесса познания, но и проявляет себя как серьёзный тормоз в становлении эволюционной биологии.

12.2. Многообразие аспектов проблемы скорости эволюции

Предметом ТБЭ являются потоки жизни на Земле, т. е. эволюция биосферы и всех её подсистем, включая самые простые - клетки и макромолекулы. Биосистемы любого уровня организации являются единицами эволюции, т. е. относительно автономны и имеют собственную эволюционную судьбу и скорость эволюции. Последняя может иметь много различных аспектов, некоторые из них я здесь назову. Претендовать на исчерпывающую полноту перечня аспектов скорости эволюции нет оснований, ибо, насколько я знаю, в таком разрезе проблема не анализировалась. Представленная мною версия может пониматься как конспект проблемы, в котором желательны поправки и уточнения.

Собственную скорость имеют потоки жизни разных уровней организации: это соматогенез, демогенез, ценозогенез, биотогенез (Пучковский, 1990), а также цитогенез, экосистемогенез и биосферогенез. Можно обсуждать скорость видообразования и появления других таксонов, а также скорость их вымирания (Буко, 1979; Raup, Sepkosky, 1982; Пучковский, 1998б и др.), скорость распространения жизни в сферах Земли (Руттен, 1973), скорость прогрессивных изменений в организации биосистем, отдельно для арогенных, аллогенных и проч.; скорость эволюционного обогащения биосистемы информацией (Шмальгаузен, 1969; Эвери, 2006) и т. д. Сравнительно часто рассматриваются темпы видообразования, немало накоплено данных о вымирании таксонов. Возможно, окажется полезным показатель скорости обновления биоты: соотношение скорости кладогенеза (таксоногенеза) и скорости вымирания таксонов.

Можно выделить два важных аспекта в эволюции биосистем: становление организации данного уровня и умножение разнообразия биосистем в пределах этого уровня (2.5.2), которым, видимо, соответствуют анагенез и кладогенез в понимании Б. Ренша. Понятие скорости кладогенеза в отношении эволюции популяций, результатом чего является умножение числа видов и других таксонов, весьма привычно для биолога, хотя о разнообразии вариантов индивидуальности (Алеев, 1986) и о результатах диверсификации на уровнях ценозогенеза и экосистемогенеза пока судить труднее ввиду недостаточной разработанности классификации соответствующих биосистем. Ещё более проблематично определение скорости анагенезов на каждом из этих уровней организации. Возможно, обозначенная проблема не покажется сложной кому-то из читателей.

12.3. Скорость микроэволюции и филогенеза

12.3.1. Скорость микроэволюции

Последовательное прочтение глав книги уже могло убедить читателя в моём намерении доказать, что микроэволюция и филогенез - разные составные части эволюционного процесса, направление которых может

совпадать лишь частично. В соответствии с этой позицией я считаю, что скорость микроэволюции и филогенеза - разные показатели, между которыми, конечно же, есть определённая причинно-следственная связь.

Поясню это аналогиями. Скорость вращения головки винта и скорость поступательного движения всего винта, несомненно, различны. Подобным образом, скорость движения рук идущего или бегущего человека не является в полной мере скоростью движения человеческого тела в целом. Наконец, если ограничиться рассмотрением лишь двух движений - Земли вокруг Солнца и Луны вокруг Земли, придётся констатировать, что траектория и скорость движения Луны в Солнечной системе иная, чем таковые Земли. Все эти случаи понятны как проявления принципа относительности движения, который вполне действен в ЭПВ. Биологическое время, отмеряемое микроэволюционными и филогенетическими событиями, не совпадает (10.4), ибо это время разных биосистем. Соответственно и скорости эволюции на этих разных уровнях неодинаковы и в массе не могут быть равными.

Скорость микроэволюционных событий зависит от частоты смены поколений, мощности катастрофогена, обилия подсистем, подвергающихся действию катастрофогенов и отбора, интенсивности отбора (Дубинин, Глембоцкий, 1967; Шмальгаузен, 1968а; 1969; Оно, 1973; Dobzhansky et al., 1977; Буко, 1979; Грант, 1980; Жерихин, 1987; Алтухов, 1989; Фолсом, 1991; Берг, 1993 и др.). Однако направление отбора и его интенсивность задаются факторами филогенеза - селектогенами (7.3). В научной литературе уже высказано мнение, что скорость эволюции далеко не всегда прямо зависит от микроэволюционных факторов (Симпсон, 1948; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Грант, 1980; 1991; Жерихин, 1987; Лима-де-Фариа, 1991; Родин, 1991), включая и естественный отбор. Впрочем, К.А. Куркин (1976) считает, что у растений скорость эволюции прямо зависит от скорости смены поколений: эволюция травянистых форм идёт быстрее, чем древесных, а среди травянистых однолетники эволюционируют быстрее, чем многолетники.

В пределах развиваемой концепции можно сказать, что

скорость микроэволюционных событий обычно не имеет прямой связи со скоростью филогенеза. Например, действие факторов микроэволюции и скорость микроэволюционных эффектов могут быть значительными, однако при стабильности селектогенов продвижение популяции в эволюционном пространстве не обнаружится, и скорость филогенеза окажется нулевой. Оговорюсь: если рассматривать ЭПВ в целом, то скорость филогенеза потока жизни не будет равна нулю - движение вдоль оси времени продолжится.

Подобным образом быстро возрастающее обилие заносных видов растений не означает адекватно быстрого филогенеза местных биоценозов, т. к. проникновению видов-вселенцев могут препятствовать механизмы конкуренции и сопротивления среды. **Скорость микроэволюции в основном отражает потенциальные возможности биосистемы для микроэволюционной адаптации к надсистеме**.

12.3.2. Скорость филогенеза

Направленность филогенеза определяется действием соответствующих факторов и совпадает лишь с частью направлений микроэволюционных явлений - тех, которые успешно прошли через фильтр отбора. Обычно имеющиеся данные о скорости эволюции относятся именно к области филогенеза, хотя сам автор этих данных может оценивать их по-иному. Например, Б. Куртéн (Kurtèn, 1957) трактует свои результаты как показатели скорости действия естественного отбора. Я же в них вижу оценку скорости филогенеза, ибо конкретные материалы - морфологические и демографические, и исследователь получил некоторые данные о скорости изменения соответствующих признаков. Однако возможностью оценить скорость отбора Куртéн не располагал.

В.В. Жерихин (1987) обратил внимание на то, что по палеонтологическим данным реальная скорость видообразования у насекомых значительно ниже потенциальной и что средний возраст современных видов 5-6 млн. лет. Исследователь считает, что скорость видообразования направляется и контролируется биоценотическими системами, а те потенциальные возможности популяций насекомых (большая изменчивость, интенсивность размножения, быстрая

сменяемость поколений, образование изолятов) могли бы, видимо, обеспечить и более высокие темпы эволюции.

Данные о скорости филогенеза на уровне макромолекул, особей и популяций довольно богаты, но пока их почти нет для обсуждения скорости ценозогенеза и экосистемогенеза. Скорость филогенеза биосферы, который на основе самоорганизации пришел к уровню ноогенеза, можно оценить в целом как итог процесса длительностью в 4 млрд. лет.

Микроэволюционные возможности биосистемы определяют верхний предел той скорости, которую может обеспечить биосистема. Однако **скорость филогенеза определяется факторами филогенеза, включая внешние и внутренние.** Если скорость, задаваемая факторами филогенеза, превосходит скоростные возможности биосистемы для микроэволюционного приспособления, то биосистема обречена на вымирание (сообщение Г. Симпсона, цит. по: Яблоков-Хизорян, 1990).

12.3.3. Скорость и факторы филогенеза

Показательный пример упрощённого понимания процесса эволюции можно видеть в высказывании А.К. Скворцова (1992), который пишет: «Чем больше возникает мутаций, тем интенсивнее работает отбор - тем быстрее идёт эволюция». Очевидно, что нарастание интенсивности мутагенеза, уравновешиваемое отбором прежней направленности и жёсткости, будет означать лишь эволюционный «бег на месте», т. е. отсутствие филогенетических сдвигов. Точно такой же эффект даст взаимное уравновешивание двух векторов отбора. И всего лишь возникновение эффективной изоляции между двумя частями прежде единой популяции инициирует накопление генетического своеобразия в зародившихся автономных популяциях. Если к этому добавится действие различных векторов отбора, детерминируемое разными селектогенами, филогенетические различия будут накапливаться быстрее.

Скорость филогенеза, так же как и его направление, задаётся факторами филогенеза. Важное место среди них занимают селектогены, скорость изменения которых вызывает соответствующие по скорости эволюционные события. По

мнению И.И. Шмальгаузена (1968а; 1969), скорость эволюции определяют различные экологические факторы, среди них можно выделить селектогены и сопротивление среды, в том числе наличие (отсутствие) свободных экологических ниш. Другие авторы также считают, что на скорость филогенеза могут оказать влияние экологические факторы, включая конкуренцию со стороны экологически близких видов (Давиташвили, 1969; 1978; Буко, 1979; Красилов, 1986).

Б. Куртéн (1960b) на палеонтологическом материале из Венгрии по Gricetidae и горностаю (*Mustela palerminea*) установил, что длина зубного ряда у этих млекопитающих изменялась в плейстоцене в близком соответствии с динамикой климата. Хомяки имели минимальный размер в тёплые периоды, максимальный - в холодные; напротив, горностай был относительно крупнее в тёплые периоды, мельче - в холодные. В этой ситуации скорость морфологической эволюции была синхронна со скоростью динамики климатического показателя, но направленность трендов была противоположной.

Однако далеко не всегда есть возможность уверенно назвать конкретный фактор (факторы), определяющий скорость филогенеза. Широко известно учение об очагах происхождения культурных растений Н.И. Вавилова (1987). Эти очаги приурочены к горным и предгорным ландшафтам, расположенным в тропических и субтропических широтах Старого и Нового Света. Была предпринята попытка объяснить наличие очагов интенсивного видообразования и центров происхождения культурных растений повышенной радиоактивностью среды (Неручев, 1992). Версия интересна, однако я вижу возможность предложить другую, на мой взгляд, лучше обоснованную.

Напомню, что микроэволюционные события, в том числе результат действия катастрофогенов, включая действие радиации, псевдослучайны. Более оправданы поиски ответа на обсуждаемый вопрос в сфере действия факторов филогенеза, которые составляют ПФ. Расположение в низких широтах обеспечивает высокий уровень энергетического обеспечения и как следствие, общее богатство жизни (Darwin, 1886; Дарвин,

1935; Риклефс, 1989; Лопатин, 1989; Воронов и др., 2002 и др.). Разнообразие условий в горах и предгорьях обеспечивает соответствующее видовое богатство и разнообразие форм жизни - экологическое и таксономическое. Этим же районам, как правило, сопутствует повышенный фон радиации. Последнее обстоятельство не есть причина богатства жизни, а является следствием тех же причин (выраженность рельефа, горные изверженные породы), что и разнообразие форм жизни.

Катастрофические события в биосфере инициируют переход биоквантов в акцептивную фазу, что обеспечивает геологически быстрое обновление состава биоты: вымирание части биосистем, освобождение экологических ниш, повышенную изменчивость выживших биосистем, ослабление конкуренции, квантовое видообразование и прочие проявления возросшей скорости эволюции (4.3). Напротив, стабильное состояние надсистемы обеспечивает постоянство подсистем в её составе (Симпсон, 1948; Шмальгаузен, 1968а; 1969; Stanley, 1975; Жерихин, 1978; Грант, 1980; Назаров, 1991). Напомню, что филогенетическая стабильность совсем не означает прекращения микроэволюционных процессов достаточной интенсивности.

Проявление факторов филогенеза можно обнаружить в примерах молекулярной биологии. Скорость замены «некодирующих» позиций в макромолекулах примерно на порядок выше, чем скорость замены «кодирующих» позиций (Родин, 1991). Можно предположить, что высокое постоянство кодирующих позиций обеспечивается отбором, который, в свою очередь, направляется соответствующими селектогенами. Эпидемиологи установили, что в наше время ускоряются темпы эволюции микроорганизмов - возбудителей инфекционных болезней (Черкасский, 1988; Гратц, 2005), причиной ускорения в общей форме называются социальные изменения.

Согласно взглядам И.И. Шмальгаузена (1969), темпы филогенеза организмов, занимающих вершины трофических пирамид, относительно выше, чем у организмов, расположенных в основании пирамид.

12.4. Скорость потоков жизни на разных уровнях организации

12.4.1. Скорость цитогенеза

В тесной связи с прогрессом знаний в области изучения механизма и темпов эволюции макромолекул и субклеточных структур возникла идея «молекулярных часов» (Оно, 1973; Кимура, 1985; Грант, 1991; Альбертс и др., 1994; Russo et al., 1995; Воронцов, 1999), которая уже нашла освещение в сводках и учебниках (Рубайлова, 1981; Айала, 1986; Северцов, 1987; Яблоков, Юсуфов, 1989; 2004; Назаров, 2007 и др.). Считается, что скорость замены генов ограничена, в соответствии с исследованиями Дж. Холдена, лишь единицами генов за 100 поколений. Однако в действительности есть немало примеров более быстрой молекулярной эволюции (Грант, 1991; Родин, 1991), что пока не имеет удовлетворительного объяснения. Возможно, что в повышенной (в сравнении с выводами Холдена) скорости молекулярной эволюции повинен дрейф генов (Там же). Дрейф генов может увеличить разнообразие, но не может умножить количество генетической информации (4.5), поэтому эволюция на основе отбора и изменения в макромолекулах на основе дрейфа неравнозначны. Очевидно, что скорости адаптивных (контролируемых отбором) и случайных изменений в ДНК различны и должны оцениваться порознь.

Видимо, покрытосеменные растения имеют сравнительно низкие темпы молекулярной эволюции, по предварительным данным, они составляют одну нуклеотидную замену в течение 7 млн. лет (Martin, Dowd, 1988). Для лососёвых рыб показано, что скорость эволюции митохондриалыюй ДНК в среднем составляет 0,5— 0,75 % нуклеотидных замен за 1 млн. лет (Шедько, 1991). Сравнительно-геномные исследования внесли много нового в понимание эволюции генетических систем (Колчанов и др., 2010). Появились теоретические основания существенно пересмотреть представления о строгой монофилии ряда таксонов; в то же время были выявлены сравнительно консервативные и, напротив, быстро и адаптивно эволюционирующие группы генов в геномах представителей разных таксонов.

Среди вирусов эволюция может быть относительно более быстрой: за 10 лет у вируса геморрагического коньюнктивита может обновиться 4% оснований генома (Жданов, 1988). Вирус омской геморрагической лихорадки возник в результате эволюции местного (лесостепь Западной Сибири) вируса клещевого энцефалита, которая была, видимо, спровоцирована акклиматизацией ондатры (*Ondatra zibethica*) в 30-е годы XX века (Цилинский, Львов, 1977). Циркулируя в популяциях ондатры, вирус приобрёл черты новой вирулентности, в том числе патогенность для человека. Завоз ондатры явился фактором-селектогеном, имевшим очень неприятные последствия для человека.

В качестве единицы эволюционного времени было предложено время, необходимое для 1% дивергенции по изучаемому белку (Кимура, 1985; Рэфф, Кофмен, 1986). Для разных белков это время варьируется от 1,1 до 20 миллионов лет.

Материалами о скорости преобразования клеточных органоидов и собственно филогенеза клетки я не располагаю, хотя в литературе они, возможно, имеются. С учётом мелких размеров и частой смены поколений представляется объяснимым большой выигрыш в скорости эволюции микроорганизмов (Дяченко и др., 1980; Черкасский, 1988; Фолсом, 1991).

12.4.2. Скорость соматогенеза

Под соматогенезом понимается эволюция индивидуального уровня. Скорость эволюции морфологических признаков организма Дж. Холден (цит. по: Паавер, 1965) предложил измерять в «дарвинах»: одному дарвину соответствует изменение размера изучаемого признака на 0,1 % за 1000 лет. Однако полученных данных сравнительно немного (Рэфф, Кофмен, 1986).

Заметные изменения в морфологических показателях особей, представляющих самые различные таксоны, могут происходить за века и десятилетия (Агаев, 1978; Шварц, 1980; Чесноков, 1989). Например, расширение ареала койота (*Canis latrans*) в XX веке на север и северо-запад Северной Америки (Thurber, Peterson, 1991) сопряжено с явным увеличением массы

тела. Вероятные причины этого феномена обсуждаются, но ещё не нашли удовлетворительного объяснения.

Описано много примеров готовности популяций различных таксонов за немногие годы приспосабливаться к воздействию ядохимикатов и лечебных препаратов (Тишлер, 1971; Яблоков, Юсуфов, 1989; Эйхлер, 1993; Алтухов и др., 2004 и др.). Однако эти быстрые эволюционные сдвиги на уровне популяций сопряжены и с изменениями в организации особей: в их морфологии, физиологии, поведении и других фенотипических признаках, а также в генотипе. Известны примеры быстрого (за годы и десятилетия) перехода птиц различных отрядов (Попугаеобразные, Воробьинообразные, Дятлообразные, Чайкообразные) к хищничеству, что я понимаю как проявление избыточности их организации. При этом, возможно, не всегда требуется участие отбора.

Известно значительное ускорение эволюционных изменений в строении организмов под влиянием доместикации (Darwin, 1886; Дарвин, 1928; Берг, 1922а; 1977; Боголюбский, 1959; Беляев, 1981 и др.), которое оказывается особенно значительным в результате применения направленной селекции и затрагивает разные уровни организации: макромолекулярный, клеточный, организменный и даже популяционный. Новые штаммы вирусов и бактерий, сорта растений и породы животных создаются за десятки лет и за немногие годы, а степень их морфологического и вообще фенотипического своеобразия может значительно превышать различия между видами и родами. Даже в отсутствие направленной селекционной работы лошади Пржевальского за 10-12 поколений приобрели заметные фенотипические отличия, в частности утратили страх к человеку, способность самостоятельно добывать корм и защищаться от хищников (Орлов и др., 1990).

12.4.3. Скорость демогенеза

Сравнительно много данных собрано биологами о скорости видообразования и вымирания видов и других таксонов (Симпсон, 1948; 1983; Kurtèn, 1958-1973; Майр, 1968; 1974; Шмальгаузен, 1969; Грант, 1980-1991; Саблина, Яблоков, 1985; Татаринов, 1987; Joyce et al., 2005 и др.). На прибалтийских территориях в голоцене для образования новых видов

млекопитающих требовалось от 5 до 15 тыс. лет (Паавер, 1965). На Гавайских островах удалось доказать формирование пяти новых видов бабочек р. *Omiodes* за время не более 800 лет, прошедшее после завоза туда человеком бананов (Дажо, 1975). Среди современных видов насекомых средний возраст составляет 5 - 6 миллионов лет (Жерихин, 1978), однако предполагается, что их формирование могло занять значительно меньшее время. Среди раннеэоценовых млекопитающих (Condylarthra) скорость эволюции составила образование 1,5-3 видов за 1 миллион лет (Рэфф, Кофмен, 1986), близкой она была у головоногих моллюсков, зато медленнее формировались виды двустворчатых моллюсков - в среднем 0,3—0,7 вида за 1 миллион лет. Скорость филогенеза аммонитов составила 1 - 2 вида за такое же время.

Скорость эволюции популяций возрастает среди таксонов с малыми размерами популяций, в меньшей мере она зависит от разнообразия условий и от конкуренции (Буко, 1979). Примеры скорости филогенеза при образовании новых видов и подвидов читатель может обнаружить во многих сводках (Агаев, 1978; Шмальгаузен, 1969; 1983; Грант, 1984; Красилов, 1986; Рэфф, Кофмен, 1986; Северцов, 1987; Татаринов, 1987; Современная палеонтология, 1988; Яблоков, Юсуфов, 1989; Назаров, 1991; 2007 и др.).

12.4.4. Скорость эволюции надвидовых биосистем

Видимо, пока определение скоростей эволюции биоценозов, экосистем и биосферы в целом представляет собой более сложную проблему. Ещё предстоит выработать критерии для определения скорости эволюции систем столь высокой сложности. Более определённо в некоторых случаях можно судить только о времени, которое понадобилось для становления биосистемы в целом. Для достижения современного состояния биосферы потребовалось почти 4 миллиарда лет (Соколов, 1981; Вернадский, 1989; Маргалеф, 1992). Наземная биота сложилась примерно за полмиллиарда лет.

Своеобразие надвидовых биосистем состоит в том, что в них очень трудно отличить экологические сукцессии, соответствующие биоквантам (по Жерихину, 2003 –

онтогенезам), от эволюционных сукцессий. Именно последние, которые В.Н. Сукачев (1972) назвал филоценогенезом, соответствуют филогенезу биосистем данного уровня организации. Филоценогенезы могут быть выражены за десятки, сотни, тысячи и даже миллионы лет (Реймерс, 1991). Пока обсуждение скорости филоценогенеза вызывает значительные трудности.

Легче поддаются прочтению данные, полученные при изучении эволюции островных экосистем (Mac-Arthur, Wilson, 1967; Бигон и др., 1989), которая проявила себя в изменении видового состава. Так, скорость вымирания видов, составляющих островную экосистему, связана обратной зависимостью с увеличением насыщенности экосистемы видами. Подсчитано, что за последние 20 тыс. лет в Вест-Индии скорость иммиграции млекопитающих составила от 1 до 2 видов за 800 лет, в то же время скорость вымирания составляла 1 вид за 267 лет, а с появлением здесь человека — 1 вид за 122 года (Morgan, Woods, 1986). Широкое распространение в масштабах планеты приобрела интродукция видов и их комплексов, осуществляемая человеком стихийно или целенаправленно (Акклиматизация животных в СССР, 1963; Кирис, 1973; 1974; Соколов, 1986; Бигон и др., 1989; Шушкина, 1990). Этот процесс можно считать важным элементом современной эволюции экосистем (Шварц, 1963; 1989; Тимофеев-Ресовский, 1988; Зимов, Чупрыгин, 1992), и, видимо, он во многом ускорил её темпы. Интересный пример, уже упоминавшийся выше (6.6), быстрого изменения видового богатства экосистемы в Аскании-Нова приводит Н.Н. Семёнов (1988).

Проблема скорости эволюционных процессов отнюдь не упрощается в связи с множеством фактов, которые вполне определённо могут интерпретироваться как примеры градуальной эволюции, и примерно столь же впечатляющим множеством фактов, которые подтверждают эволюционные возможности катастрофогенеза и сальтаций. Возможно, в данном случае справедливо мнение А.С. Северцова (1987) о том, что наиболее общая характеристика темпов эволюции - их неравномерность и непостоянство. Мои же выводы в данном случае таковы: **скорость эволюции биосистем разных**

уровней организации разнообразна; скорость микроэволюции и скорость филогенеза суть принципиально разные понятия.

12.5. Резюме

Проблема скорости эволюции имеет много аспектов, часть из которых ещё предстоит развивать. Скорость микроэволюции отражает в основном потенциальные возможности биосистемы для микроэволюцион-ной адаптации к надсистеме. Утверждается, что скорость микроэволюции и скорость филогенеза есть принципиально разные понятия. Скорость филогенеза определяется факторами филогенеза, включая внешние и внутренние. Скорость потоков жизни на разных уровнях организации своеобразна, однако полнота изученности её пока недостаточна.

Глава 13. ВЫМИРАНИЕ БИОСИСТЕМ

13.1. Проблема вымирания

Вымирание биосистем как проблема, в которой есть обширный ретроспективный аспект, изучаемый палеонтологией, а также не менее интересный, но и весьма актуальный неонтологический аспект, породивший широкий интерес к вопросам охраны природы, волнует учёных уже длительное время. Литература по этой проблематике огромна, для начала я сошлюсь на наиболее доступные обзоры (Северцов, 1951; Габуния, 1969; 1976; Давиташвили, 1969; 1978; Рауп, Стэнли, 1974; Верещагин, 1979; 1981; Алексеев, 1986; Берггрен и др., 1986; Соколов, 1986; Татаринов, 1988; Шмальгаузен, 1969; 1983; Грант, 1991; Диксон, 1994; Бараш, 2011 и др.). Ж.Б. Ламарк не признавал вымирания видов, что соответствовало его эволюционным воззрениям, в которых не было места отбору и не существовало чёткого различения двух основных форм изменчивости (генотипической и модификационной). Зато вымирание древних организмов признавал один из основателей палеонтологии - Ж. Кювье́, и вымирание, в его понимании, могло происходить вследствие обширных катастроф. Читатель может обнаружить в литературе о вымирании разнообразие аспектов проблемы и множество частных вопросов. Весьма обстоятельный анализ проблемы вымирания был проделан Л.Ш. Давиташвили (1969; 1978). Мною будут затронуты лишь некоторые вопросы, наиболее интересные в связи с проблематикой книги.

Большое место в разногласиях эволюционистов всё ещё занимают вопросы о том, какие факторы являются ведущими для вымирания - внешние или внутренние, биотические или абиотические (Депере, 1921; Берг, 1922а; Соболев, 1924; Плате, 1928; Верещагин, Барышников, 1985; Красилов, 1986; Charig, 1989; Maynard Smith, 1989; Quinn, Signor, 1989; Raup, 1989, обзоры, цитированные выше). Со времени Ж. Кювье́ умы учёных волнует вопрос о периодичности вымирания, обретший новую остроту в связи с неокатастрофистскими построениями, сальтационизмом и пунктуализмом (4.3). Вымирание популяций

в историческую эпоху, которое обнаруживает признаки ускоряющегося процесса с пугающими перспективами уже в ближайшем будущем, привлекло внимание учёных к причинам этого процесса, поискам пороговых состояний для биосистем и возможностей сохранения биологического разнообразия (Сулей, Уилкокс, 1983; Сулей, 1989; Смирнова и др., 2001; Алтухов и др., 2004; Шварц, 2004 и др.).

Вымирание видов и других биосистем для истории биосферы не является чем-то необычным: это неотъемлемая часть биологической эволюции, в которой предполагается некий баланс между видообразованием и вымиранием (Stanley, 1975; Ньюэлл, 1986; Maynard Smith, 1989). Однако такая оценка специалистами обозначенной стороны биологической эволюции на эмоциональной волне природоохранной озабоченности бывает востребована людьми очень редко. Тем не менее, вымирают биосистемы многих уровней организации (Пучковский, 1992; 1998б), наибольшее значение для понимания механизма вымирания имеют отбор, катастрофогены и селектогены.

13.2. Избыточность и вымирание

В монографии довольно много места уделено развитию идеи об избыточности биосистем (4.2, гл. 5), с которой проблема вымирания биосистем представляет разительный контраст. Вполне уместен вопрос о судьбе избыточности вымирающих биосистем. Пока этот вопрос мне придётся оставить без определённого ответа, хотя бы по той причине, что история научного рассмотрения проблемы вымирания насчитывает около двух веков, а понятие избыточности биосистем ещё только освобождается от младенческих пелёнок (Пучковский, 1998а; 1999).

Ограничусь упоминанием о ситуации, в которой конкурируют две биосистемы одного организационного уровня, и обе – избыточны. Предполагаю, что в соответствии с законом конкурентного исключения Г.Ф. Гаузе (1939; 1984) одна из биосистем вымрет либо обе изменятся настолько, что смогут ужиться при совместном обитании. А.М. Гиляров, анализируя публикации зарубежных коллег (2002; 2007), склонен видеть в результатах их исследований основания для

ослабления позиции Гаузе и его сторонников. С моей точки зрения, для существа закона конкурентного исключения эти результаты никакой «угрозы» не представляют: нужны исследования с более строгим и полным анализом всех местных экологических ниш и их подразделений и с исчерпывающей полнотой приведённые описания биологии сообитающих живых систем и используемых ими ресурсов. Пока знаний такого уровня не представлено.

13.3. Причины вымирания

13.3.1. Поиск причин вымирания

История биологии полна попытками объяснить вымирание популяций, видов и других таксонов, фаун и флор, которые нашли отражение в богатой и продолжающей множиться литературе. Вопрос о причинах может ставиться по-разному: внешние или внутренние, либо их сочетание? Биотические или абиотические факторы либо их взаимодействие? Какие конкретные причины либо их констелляции привели биосистемы к вымиранию? Вопросы эти относятся к области ретропрогноза (11.2), и при ответе на них есть все основания опереться на принцип актуализма Ч. Лайеля: познание настоящего помогает понять прошлое. Насколько широко применяется этот принцип, можно представить хотя бы на примере проблемы вымирания динозавров: многие десятки различных версий предложены учеными для объяснения причин этого грандиозного процесса, имевшего быть на рубеже мезозоя и кайнозоя (13.5.6). Обилие версий (вот уж где плюрализм!) совершенно недвусмысленно означает, что единственно правильное объяснение ещё не найдено или, во всяком случае, не является общепринятым. Ещё более вероятно, что объяснение столь сложного процесса не может быть простым.

Это знаменательное событие (вымирание) совершилось 65 миллионов лет назад и трудность дать ему объяснение вполне понятна. Может быть, для начала стоит на примере из неонтологии показать возможности причинно-следственного анализа? Есть основания надеяться, что эта задача более проста, чем проведение следствия по событиям столь отдалённых времен.

Известно, что истребление волка со временем приводит к тому, что опустевшую экологическую нишу занимают либо одичавшие собаки, либо волко-собачьи гибриды (Рябов, 1985; 1990; Павлов, 1990; Бондарев, 2002). И в данной уже хорошо понятой ситуации нет никакого намёка на то, что эти экологически примерно равнозначные формы (волки, одичавшие собаки, волко-собачьи гибриды) могут обитать совместно, как то должно следовать из публикаций А.М. Гилярова (2002; 2007), в которых он «поправляет» Г.Ф. Гаузе.

Теперь поставим себя на место палеонтолога, который имел бы возможность исследовать только свои специфические материалы - ископаемые останки волков, собак, их гибридов и человека. Смену волков собаками и их гибридами палеонтолог, несомненно, установил бы, особенно с применением анализа ДНК из костей. Но роль человека он должен был бы оценивать уже предположительно: человек здесь вообще ни при чём и смены хищников даже не заметил; человек только наблюдательный свидетель вытеснения волков собаками; человек истребил волков, и собаки заняли место последних в природе; человек истребил волков и заселил опустевшие ниши специально выведенными собаками и волко-собачьими гибридами; человек истребил волков, а потом стал исправлять результаты своих неудачных экспериментов по управлению сообществами (завозить волков) и проч. Мы-то знаем, что собаки лишь заняли опустошённую человеком экологическую нишу, известно и то, что восстановление популяций волка приводит к вытеснению и уничтожению волками одичавших собак. Палеонтолог вряд ли сможет по своим материалам восстановить все эти коллизии.

Ещё труднее понять палеонтологу следующую ситуацию. Известно, что американская норка (*Mustela vison*) успешно заселяет места обитания европейской норки (*M. lutreola*). Считается, что интродуцированный в Советский Союз заокеанский вид повсюду вытесняет аборигенную норку. Д.В. Терновский (1977) предположил, что причина - генеративная конкуренция, в которой американская норка одерживает верх. Сроки гона этих видов близки, но более активные и раньше входящие в гон самцы американской норки при совместном

обитании с европейскими норками часто первыми покрывают самок последнего вида. Поскольку гибридные эмбрионы всегда резорбируются, генеративный потенциал популяций европейской норки реализуется в меньшей мере, чем американской. Так, согласно данной версии, происходит вытеснение американской норкой аборигенного вида. Весьма сомнительно, чтобы такие тонкие детали взаимоотношений двух видов были расшифрованы на уровне современных возможностей палеонтологии.

К этому можно добавить, что объяснение Терновского не бесспорно (Рожнов, 1992), и мы можем убедиться, что даже для современных ситуаций в природе действительные механизмы конкуренции обнаружить бывает очень трудно и, более того, не всегда возможно (Пианка, 1981; Одум, 1986; Бигон и др., 1989). Можно ли вообще ожидать, чтобы причинно-следственные связи были восстановлены биологом во всей полноте при исследованиях в полевых условиях? И тем более: стоит ли удивляться трудностям, с которыми сталкивается палеонтолог? И на чём основана уверенность многих авторов палеонтологических публикаций (или обзоров с результатами таковых), которые пишут об эволюционных последствиях естественного отбора?

Видимо, полезно в этой связи воспользоваться **критерием достаточности**, который может быть реализован в зависимости от возможностей материалов и задач исследования. Очевидно, что, сравнивая конкурентоспособность двух видов норок, мы видим явное превосходство американского вида. Уже современники Ч. Дарвина знали, что многие североамериканские виды более сильные конкуренты, чем европейские (Darwin, 1886). Вместе с тем нам ясно, что первопричина вытеснения европейской норки - деятельность человека, который интродуцировал более сильного конкурента.

В палеонтологических ситуациях, если в каком-то месте один таксон со временем был замещен другим таксоном, экологически близким первому, есть достаточные основания утверждать только то, что второй таксон занял место первого. При этом нет никакой разницы в том, существовали два таксона какое-то время вместе или второй из

них занял место в природе, пустующее после полного исчезновения первого таксона. Важен конечный результат, основанный на фактах. Остальное – область предположений. Названный критерий, разумеется, действен только тогда, когда мы не располагаем бесспорными доказательствами справедливости альтернативных объяснений.

Выдвинутое условие никоим образом не означает введение искусственных запретов на попытки выявить причины вымирания как можно более полно! В действительности палеонтологи и их коллеги во многих случаях получали интереснейшие и весьма точные сведения, в том числе об эволюционном изменении биологических, геофизических, геохимических и палеоклиматических показателей.

У палеонтолога не так уж велики шансы обнаружить непосредственную причину вымирания конкретного вида, если на биосферу действует мощный катастрофоген, который, во-первых, порождает целые каскады вторичных, третичных и т. д. факторов, иногда достаточно сильных, чтобы явиться причиной для вымирания единичных биосистем (13.5). Во-вторых, этот же абиотический фактор может явиться и катастрофогеном, и селектогеном. Однако в целом данные палеонтологии, палеоклиматологии и исторической геологии могут дать множество свидетельств об имевшей место масштабной катастрофе в экосистемах Земли, которая сама по себе может считаться весьма действенной причиной для вымирания многих биосистем.

13.3.2. Эффект Мышки — Репки

Напомню о популярной сказке, в которой Дедка вырастил необыкновенно крупную Репку. Когда пришла пора собирать урожай, совместных усилий Дедки, Бабки, Внучки, Жучки и Кошки оказалось недостаточно, чтобы вытянуть из почвы сказочно большую Репку. И только помощь, оказанная подоспевшей Мышкой, позволила успешно справиться с трудной задачей.

Сказочный сюжет представляет пример хорошей модели системы, состояние которой обусловлено взаимодействием многих причин. В живой природе очень часто складывается подвижное экологическое равновесие, поддерживаемое

взаимодействием многих факторов. Иногда это равновесие может быть довольно зыбким, и вмешательство сравнительно слабого фактора (своего рода «Мышки») оказывается способным нарушить равновесие и спровоцировать вымирание биосистемы.

В отличие от сказки, в которой все действующие лица известны читателю, в естественных ситуациях обнаружение всех факторов, влияющих на выживание биосистем, является очень трудной задачей, причём в палеонтологии трудности, несомненно, особенно значительны. Однако в принципе понятно, что если исследователь даже сумел застать на месте действия Мышку, он не должен делать поспешный вывод о том, что именно она явилась причиной вымирания биосистемы. Очень вероятно, что усилия Мышки добавились к влиянию целой группы факторов, и лишь совместное действие привело к фатальному исходу.

13.3.3. Роль факторов различной природы в вымирании

В проблеме значимости для вымирания биосистем факторов различной природы важное место занимают теоретические построения, представленные здесь в очень простом виде. Человек убедительно доказывает самому себе, что в современную эпоху главной причиной вымирания является он сам как мощнейший фактор-катастрофоген, порождающий каскады всё новых факторов, нарушающих экологическое равновесие в системах биосферы. До выхода на арену жизни человека важнейшее место среди факторов вымирания занимали биотические факторы: место вымирающих биосистем всегда занимали другие биосистемы. Абиотические факторы, вероятно, в истории биосферы постепенно снижали свое значение для вымирания биосистем, хотя роль физико-химических причин никогда не исчезала и не исчезнет полностью.

Значимость фактора для вымирания современных биосистем убывает в ряду: антропические, биотические и абиотические. Названная схема, вероятно, справедлива лишь на каком-то отрезке геологической истории Земли: в силу цикличности природных явлений (3.7; Анатомия кризисов, 1999; Проблемы глобальной геодинамики, 2000; Балобаев, Шепелев,

2001; Блох, 2011 и др.) наступление акцептивной фазы очередного цикла может выразиться в резком повышении интенсивности действия (или уязвимости для действия) каких-либо факторов (планетарных, солнечных, космических).

Если равновесное состояние биосистемы обеспечивается за счёт напряжённого функционирования гомеостатического механизма, а резервы жизнеспособности исчерпаны, то даже незначительной мощности фактор сможет спровоцировать движение биосистемы в ЭПВ по пути вымирания. Этот фактор сыграет роль Мышки из сказки про Репку. Мышка-фактор (М-фактор) явится, таким образом, последней каплей, которая сдвинет равновесное состояние биосистемы в сторону необратимого вымирания. Однако эффект вымирания был уже подготовлен взаимодействием многих других факторов, возможно, гораздо более сильных.

Роль М-фактора может сыграть причина любой природы: абиотической, биотической и антропической. Представленное рассуждение при всей его простоте делает очевидным вывод: **вымирание биосистем имеет многопричинную основу, а роль каждого из факторов вымирания может быть правильно понята с применением не только качественных, но и количественных оценок.** Множественность причин, определяющих благополучие биосистемы, хорошо известна в биологии. Однако количественный вклад каждой из причин в конкретных естественных ситуациях (не в эксперименте) определить бывает очень трудно или даже невозможно.

13.4. Объекты вымирания

Вполне привычно в современных биологических текстах читать о вымирании организмов, популяций, видов, сообществ, флор и фаун. Фауны и флоры имеют особый статус искусственных систем, в природе не существующих (Пучковский, 1992), поэтому об их вымирании правильней говорить условно. Зато вполне естественно предположить, что все реально существующие (или существовавшие) биосистемы способны (были способны) к вымиранию. Многие биосистемы прошлого Земли являют примеры такой способности.

Вымирание понимается как частный случай элиминации (13.5), которая, в свою очередь, является частью отбора (6.9).

Принято считать, что в эволюционном контексте о вымирании можно говорить тогда, когда биосистема не оставила после себя своих потомков (Шмальгаузен, 1969). Это означает, что поток жизни прервался (2.1). В соответствии с названным условием, примеры эволюционных сдвигов, повлекших за собой разительное отличие потомков от предков, не могут считаться вымиранием предковой группы: поток жизни продолжается.

В вопросе о том, способна ли вымереть биосфера в целом, мы вряд ли можем выйти за пределы бездоказательных предположений, поэтому продолжим обсуждение при условии существующей биосферы. Я думаю, что ни один уровень организации биосистем вымереть в целом не может, возможно лишь вымирание части биосистем какого-либо уровня при сохранении других биосистем этого уровня. К примеру, элиминация какого-либо гена вряд ли будет означать его обязательное вымирание ввиду возможности повторных мутаций или обратных мутаций, воспроизводящих тот же ген. Трудно представить себе вымирание клеточного уровня в целом, да и любого другого уровня тоже. Как считает В. Грант (1991, с. 338), «вымирание уготовано огромному большинству видов, но царства и типы, как правило, бессмертны».

В соответствии с законом необратимости эволюции Л. Долло можно предположить невосполнимое в целом вымирание видов и других таксонов, представляющих разные царства организмов. Вымерли многие биоценозы и экосистемы прошлого, включая водные сообщества венда, каменноугольные леса из споровых растений, тундростепи, в которых обитали представители мамонтовой фауны, в настоящее время вымирают степные экосистемы. В рамках развиваемой концепции признаётся возможность вымирания в биосфере биосистем любого уровня организации.

13.5. Факторы вымирания биосистем

13.5.1. Избирательное вымирание

Во многих публикациях, посвящённых проблеме вымирания биосистем, утверждается или допускается неслучайный, избирательный характер вымирания именно определённых групп организмов. Однако факты

катастрофических масштабов ряда вымираний, известных из палеонтологии, дают основания и для противоположного мнения - о неизбирательности вымирания если не во всех, то во многих случаях.

Выделение среди массы случаев избирательного и случайного вымирания оказывается нелёгким делом. Обстоятельный обзор данных о вымирании млекопитающих в конце плейстоцена Северной Азии и Северной Америки (Stuart, 1991) показал, что вымерла лишь часть наиболее крупных млекопитающих, остальные продолжали существовать и далее. По мнению этого автора, другие массовые вымирания в истории Земли не имели столь явной избирательности. По мнению других учёных, избирательность представлена и в иных массовых вымираниях, например, в позднемеловом (Jablonski, 1989). При количественном изучении материалов о вымирании рыб и иглокожих (Patterson, Smith, 1989) оказалось, что 75 % результатов следует признать за шум, т. е. это данные, не поддающиеся точной интерпретации.

Приведу примеры объяснения причин естественного вымирания двух видов уже в наши дни, приведённые в обзоре К.Н. Несиса (1992). Атлантический брюхоногий моллюск (*Lottia alveus*) исчез к 30-м годам XX века из-за катастрофического снижения обилия водоросли зостеры (*Zostera marina*). Для жгучего гидрокоралла (*Millepora boschmai*) учёные, описавшие феномен вымирания, называют очень точное время: в апреле 1983 года вид исчез по причине необычно мощного явления Эль-Ниньо в 1982-1983 годах, когда температура океанической воды на 2-3° превышала обычные показатели. В обоих примерах вымирания фигурируют региональные катастрофические явления.

Однако и в современных случаях вымирания далеко не всегда можно выявить конкретные причины и доказать избирательность вымирания (Francel, Soulè, 1981; Сулей, 1989). Известно, что по вине человека вымирали в первую очередь виды, являвшиеся объектами его охотничьих интересов, конкуренты домашних животных, опасные хищники, виды крупных животных, а также виды, далёкие от процветания и без

воздействия со стороны человека. Случаи антропогенного вымирания нередко имеют явный избирательный характер. Такова история истребления тура (*Bos primigenius*) и многих других животных Старого и Нового Света (Мак-Кланг, 1974; Соколов, 1986).

В результате воздействия факторов катастрофической природы, даже если основной причиной является человек, возможно и случайное вымирание популяций. Впрочем, о случайности здесь можно говорить довольно условно, ибо виды с обширными ареалами и другими проявлениями высокой степени избыточности «застрахованы» от такого рода случайностей, а соответствующие черты их организации оказываются адаптивными. Стало быть, их выживание оказывается избирательным.

Как следует из данных палеонтологии, во многих случаях вымирание биосистем имеет избирательный характер, в других же случаях доказать избирательность не удаётся.

13.5.2. Отбор, элиминация, вымирание

Нередко объяснение выигрывает в сравнении с альтернативным, если оказывается более универсальным. Поэтому полезно провести сравнение трёх понятий: отбора, элиминации и вымирания. В отличие от Ж.Б. Ламарка, Ч. Дарвин, развивая учение об отборе, имел основания говорить о вымирании организмов. В моём понимании элиминация является составной частью отбора (6.9), причем элиминация, имеющая катастрофические масштабы, не обязательно должна квалифицироваться случайной и неизбирательной, как это делают некоторые авторы. Различие в этих ситуациях состоит не столько в масштабах элиминации, сколько в единицах отбора - таковыми могут быть биосистемы любого уровня организации. Напомню, что отбор имеет двоичную природу, т. е. в элементарном случае отбор (выбор) возможен из двух подсистем, одна из которых элиминируется. На элементарном уровне именно в этом смысле элиминация является частью отбора.

Палеонтологом высказано мнение, что вымирание видов может рассматриваться как элиминация (Stuart, 1991). Взяв это

понимание за основу, я подвергну его некоторому развитию. Подобно отбору и элиминации, объектами вымирания могут быть любые биосистемы от генов до биот и биомов. В отличие от элиминации, вымирают биосистемы, оставшиеся последними. При таком понимании вымирание является частным случаем элиминации биосистем (Пучковский, 1992).

Отбор - общее понятие, включающее в себя два других. Элиминация является обязательной частью отбора, а вымирание оказывается частным случаем элиминации. Если действует отбор, то непременно функционирует и элиминация. Если есть элиминация, возможно вымирание. В принципе возможна такая ситуация, когда факт вымирания и элиминации есть, а отбора уже нет: в этом случае элиминируемая биосистема была единственной и последней. Во всех остальных случаях вымирание означает и действие отбора. Теоретически (сравните: 13.5.1) вымирание всегда бывает избирательным, а «неизбирательное» вымирание являет собой примеры исключений, которые могут оказаться случаями действия отбора на другом уровне.

Рассмотрим пример. В популяции лошадей миллионы лет происходил отбор особей и семей, вымирали отдельные генеалогические линии, но и эти примеры вымирания имели для популяции селективный характер. Если угасала последняя микропопуляция из вымирающей популяции лошадей, это означало вымирание популяции при отсутствии отбора внутрипопуляционного уровня. Однако для вида в целом при сохранении других популяций вымирание одной популяции может быть вполне избирательным. Когда же вымирает последняя популяция вида, межпопуляционный отбор уже не действует, зато срабатывает межвидовой отбор в пользу конкурентных видов. Линию таких рассуждений читатель может продолжить сам.

Читатель может также обнаружить противоречие сделанного мною чисто теоретического вывода мнениям палеонтологов об избирательности и её отсутствии при вымирании биосистем. Однако строгие доказательства в биологии и палеонтологии, вообще говоря, имеют

ограниченную сферу возможного применения. Поэтому мнения палеонтологов, опирающиеся в основном на возможности статистического анализа, также часто лишены строгих, неопровержимых доказательств. Что означают 75% шума (13.5.1)? Только невозможность дать определённое объяснение этой части фактов. В данной сфере вполне возможно теоретическое толкование - до тех пор, пока оно не вошло в противоречие с научными фактами или не выработано тоже теоретическое, но лучшее толкование.

Вымирание любой биосистемы почти всегда означает, что открываются дополнительные возможности для выживших биосистем-конкурентов. Если место истреблённого волка занимают одичавшие собаки, это также, в моем понимании, означает срабатывание межвидового отбора, вне зависимости от того, много или мало прошло реального времени (годы, века) от момента исчезновения последних волков до момента появления собак. Здесь мы вновь затрагиваем вопрос эволюционного времени (2.6), которое столь же своеобразно для каждой биосистемы, как и её собственная эволюция.

Если рассматривать экосистему, в которой есть два вида - реальных или потенциальных конкурента, вымирание одного из них и последующее внедрение в освободившуюся экологическую нишу другого вида я рассматриваю как вполне типичный случай селективного микроэволюциониого акта (2.4), который и является единицей эволюционного времени. При таком рассмотрении эволюционной ситуации конкретная причина вымирания первого из видов оказывается несущественной.

Вне зависимости от разнообразных частностей в истории земной биосферы споровые растения были, видимо, очень сильно потеснены семенными растениями, среди последних впоследствии бурно прогрессировали цветковые. При смене доминирующих таксонов растений, так же как и в ситуации замещения динозавров млекопитающими (13.5), в экосистемах Земли срабатывали селективные акты: осуществлялся выбор в пользу более прогрессивных, попросту - более жизнеспособных таксонов. Этот процесс не всегда приводил к полному

вымиранию менее прогрессивных таксонов. Вполне естественно, что таксоны более высоких рангов имели и имеют больше шансов на выживание, т. к. их суммарная избыточность (избыточность всех видов таксона), как правило, значительно больше. Из этого правила возможны исключения, например отряд трубкозубых (Tubulidentata), в котором только один современный вид.

13.5.3. Периодичность вымирания и биокванты

Неравномерность темпов вымирания в истории экосистем Земли общеизвестна (Кювье́, 1937; Соболев, 1924; Степанов, 1959; 1988; Красилов, 1977; Жерихин, 1978; Татаринов, 1987; Неручев, 1988 и др.). Подразделение геологического времени в значительной мере основано на смене состава биот, которая сопровождалась вымиранием многих биосистем; всё это позволило выделить или уточнить геологические эры, периоды и эпохи. Определённому пониманию периодичности вымирания соответствуют идеи катастрофизма и неокатастрофизма, которые встречали ожесточённую критику оппонентов (4.3). Вряд ли есть основания сомневаться в том, что в той или иной мере вымирание биосистем всегда сопутствовало биологической эволюции (Darwin, 1886; Шмальгаузен, 1969; Давиташвили, 1978; Грант, 1991; Stuart, 1991; Калякин, Турубанова, 2003; Gill et al., 2009 и др.). Однако палеонтологи достаточно уверенно называют целый ряд периодов более интенсивного вымирания живых систем (Ивановский, 1976; Красилов, 1977; Берггрен и др., 1986; Диксон, 1994 и др.).

На протяжении фанерозоя обычно выделяют 5 - 6 «великих» вымираний (Соколов, 1981), достаточно чётко обозначающих границы геологических периодов. Таковы вымирания на границе между периодами: кембрий - ордовик (примерно 500 миллионов лет назад), ордовик - силур (435), девон - карбон (360), пермь - триас (230), мел - палеоген (65). Значительно бóльшее количество вымираний имеют более скромные масштабы. Так, в четвертичное время выявлены достаточно определённые волны вымирания наземных млекопитающих (Верещагин, 1979): 40 тыс. лет назад, 13 - 8 тыс. лет, 4 - 0,4 тыс. лет. Мы живём в эпоху нарастающей новой волны вымирания биосистем, которая имеет наиболее

вероятной причиной деятельность человека.

Н.А. Артемьева и соавторы (Астероидно-кометная опасность, глава 8, 2010), сведя результаты публикаций последних десятилетий, за 600 миллионов лет истории Земли (фанерозой) называют шесть «великих» вымираний, причины которых, вероятно, различны, но среди них наиболее определённой оказывается причина мел-палеогенового катаклизма. Кроме того, среди вымираний фанерозоя выделяют ещё около 20 событий меньшего масштаба. За это же время могло произойти до сотни крупных импактных событий (столкновение с астероидами или кометами поперечником 1 километр и более), которые также могли вызвать перестройки биосферы.

Отмечу, что дискуссионными в проблеме вымирания являются чуть ли не все её стороны: от точности датировок до спорности самого вопроса о периодичности (Мейен, 1981; Holland, 1989; Raup, 1989 и др.). А.С. Алексеев (1986) считает, что вымирание организмов самых различных таксонов (проанализировано 961 семейство!) в конце мелового периода было экстраординарным для истории Земли и было вызвано какими-то катастрофическими событиями. Однако и это грандиозное вымирание растянулось на тысячи и миллионы лет и было избирательным. Из проведенного обзора (Charig, 1989) следует, что границу мел - палеоген без заметных потрясений пережили следующие группы организмов: наземная мегафлора, брахиоподы (Brachiopoda), рыбы, насекомые. Однако эти группы имели свои периоды массовых вымираний. Всё ещё является предметом дискуссии вопрос: все ли динозавры вымерли на границе мел – палеоген?

А. Хофман (1989) обсуждает правомочность слов о «массовых» вымираниях. К таковым с достаточным основанием можно отнести пермо-триасовое вымирание, когда причина вымирания, по его мнению, была одна. Эоцен-олигоценовое вымирание, согласно мнению Хофмана, представляет собой совокупность не очень значительных вымираний, которые могли иметь разные причины. С моей точки зрения, такое уточнение, несомненно, полезно, но никак не может быть основанием для отрицания самой идеи о периодичности

вымирания. **Скорость вымирания биосистем в сетке геологического времени неравномерна и само вымирание может быть избирательным.**

Любое вымирание имеет свою причину, которую можно рассматривать как катастрофу того или иного масштаба. Мутация, если она окажется летальной, может погубить ген, клетку, организм. Снижение численности вида может стать причиной вымирания его потребителя (хищника, паразита) или квартиранта. Разрушение под действием катастрофогена какой-либо экосистемы может явиться причиной вымирания ряда видов или даже сообществ из её состава (Красилов, 1986; Жерихин, 1987).

Чем мощней катастрофоген, тем более массовый характер имеет вызванное им вымирание и тем более чётко предстают перед палеонтологом следы периодичности вымирания. Причины наиболее редких и наиболее грандиозных катастроф в истории Земли, вероятно, самые мощные (Рассел, 1983; Pollack et al., 1983; Берггрен и др., 1986; Charig, 1989; Raup, 1989; Schopf, 1989; Федонкин, 1991; Астероидно-кометная опасность.., 2010). Однако эти катаклизмы перемежаются катастрофами меньшего масштаба, причём все вместе они образуют иерархию катастроф: от глобальных катаклизмов до мутаций. Соответственно им **факты вымирания рассредоточены в истории Земли на всём её протяжении - чем мельче катастрофы, тем они обыкновенней и равномерней их распределение во времени.** В общем, данные геологии и палеонтологии не противоречат этому логическому построению.

Как считал Д.Н. Соболев (1924), в истории живой природы выделяются большие и малые «биогенетические» циклы. Эти циклы включают фазу энергичного вымирания, за которым следует фаза восстановления и быстрого образования новых биологических форм. С моей точки зрения, представление о биогенетическом цикле вполне соответствует идее биокванта, если понимать последний как более универсальное понятие. Периодичности вымираний биосистем на Земле соответствуют биокванты разных уровней. Биокванты разного масштаба составляют собственную иерархию, которой соответствует

иерархия вымираний - более или менее обширных. Катастрофы биосистем различного масштаба ограничивают биокванты в потоках жизни.

13.5.4. Роль катастрофогенов и селектогенов

Согласно развиваемой концепции (4.3), катастрофогены внешней и внутренней природы имеют важное эволюционное значение для живой материи, в этом значении можно выделить ряд ролей: 1) катастрофогены ограничивают биокванты на любом уровне организации биосистем; 2) нарушают целостность биосистем, обеспечивая их периодическую открытость (акцептивность) для организационных перестроек; 3) результатом действия катастрофогенов оказывается организационная изменчивость биосистем; 4) катастрофогены способствуют элиминации и вымиранию биосистем.

В зависимости от мощности катастрофогена он оказывается способным вызвать нарушения биосистем различного масштаба: точковые, хромосомные и геномные мутации; нарушения в организации клетки и многоклеточного организма, часть из которых может быть унаследована потомками; кризисы популяций, биоценозов н экосистем; катастрофы биот и биомов и, наконец, глобальные катаклизмы, нарушающие целостность биосферы. Этим разного масштаба катастрофам соответствуют разномасштабные вымирания. Предельно малая катастрофа может привести к элиминации гаметы, клетки или зиготы. Но может быть элиминирована и экосистема на дне Мирового океана, благополучие которой основано на поступлении через разломы флюидов и на жизнедеятельности хемосинтезирующих бактерий (Лобье, 1990).

Более медленный характер имеет катастрофа в условиях жаркого климата, когда морской залив оказывается изолированным от моря, происходит повышение солёности воды, постепенное оскудение местного сообщества и формируется озеро типа Мёртвого (Нинбург, 1990). Такая ситуация может быть квалифицирована как элиминация, но подобным образом может происходить и вымирание.

Теоретически можно представить, что катастрофоген разрушает биосистему и она вымирает очень быстро, в геологических масштабах времени - моментально. В другом

случае катастрофоген может сильно снизить жизнеспособность биосистемы, как это бывает в случае сублетальной мутации. Такая биосистема вымирает не моментально, но довольно быстро в сопоставлении с её индивидуальной жизнью. Может иметь место слабое повреждение биосистемы, результатом чего явится вымирание потомков данной биосистемы, причём вымирание растянется на ряд поколений. Может получиться так, что биосистема изменится, но её жизнеспособность останется прежней. Поскольку такая катастрофа не повлияет на адаптивные показатели биосистемы, вслед за ней возможны проявления нейтральной эволюции, эффекты дрейфа подсистем.

Можно допустить, что катастрофоген, изменив организацию биосистемы, несколько увеличит её жизнеспособность. И это эволюционное явление также может привести к эффекту элиминации и вымирания, однако на пути вымирания окажется соседняя биосистема, не испытавшая благотворного действия катастрофогена. Мутации, повышающие жизнеспособность биосистемы, как известно, редки, но вполне реальны. Катастрофогены могут вызвать быстрое или постепенное вымирание частично разрушенных биосистем, но могут и повысить жизнеспособность биосистемы, спровоцировав элиминацию или даже вымирание конкурирующих биосистем.

Конечно, трудно представить улучшение организации сложной биосистемы как результат действия фактора-разрушителя, каковым является любой катастрофоген. Напрашивается сравнение: представим попытку «ремонта» телевизоров с помощью множества камней и «телемастера», который намерен улучшить их работу с помощью ловко брошенного камня - авось меткое попадание действительно заставит телевизоры работать лучше. Шансы на успех этого предприятия бесконечно близки к нулю.

Однако в природных экосистемах ситуация «ремонта» с помощью катастрофогенов, видимо, может иметь неплохие перспективы. Начнём с того, что естественные биосистемы далеко не идеальны, в определённом смысле все они слегка «повреждённые». Напомню, что любой организм в природных

популяциях имеет в себе часть генов, которым соответствуют не лучшие из возможных фенотипических признаков. Подобным образом надорганизменные биосистемы всегда испытывают действие не очень благоприятных факторов, пусть и небольшой мощности. Популяция или биоценоз обычно и не находятся в идеальном состоянии - для них характерна постоянная динамика состава, численности и продуктивности.

Если в природе оказались повреждёнными в результате обширной катастрофы многие биосистемы как одного уровня, так и разных уровней организации, среди множества повреждённых, естественно, окажутся лучшие и худшие. В повреждённой надсистеме, возможно, выигрыш получат биосистемы не из числа тех, что сохранили свою организацию неизменной, а те, которые обрели некоторые отклонения. Кроме того, катастрофогены в ходе эволюции взаимодействуют с селектогенами. Селектогены - факторы, действующие на природные биосистемы не разрушительно, но зато более постоянно (7.3). Это либо внутренние свойства самих биосистем, являющихся объектами отбора, либо факторы надсистемы, от которых зависит выживание биосистем. Если объектом эволюции рассматривается популяция, то объекты отбора - особи или их группы, а селектогенами могут явиться качества самих особей или их групп, или факторы надсистемы, внешние по отношению к популяции и её подсистемам.

Участие селектогенов в процессе эволюции обеспечивает наличие векторов отбора, а значит и наличие элиминации, что делает вероятным вымирание биосистем. С моей точки зрения, утверждения об отсутствии избирательности при массовых вымираниях не имеют достаточных оснований. Вымирания в истории биосферы Земли были в целом избирательными, менялась лишь степень избирательности и её вектор. **Благодаря селектогенам любые вымирания, даже самые массовые из известных палеонтологам в истории Земли, оказывались избирательными: некоторая часть биосистем всегда выживала**.

Взаимодействие катастрофогенов и селектогенов в микроэволюционном механизме эволюции вполне объясняет

возможность и постепенного, и катастрофического этапов вымирания в процессе филогенеза.

13.5.5. Вымирание пещерного медведя

В качестве одного из примеров картины вымирания вида и объяснения его причин рассмотрим историю большого пещерного медведя (*Ursus spelaeus*). Биология этого сравнительно недолго просуществовавшего вида изучена относительно полно (Kurtèn, 1958-1972; Верещагин, 1971; 1981; Габуния, 1976; Viechman, 1987; Барышников, 2007; Маркова и др., 2008), сведения о нём непременно приводят авторы монографий, учебников, популярных изданий в русле эволюционной биологии. Пещерный медведь оставил следы своего обитания на обширной территории от Северной Испании, Франции и Южной Англии до Северного Кавказа, Урала и Алтая (Денисова пещера). Существовал большой пещерный медведь во второй половине плейстоцена, начиная с миндель-рисского оледенения, и вымер приблизительно в конце вюрмского оледенения или вскоре после него (Kurtèn, 1972; Viechman, 1987).

В отличие от бурого медведя, пещерный был более растительнояден, менее подвижен, зиму проводил в пещерах, где, видимо, частично вёл семейный образ жизни. В пещерах, как предполагается, проходил зимний сон зверей этого вида, здесь же рождались медвежата. По размеру пещерный медведь превосходил бурого, достигая, согласно расчётам, веса 800—900 кг (Верещагин, 1979). Во многих частях своего ареала большой пещерный медведь обитал совместно с бурым медведем. Предполагается, что предельная продолжительность жизни пещерного медведя составляла 15—20 лет, медвежат в помете было 1-2.

Плейстоценовый человек тесно соприкасался с пещерным медведем, поскольку тоже использовал пещеры как укрытия, а от медведя получал мясо, жир, шкуры, кости; существовал культ пещерного медведя (Габуния, 1969; Верещагин, 1979; Гржимек, 1988). Часть костей взрослых и даже молодых зверей имеет следы травм, болезненных изменений и старческих (среди взрослых особей) признаков. Соотношение полов в среднем было равным, но обследованы также пещеры, где

преобладали либо самки, либо самцы.

О пещерном медведе не забывали упомянуть многие эволюционисты, в том числе А.А. Парамонов (1945), И.И. Шмальгаузен (1939; 1969), С.А. Северцов (1951), Л.Ш. Давиташвили (1969) и многие другие. И.И. Шмальгаузен считал полезным на примере этого вида обсуждать путь «дегенеративного» вымирания. Авторы более поздних публикаций вновь обращаются к пещерному медведю (Георгиевский, 1985; Гржимек, 1988) и воспроизводят плохо обоснованные версии в объяснение причин вымирания этого вида. Процитирую А.Б. Георгиевского (1985, с. 199), который, апеллируя к О. Абелю и современной генетике, пишет о пещерном медведе: «Это был мощный хищник, не имевший себе ни равных конкурентов, ни более сильных врагов. Обитал он в пещерах, следовательно, был надёжно укрыт от холода».

Таксономически пещерный медведь, несомненно, хищник, экологически - в основном вегетарианец. Конкурентами его в питании были растительноядные звери, в основном копытные, хотя это обстоятельство вряд ли могло способствовать его вымиранию. Значительно серьёзней могла быть конкуренция за укрытия: на те же пещеры претендовал и человек, современник медведя. К «сильным врагам» пещерного медведя относился пещерный лев (*Panthera spelaea*), специализировавшийся на добыче крупных жертв (Kurtèn, 1958; 1960b). В.Г. Юдин и Н.Д. Оводов (2011) предполагают, что пещерная гиена (*Crocuta spelaea*) была опасным врагом для бурого медведя в период зимнего сна. Примерно в такой же степени этот сильный хищник, которому свойствен стайный образ жизни, мог быть опасным и для пещерного медведя.

Ещё более серьёзным врагом был человек, который широко использовал пещерного медведя как источник ценнейших благ (указано выше). Пребывание в пещерах, вероятно, в целом способствовало выживанию пещерных медведей, но сырой климат пещер провоцировал развитие болезней, которые оставили свой след на костях медведей разных возрастов (Kurtèn, 1972; Верещагин, 1972), в частности у детёнышей были признаки рахита. В общем же, А.Б.

Георгиевский рисует картину жизни пещерного медведя не очень реалистично. Без достаточных оснований пишет он далее о роковой роли инбридинга, предполагаемой гомозиготизации и снижении жизнеспособности популяций вплоть до вымирания.

Начало традиции объяснять феномен вымирания пещерного медведя на основе надуманных, бездоказательных гипотез, было положено ещё О. Абелем, пионерские работы которого опирались на очень богатые материалы. Работы этого автора я знаю только по результатам цитирования многими другими авторами. Наиболее подробно используют и обсуждают данные О. Абеля Б. Куртéн (Kurtèn, 1957-1972) и С.А. Северцов (1951). Абель обнаружил у пещерного медведя целый ряд своеобразных черт, которые он был склонен считать симптомами дегенерации: это обилие индивидуумов с патологическими признаками костей; нарушение соотношения полов с нередким преобладанием самцов; снижение темпов размножения; появление малорослых, карликовых особей.

С тех пор авторы, ссылающиеся на Абеля, не забывали упомянуть о «дегенеративных признаках», не удержался от подобных эпитетов и Н.К. Верещагин (1979), известный палеозоолог, знаток биологии медведей - вымерших и современных. Он пишет, что черепа пещерных медведей «чудовищно уродливы», называет в них признаки «дряхлой дегенерации» - крутой подъём лба, массивные надглазничные отростки и т. д. Верещагин также отмечает значительную изменчивость костных признаков пещерных медведей, в том числе обилие заросших прижизненных травм, болезненных разрастаний костей и старческих признаков, даже атавистических образований, которые в целом достаточно обычны для зверей - обитателей пещер (Верещагин, 1981).

Также ссылаясь на работы О. Абеля, И.И. Шмальгаузен (1939, с. 193) пишет о значительной «неизбирательной элиминации» в результате болезней и истребления человеком, которая и привела этот вид к вымиранию. Описанный Абелем путь дегенеративного вымирания пещерного медведя Шмальгаузен не считает правильным. С.А. Северцов (1951) пишет, что, согласно концепции О. Абеля, в межледниковую

эпоху в условиях явного благополучия пещерный медведь накопил много «болезненных особей» с «отягощённой наследственностью». В более суровое время наступившего очередного (вюрмского) ледникового периода вид вымер. Северцов не согласен с этим объяснением. Причиной вымирания он считает редукцию плодовитости в результате снижения смертности в оптимальный период существования вида. Смелое и недостаточно взвешенное объяснение предлагает Х. Вендт (Гржимек, 1988, с. 431): «Отсутствие естественного отбора привело к тому, что у пещерных медведей стали происходить мутации», и далее «вид в целом неоднократно ослаблялся из-за появления этих нежизнеспособных мутантов».

В толкованиях Абеля и некоторых его последователей есть лишь формальное следование дарвинизму, а в действительности представлен ламаркистский способ объяснения, что подметил ещё Куртéн (Kurtèn, 1958). Для этих объяснений характерно также забвение обратных эволюционных связей. Как могли существовать в популяции «нежизнеспособные мутанты»? Где же пресловутая «творческая роль» естественного отбора? Почему отбор не действовал в межледниковую эпоху и почему он только разрушал в ледниковую эпоху, обрекая вид на вымирание? Незавершённость объяснений, их внутренняя противоречивость очевидны.

Огромные материалы по пещерному медведю были подвергнуты ревизии или исследованы впервые Б. Куртéном (Kurtèn, 1957; 1958; 1972). Учёный обнаружил, что в некоторых случаях нарушенное соотношение полов является артефактом: например, подбор лучше сохранившихся скелетов приводил к преобладанию среди музейных экспонатов именно самцов с более мощными и прочными костями. Куртéн не обнаружил никаких признаков дегенерации и вырождения у пещерных медведей, а накопление с возрастом аномалий, травм и старческих изменений в скелете объяснил снижением смертности в старших возрастных группах. Кроме того, естественная гибель старых особей чаще происходила, как считает Куртéн, в пещерах, в основном в конце зимнего сна.

Вообще, стремление зверей (не только медведей), ослабленных болезнями, ранами, одряхлевших от старости, найти укрытие и там погибнуть, известно учёным (Верещагин, 1979; 1981). Как раз по этой причине находки зоологами погибших естественной смертью зверей очень редки. Зато в пещерах скопилось сравнительно много останков зверей, погибших именно естественной смертью, и этот материал оказался доступным для изучения палеозоологами. Селективность выживания и смертности медведей можно оценить только при возможности изучения материалов обо всех причинах смертности особей (в пещерах и за их пределами) и успехе в размножении всех особей в поколении. Такие возможности очень ограничены даже при изучении современных медведей, не говоря уже о видах, давно вымерших.

Очевидно, шла своеобразная селекция, уже не имеющая отношения к механизму эволюции: стареющие и ослабевшие пещерные медведи чаще гибли в пещерах во время зимнего сна, скелеты же медведей, погибших за пределами пещер, сохранялись значительно реже и в худшем состоянии. По этой же причине сравнительно велики материалы о медведицах и медвежатах: ведь рожали медведицы также в пещерах. От себя добавлю, что антрополог, исследуя захоронения современного человека, также обнаружил бы по скелетам накопление признаков патологий и старения. Неужели он тоже пришел бы к выводу о дегенерации и вырождении современного человека?

Определив возраст скелетов, Б. Куртéн установил, что смертность в первый год жизни достигала 41%, а ко времени наступления половой зрелости (примерно в 4,4 года) смертность составляла в сумме 75%. Впоследствии смертность особей значительно снижалась. Плодовитость пещерного медведя составляла 1, реже 2 детёныша, но данных для более определённых выводов получено недостаточно. По мнению Куртéна, данные по смертности свидетельствуют о действии среди пещерных медведей довольно интенсивного естественного отбора, хотя о его направленности, наличии определённых векторов судить возможности не было. Предположения о прекращении действия отбора или выживания

«нежизнеспособных мутантов» в свете приведённых результатов выглядят в высшей степени неубедительными.

Хотя изменчивость костных признаков пещерного медведя велика, она вряд ли превышает огромную и разноплановую изменчивость бурого медведя (Гептнер и др., 1967; Kurtèn, 1973; Барышников, 2007; Garshelis, McLellan, 2011), который и в наше время не проявляет признаков вымирания, и я не знаю мнений о его дегенерации. Внутридемовая изменчивость пещерного медведя вполне обыкновенная, хотя междемовая изменчивость к концу периода существования вида несколько возросла. Анализируя возможные факторы смертности вида, Б. Куртéн высказывает мнение, что при малом количестве размножающихся особей в пределах изолятов пещерного медведя (от 2 до 6), отдельные изоляты могли вымереть в сравнительно короткое время. Существенным, по его мнению, было и воздействие на популяции пещерного медведя со стороны человека.

Вымирание пещерного медведя нет оснований объяснять накоплением генетических аномалий, нарушением в соотношении полов, явлениями вымышленной дегенерации или действием весьма произвольно трактуемого естественного отбора. Объяснения на основе СТЭ проявляют и в данном случае свою недостаточность, что усугубляется неполнотой знаний биологии вымершего вида.

По мнению Н.К. Верещагина (1981), пещерный медведь был для человека своего рода мясным скотом, исследователь описывает возможные приёмы и орудия охоты. Более того, от пещерного медведя, как считает цитируемый автор, зависело благополучие европейского человечества.

Вымирание пещерного медведя происходило на фоне смены плейстоценовой фауны на голоценовую, что, видимо, было вызвано изменением климата (некоторое потепление, увеличение количества осадков) и наступлением лесов (Кузьмина, 1971; Верещагин, Барышников, 1977; 1985; Барышников, 2007; Маркова и др., 2008).

В сравнении с бурым пещерный медведь имел некоторые недостатки организации: узкие хоаны и укороченную голень, с чем были, видимо, связаны меньшая активность и подвижность

пещерного медведя (Верещагин, 1979), а также меньшая плодовитость. Пещерный медведь больше зависел от наличия пещер, в то время как бурый медведь вполне мог обходиться без них. Понятно, что человеку было легче истребить менее плодовитого пещерного медведя, особи которого концентрировались в пещерах. Наличие конкуренции этих видов медведей допускает Л.К. Габуния (1969). На мой взгляд, нелишне уточнить, что вряд ли существенной могла быть прямая конкуренция: более вероятно, что пещерный медведь легче истреблялся человеком и его место в природе постепенно занимал бурый медведь.

Преобладание в некоторых пещерах самок можно объяснить избирательностью поведения самих зверей: беременные медведицы выбирали наиболее укромные пещеры, где бы их никто, включая особей своего вида, не беспокоил. Возможно, истребление медведей человеком было избирательным: было легче добывать молодых зверей и самок, в то время как значительно более мощные самцы оказывались трудной добычей. Сохранялись самцы - долгожители, но микропопуляции, лишённые самок и приплода, естественно, были обречены на вымирание.

Несколько слов о вероятной роли отбора и других факторов эволюции. Популяции пещерного медведя могли бы приспособиться к меняющейся экосистеме на основе микроэволюционного механизма. Отбор, несомненно, действовал в популяциях этого вида, а смертность эмбрионов и детёнышей Б. Куртéн объяснял элиминацией носителей летальных и сублетальных мутаций. Однако плодовитость бурого медведя значительно выше таковой пещерного: 1-3, в среднем 2 медвежонка, но возможны 4 и более медвежат в одном помёте (Гептнер и др., 1967; Медведи.., 1993; Pazetnov, Pazetnov, 2005). Это означало заметно меньшие возможности для отбора в популяциях пещерного медведя, а микроэволюционный механизм в целом, видимо, не поспевал за сравнительно быстрым изменением внешних селектогенов, как это предполагал И.И. Шмальгаузен.

Важное место в вымирании пещерного медведя мог иметь межвидовой отбор: в пещерах его заместил пещерный человек,

а в экологической роли в составе экосистем, имея в виду прежде всего трофику, бурый медведь. Возможно, свою роль сыграл и экосистемный отбор, т. к. пещерный медведь вымирал в составе целой экосистемы.

Среди вероятных причин вымирания пещерного медведя можно назвать следующие: истребление и вытеснение человеком; существенное изменение экосистем в связи с динамикой оледенения; вытеснение бурым медведем; некоторые неудачные черты биологической организации вида в сравнении с бурым медведем. Список предполагаемых причин, которые могли усугубить вымирание пещерного медведя, несколько обширней (Viechman, 1987). **Вымирание пещерного медведя, видимо, было детерминировано комплексом из ряда факторов, в число которых входили межвидовой и экосистемный отбор**.

13.5.6. Вымирание динозавров

Проблема вымирания динозавров привлекает внимание не только учёных, но и очень широкого круга любознательных людей. Литература на эту тему огромна, для начала сошлюсь на более доступные источники (Габуния, 1969; Давиташвили, 1969; 1978; Мартинсон, 1990; Кэрролл, 1993; Диксон, 1994; http://www.ldeo.columbia.edu/edu/eesj/casestudies/ktbound.html).

Количество высказанных гипотез, авторы которых пытаются дать объяснение феномену столь значительного вымирания, давно исчисляется десятками, хотя точного их учёта, видимо, не ведётся. Г.Г. Мартинсон (1990) объединил такие гипотезы в три группы: экологические, космические и физиологические, однако количество групп можно и умножить.

В качестве ведущих факторов вымирания динозавров названы изменения климата, вариации в составе атмосферы, геохимические и гидрохимические причины, пищевые факторы, включая предполагаемые отравления динозавров покрытосеменными растениями, богатыми алкалоидами; в числе причин названы также конкуренция с млекопитающими, резкое усиление космической радиации, космические катастрофы вроде столкновения Земли с астероидом или кометой либо взрыва сверхновой звезды; морские трансгрессии, катастрофические эпизоотии, эволюционное старение таксонов

динозавров (броккизм) и т. д. Нет сомнения, что уже есть и ещё будут появляться новые гипотезы. В последние десятилетия появилось множество публикаций с обсуждением роли мощных факторов космической или планетарной природы, которые могли вызвать глобальные экологические катаклизмы и массовые вымирания, в том числе вымирание динозавров в конце мелового периода (Alvarez et al., 1980; Russell, 1982; Кауфман, 1986; Quinn, 1989; Raup, 1989; Benton, 1989; Тунгусский заповедник, 2003; http://www.walkinspace.ru/publ/6-1-0-76 и др.).

Динозавры - таксон уровня надотряда, в котором описано свыше 1000 видов; предполагается, что за всю историю существования надотряда было около 3000 родов. Хотя палеонтологи собирают кости и реконструируют скелеты динозавров более века, изучено пока около 5 тыс. скелетов (Russell, 1989), т. к. эти работы трудоемки и дороги. Поэтому полнота изученности динозавров увеличивается относительно небыстро. В то же время нет возможности в данной книге заниматься подробным обсуждением гипотез вымирания динозавров даже в пределах известной мне литературы. Я постараюсь найти подход к проблеме с позиции развиваемой концепции.

Среди эволюционистов, признающих ведущее значение либо биотических, либо абиотических факторов при объяснении причин вымирания биосистем, мне ближе позиция первых. Ведущую роль биотических факторов для вымирания видов утверждал уже Ч. Дарвин (1935), в этом вопросе у него достаточно единомышленников среди современных учёных (Габуния, 1969; Давиташвили, 1969; 1978; Maynard Smith, 1989). Я вполне разделяю это мнение: нет такого абиотического фактора в пределах биосферы Земли, к которому не приспособились бы живые системы.

Рассмотрим роль катастрофогенов. Хочу напомнить читателю о комплексном характере воздействия почти любого катастрофогена. С учётом этого обстоятельства попытка объяснить вымирание прямым воздействием любого катастрофогена (радиация, температура, химизм среды, ударная волна и т. д.) отражает лишь малую часть действительных событий в экосистеме, далеко не всегда самую важную для

биосистем. Как может подействовать усиление космической радиации? Вызвать целый ряд физико-химических изменений в разных слоях атмосферы, возможно - погубить некоторую часть живых систем. В основном же это действие оживит мутационную изменчивость биосистем, что с участием других факторов эволюции повысит сопротивляемость биосистем действию космических лучей и, возможно, оживит эволюцию по другим адаптивным направлениям. Биосфера Земли за миллиарды лет своей истории не однажды испытывала усиленные воздействия из космоса и готова к их повторению.

В течение большей части мезозоя динозавры были среди позвоночных четвероногих животных доминирующей группой, своего рода «начальниками» наземных и частично водных экосистем. Среди динозавров были растительноядные, хищные и многоядные формы, наземные, водные и полуводные, роющие и летающие, мелкие, средние, крупные и гигантские. Имелись динозавры с относительно крупным, как у птиц и млекопитающих, мозгом, с признаками живородности и гомойотермности. В течение всего мезозоя шла эволюция динозавров, включающая и вымирание многих таксонов. К концу мела скорость вымирания возросла, но и массовые вымирания растягивались на сотни, тысячи и миллионы лет. Однако есть достаточные основания говорить о катастрофически быстром вымирании в конце мелового периода (маастрихтский ярус) - быстром, разумеется, в геологических масштабах времени: если вся история существования динозавров длилась 160-165 млн. лет, то мел-палеогеновое вымирание длилось, по разным оценкам, от нескольких тысяч до 3,5 млн. лет (Benton, 1990).

Для начала представим совершенно невозможную в природе ситуацию, когда меловые экосистемы не испытывали бы вообще никаких достаточно мощных абиотических воздействий, соответствующих катастрофогенам. Даже и в этом случае со временем появились бы внутренние причины, которые разрушали бы биосистемы, включая популяции, виды, биоценозы и экосистемы (4.3), что привело бы к вымиранию некоторых динозавров. К примеру, насыщение экосистем разнообразными видами со временем обязательно вызовет

вымирание наиболее крупных форм (10.5.1), как это известно для истории четвероногих - от амфибий до млекопитающих (Шмальгаузен, 1969; Татаринов, 1987; Benton, 1989; Janis, Carrano, 1991). Среди современных млекопитающих и птиц также весьма уязвимы именно крупные виды. Отношения между разными динозаврами, видимо, не были идиллическими, все формы этих отношений (хищничество, паразитизм, конкуренция, сожительство и т. д.) были представлены и также могли привести к локальным вымираниям.

В действительности абиотические катастрофогены, как и во все времена, имели место и в мелу (4.3). Это могли быть колебания солнечной активности, извержения вулканов, землетрясения, засухи и наводнения, образование и исчезновение сухопутных мостов между материками и островами, пересыхание водоёмов, лесные пожары, изменение солёности водоёмов и проницаемости атмосферы для солнечных лучей, цунами и ураганы, а также многие другие факторы локального или более широкого масштаба действия. Конечно, катастрофогенами могли явиться и факторы биотической природы. Все эти факторы могли обусловить экологические катастрофы разного масштаба с множеством последствий в экосистемах, эти последствия могли прослеживаться в течение многих лет после действия первопричины. Например, при извержении вулкана может произойти выброс пепла, который загрязнит поверхность снежников и ледников в горах и ускорит их таяние, что усилит сток и явления речной эрозии и может оказать влияние на уровень озера, моря и даже Мирового океана. Это, в свою очередь, может привести в действие новую цепь причин и следствий, существенных для выживания биосистем.

Наконец, в мелу могли произойти и более редкие, но зато наиболее мощные события, которые, независимо от происхождения, могли вызвать глобальные катастрофы (13.5.4). Взрыв сверхновой звезды, столкновение с Землей астероида или кометы, падение на Землю нескольких крупных метеоритов, необычно сильные извержения вулканов, обширные лесные пожары в равной мере чреваты для биосферы глобальной катастрофой, каковая породит целый комплекс последствий,

каждое из которых может явиться причиной новых катастрофических изменений: это запылённость атмосферы и насыщение её ядовитыми газами и парами; снижение температуры атмосферы и подавление фотосинтеза растений; лишение корма для растительноядных животных вследствие пожаров или покрытия наземной растительности пеплом и т. д.

Многие последствия катастроф растягиваются на годы, столетия и тысячелетия вследствие разветвлённых и весьма протяжённых взаимодействий в экосистемах и между ними, что может проявиться, в частности, в изменении круговоротов вещества, поступления энергии и процессов осадконакопления, динамики химического состава атмосферы и гидросферы (Вернадский, 1967; 1994; Lovelock, 1987; Горшков, 1995; Андруз и др., 1999; Левченко, 2004; Горшков, 2007). Нет ничего удивительного в том, что вымирание определённых таксонов, последовавшее, к примеру, за взрывом сверхновой звезды, через биоценотические и экосистемные взаимодействия повлечёт за собой вымирания других биосистем, которые могут растянуться на тысячелетия. Такие грандиозные факторы разрушат многие земные экосистемы и даже биомы (Берггрен и др., 1986; Астероидно-кометная опасность, 2010), что само по себе уже сделает невозможным существование многих живых систем.

Катастрофоген такой мощности вызовет к жизни многие вторичные факторы достаточной мощности, которые обусловят новые, хотя и не столь масштабные, экологические катастрофы. Поэтому реальных причин, прямо или косвенно действовавших на динозавров и экосистемы, в которых они обитали, было множество. В вымирании динозавров свою роль могли сыграть многие катастрофогены. Если иметь в виду проблему в целом, то споры о конкретных, но предполагаемых причинах вымирания без надёжной фактической основы безосновательны: любая первопричина порождала множество вторичных и третичных факторов, проследить которые во всём их многообразии есть задача вряд ли выполнимая. Оговорюсь, что высказанная позиция не противоречит решению частных задач на основе новых методов по выявлению причинно-следственных зависимостей при вымирании отдельных биосистем, включая виды динозавров.

Относительно жизнеспособности динозавров было высказано много соображений разного уровня обоснованности. К утверждению В.А. Кордюма (1982, с. 143) о том, что в организации динозавров было много «несуразного, откровенно вредного», вряд ли стоит относиться серьёзно: подобные высказывания являются примерами логического нонсенса. Более внимательно отнесёмся к высказыванию В.А. Красилова (1984; 1986, с. 58), который пишет, что после биосферных кризисов вымирают наиболее приспособленные организмы (например, динозавры), а их место занимают менее приспособленные (млекопитающие). Это мнение выглядит парадоксальным. Напомню, что критерий приспособленности только один - выживание. Вне зависимости от уровня организации и частных признаков лучше приспособленными считаются только выжившие.

Меловые экосистемы подвергались, как и экосистемы других геологических периодов, действию катастрофогенов. Очень вероятно, что в конце периода (маастрихтский ярус) произошла одна из мощнейших в истории Земли катастроф, вызванных либо одним необычно сильным катастрофогеном, либо серией катастрофогенов более умеренной силы. Однако и один мощный катастрофоген породил бы серию вторичных катастрофогенов - различие по конечному результату вряд ли существенное. Произошло глубокое, хотя и неполное разрушение экосистем, чем была вызвана «цепная реакция» вторичных, третичных и т. д. последствий. Вымирали биосистемы различных уровней организации, но вымирания, конечно, растянулись на многие годы. Надо полагать, что в первую очередь вымирали наиболее уязвимые организмы, в том числе открыто живущие наземные животные. Вслед за ними могли вымереть и те биосистемы, что связаны с первыми через существенные биоценотические отношения.

Среди других организмов мела именно вымирание динозавров оказалось для учёных наиболее заметным. Динозавры существовали на протяжении всего мезозоя; они были очень разнообразны по размерам и строению, достаточно многочисленны и оставили после себя грандиозные следы былого обитания, в основном долго сохраняющиеся скелеты,

часто очень крупные. Известны находки кладок динозавров, цепочки окаменевших отпечатков конечностей. Исчезновение окаменелостей с признаками обитания динозавров в начале кайнозоя было очень показательным.

В частично разрушенных в результате мел-палеогеновой катастрофы экосистемах динозавры уже не могли быть «наиболее приспособленными». Вымирание при самых сокрушительных катастрофах, если уцелела хотя бы некоторая часть биосистем, не могло быть совершенно неизбирательным. Выживали биосистемы наиболее стойкие: защищенные лучше других, имеющие наиболее обширные ареалы, физиологически приспособленные ещё раньше к обитанию в наиболее суровых условиях. Однако в неменьшей степени избирательность проявила себя, видимо, впоследствии, когда на Земле функционировали полуразрушенные экосистемы и когда последние стали постепенно восстанавливаться. Здесь ещё более определённо заявил о себе вопрос: кто лучше приспособлен?

В истории планеты вымирание организмов всегда означало последующее появление или расширение ареалов других, часто именно более высоко организованных форм жизни (Давиташвили, 1969; 1978; Шмальгаузен, 1969; Кэрролл, 1993). Уже с триаса млекопитающие существовали в экосистемах Земли, однако при явном господстве динозавров они занимали подчинённое положение: не имели столь широкого распространения, экологического и таксономического разнообразия, их значение в экономике природы, видимо, было сравнительно небольшим. Мезозойские млекопитающие были, как правило, мелкими, многоядными, имели относительно высокие показатели плодовитости и достаточно типичные для класса черты организации (Татаринов, 1987; Benton, 1990; Кэрролл, 1993; http://de.wikipedia.org/wiki/S%C3%Säugetiere). В равных условиях, видимо, они превзошли бы динозавров по жизнеспособности, но условия не были равными на протяжении большей части мезозоя, т. к. многочисленные динозавры и другие пресмыкающиеся имели уже раньше выработанные адаптации уровня аллогенезов и к имеющимся экосистемам были приспособлены лучше, чем любые новые формы. Видимо,

это имел в виду В.А. Красилов (1986).

Произошедшая в конце мела экологическая катастрофа в корне изменила положение: и динозавры, и млекопитающие, выжившие после натиска стихии, оказались в сильно разрушенных экосистемах, где прежние адаптации себя уже оправдывали в меньшей степени. В новой обстановке решающую роль сыграли арогенезы, которыми уже располагали млекопитающие: гомойотермность, живорождение, кормление детёнышей молоком и проч. Возможно, не лишними оказались и аллогенные черты организации, сформировавшиеся у млекопитающих за миллионы лет на «задворках» арены жизни: мелкие размеры, высокая плодовитость, многоядность, хорошее обоняние и ночное зрение, другие адаптации к ночному образу жизни и т. д. Совершенно очевидно, что в данной ситуации, как и всегда, выживали наиболее приспособленные. Естественно, что уровень приспособленности палеогеновых млекопитающих следует измерять по отношению к условиям палеогена, а приспособленность меловых динозавров - к условиям их обитания в меловом периоде. Рискну также предположить, что среди меловых млекопитающих преобладали r-стратеги, в то время как среди динозавров, вероятно, было много K-стратегов. Именно популяции r-стратегов обладают потенциалом, позволяющим быстро выходить из фазы депрессии (Mac-Arthur, Wilson, 1967; Pianka, 1983; Пучковский, 2005а).

Млекопитающие относительно быстро занимали пустующие экологические ниши, лишая тем самым выживших динозавров возможности восстановить утраченные позиции в экосистемах. Занятие млекопитающими доминирующего положения в экосистемах Земли стало неизбежным, и в этом было естественное продолжение глобальной экологической катастрофы. Катастрофическое состояние экосистем - один из селектогенов. Снизилось сопротивление среды расселяющимся биосистемам. Другим селектогеном или даже группой их оказались таксоны-конкуренты. Млекопитающие явились селектогеном, направившим эволюционное продвижение динозавров, как потока жизни, по пути вымирания.

Однако ещё прежде млекопитающие обрели арогенные черты своей организации в конкурентной зависимости от

динозавров. При таком сопоставлении очевидно, что динозавры явились селектогеном, направившим эволюцию млекопитающих на путь арогенезов. В определённом смысле динозавры «много сделали» для прогрессивной эволюции млекопитающих и обрекли этим себя на последующее вымирание.

13.5.7. Было ли вымирание динозавров неизбежным?

Вымирание таксона означает полное отсутствие каких-либо его потомков (Шмальгаузен, 1969), т. е. прекращение соответствующего потока жизни. В таком случае полнота вымирания динозавров всё ещё есть проблема, т. к. высказано мнение, что потомками динозавров являются крокодилы и даже птицы (Айала, Кайгер, 1988; Кэрролл, 1993). Предполагается также, что, не случись в конце мела катастрофа, динозавры бы не вымерли и не позволили бы млекопитающим вытеснить их с арены жизни и даже остановили бы дальнейшую эволюцию млекопитающих (Russell, 1982). Предположение очень интересное, однако я склонен придерживаться иного мнения.

С моей точки зрения, главной причиной из разряда селектогенов были именно конкуренты, т. е. млекопитающие, которые вытеснили динозавров из экосистем Земли. Напомню, что свою роль в этом сыграли и катастрофогены, однако их роль была другой. Катастрофогены могут разрушить биосистемы и обеспечить их изменчивость, однако они не могут направить филогенез. В отсутствие конкурентов частично разрушенные биосистемы, в том числе и экосистемы, могут восстановить свою численность и состав. Таким же образом динозавры восстановили бы своё доминирование в экосистемах Земли. Однако у них были потенциальные заместители - одно из проявлений избыточности в экосистемах. Млекопитающие заняли положение, соответствующее их организационному статусу, а динозавры остались в прошлом. Катастрофогены лишь способствовали этому процессу. Если бы не случилась предполагаемая глобальная катастрофа, то обязательно произошли бы экологические катастрофы несколько меньшего масштаба. Результат, как я предполагаю, был бы более отдалённым, но в сущности таким же - воцарились бы млекопитающие.

Мы уже знаем, что элемент неопределённости существует в организации биосистем любого уровня (8.9.5), поэтому в любом эволюционном прогнозе элемент неопределённости также представлен (11.2.7). Возможно, что эволюция динозавров привела бы к формированию среди них теплокровных живородящих организмов того же уровня организации, что и млекопитающие. Тогда высокоорганизованные динозавры составили бы достойную конкуренцию другим группам динозавров и млекопитающим, что могло привести к доминированию первых в экосистемах Земли до последнего времени. **Успех в конкуренции обеспечивает не принадлежность к определённому таксону, а обладание наиболее универсальными и полезными признаками организации - арогенной и аллогенной**. Если бы выжили быстро прогрессирующие прямые потомки динозавров, то большинство из остальных таксонов динозавров, сохранивших прежний уровень организации, вымерли бы и в этом случае.

Динозавры как носители своего уровня организадии были обречены на вымирание, ибо в условиях мезозойских экосистем их организация неизбежно порождала (роль ПФ!) более высокую организацию. Носители высокой организации (млекопитающие) вытеснили динозавров, что было ускорено грандиозными катастрофами. Не все рептилии вымерли, но среди выживших очень незначительную долю составляют растительноядные формы, сравнительно немного видов с крупными особями, в суровых климатических условиях разнообразие рептилий ничтожно. Соответствующие экологические ниши оказались занятыми млекопитающими.

Подобным образом в конце кайнозоя млекопитающие «породили» человека, который при сравнении с млекопитающими явно проигрывает многим из них по множеству черт биологической организации (размеры, скорость передвижения, способность летать и плавать, кусаться, переносить суровые климатические условия, эффективно использовать богатые, но не для всех доступные пищевые ресурсы вроде клетчатки зелёных растений, муравьёв и термитов и проч.). Однако человек, вооружённый разумом,

речью, руками, социальностью и способностью преобразовывать среду обитания, столь же закономерно потеснил на арене жизни собратьев по классу, выступая в роли конкурента с более высокой организацией.

13.6. Резюме

Вымирать могут биосистемы любого уровня организации. Поиск действительных причин частных случаев вымирания труден и далеко не всегда может привести к определённому ответу. Для палеонтологических ситуаций, когда один таксон оказался со временем замещённым другим, экологически близким таксоном, достаточно считать, что первый таксон вытеснен более сильным конкурентом. Вымирание понимается как частный случай элиминации, которая, в свою очередь, является частью отбора. Согласно данным палеонтологии, во многих случаях вымирание является избирательным, в других же случаях доказать избирательность не удаётся. Теоретически вымирание всегда является избирательным, пока сохраняется часть жизнеспособных биосистем. Таксоны более крупные, как правило, имеют больше шансов на выживание, т. к. их суммарная избыточность значительней.

Скорость вымирания биосистем в сетке геологического времени неравномерна. Факты вымирания рассредоточены в истории Земли на всём её протяжении - чем мельче катастрофы, тем они обыкновенней и тем равномернее их распределение во времени. Периодичности вымираний на Земле соответствуют биокванты разных уровней, которые образуют собственную иерархию. Им соответствует иерархия вымираний - более или менее крупных. Факторы-катастрофогены могут вызвать быстрое или постепенное вымирание частично разрушенных биосистем. Селектогены задают вымираниям биосистем, даже наиболее массовых, избирательный характер. Взаимодействие катастрофогенов и селектогенов в микроэволюционном механизме эволюции позволяет допустить возможность и постепенного, и катастрофического этапов вымирания и филогенеза.

Вымирание пещерного медведя, видимо, было детерминировано комплексом из ряда факторов, в число которых входили межвидовой и экосистемный отборы.

Вымиранию способствовали истребление медведей человеком, конкуренция со стороны человека и, возможно, бурого медведя, смена экосистем. Предполагается, что в вымирании динозавров свою роль сыграли многие катастрофогены, подвергшие среду обитания разрушению. Млекопитающие явились селектогеном, направившим динозавров, как поток жизни, на путь вымирания. Динозавры могут пониматься как селектоген, направивший эволюцию млекопитающих на путь новых арогенезов и аллогенезов. Динозавры, как носители своего уровня организации, были обречены на вымирание. Рассматривается эффект Мышки - Репки: когда добавление единичного фактора (М-фактор), суммируясь с действием других факторов, вызывает движение биосистемы в ЭПВ к вымиранию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всё длительнее время, которое отделяет современность от той поры, когда создавали свои концепции первые эволюционисты-биологи. Всё меньше возможностей у активно работающих поколений их преемников, перегруженных новейшей информацией, вчитаться в обстоятельные труды Ж.Б. Ламарка, Ж. Кювье, Ч. Дарвина и других классиков эволюционной биологии и попытаться сформировать в меру правильное и в то же время – собственное понимание их текстов. Тому далёкому времени соответствовали свои социально-исторические условия, иные, чем сейчас, традиции устной и письменной речи, иное значение терминов и многие другие отличия. Многочисленные толкователи идей классиков биологии внесли свой колоссальный вклад в нагромождение Монбланов интерпретаций, знакомство с которыми рождает вопрос: эти ноотворные горы скорее конструктивны для эволюционной биологии, представляют собой излишние сущности, загромождающие пути к истине, или есть не всегда легко различаемый конгломерат того и другого?

Я склоняюсь к третьему, но для современных «альпинистов» от эволюционной биологии восхождение на ноотворные Монбланы становится всё более трудной задачей, чаще даже просто невыполнимой. Поэтому современные эволюционисты, обращаясь к идеям классиков, нередко берут на веру наиболее доступно изложенные, часто и громко повторяемые и далеко не лучшие интерпретации, созданные их последователями (в числе которых броккисты, дарвинисты, катастрофисты, ламаркисты и проч.), а далее, будучи склонны к творчеству и поискам совершенства, обновляют, развивают, исправляют эти интерпретации. Некоторые авторы не отказывают себе в удовольствии «поправить» творения Великого, не всегда сознавая, что такие «поправки» в истории эволюционной биологии уже были.

Для меня очевидно, что интерпретация интерпретаций, очень часто с применением метафор и иных средств из арсенала художественной литературы, обычно умножает неопределённость научных и учебных текстов (Лункевич, 1929;

Пучковский, 2012). Работа по истории эволюционных учений, тем более по выработке новых знаний, формированию более общих выводов и синтезу знаний, полученных разными поколениями учёных, должна иметь свои правила, свои ограничения и методологию в целом.

В теоретической части эволюционной биологии нужны строгие определения: по возможности краткие, строго определяющие элементарное эволюционное понятие, явление, закономерность, с чётко ограниченной сферой применения. Такие дефиниции должны быть предельно универсальны (в пределах этой сферы), их написание не должно давать оснований для разных интерпретаций даже представителям разных поколений эволюционистов. На основе таких определений должны строиться вербальные, математические и имитационные модели эволюционных ситуаций. На основе элементарно сформулированных дефиниций более реален и продуктивен продолжающийся синтез эволюционных идей из разных концепций (Пучковский, 2012). Желательно по возможности освобождать эволюционные концепции от многословных, допускающих разные толкования объяснений. Наличие строгой, лаконичной, универсальной для определённой сферы явлений дефиниции – показатель зрелости теоретического построения.

В последнее время всё большую популярность приобретает идея эволюции биосферы как целостной кибернетической системы, высказанная в трудах В.И. Вернадского и Дж.Э. Лавлока. Каждая отдельная биосистема эволюционирует как целое и как часть биосферы. В частности, в ходе длительной эволюции разум и соответствующую экологическую мощь (как конкурент и эдификатор) обрёл единственный биологический вид, прежде занимавший весьма скромное место в иерархии уровней живой материи и экономике природы. Однако теперь Человек разумный претендует на лидирующее положение в биосфере, и дело совсем не в осознанном желании отдельных личностей. Объяснение этого впечатляющего феномена следует искать в причинно-следственных отношениях, в реализации и саморазвитии ПФ биосферы. Огромен современный ареал человека, впечатляют его численность и биомасса, велико

влияние на вымирание и эволюцию биосистем. Человек невольно доказывает этим: широко бытующее представление о том, что эволюцией биосистемы безусловно управляет надсистема, нуждается в существенном пересмотре. Подсистемы также могут оказывать управляющее воздействие на биосистемы и надсистемы.

Наше время очень быстро превращает всех если не в экологов, то, во всяком случае, в экологически озабоченных людей. Однако ещё далеко до осознания людьми собственной роли в биосфере - роли в эволюции биосферы и её подсистем всех уровней организации. Среди причин такого положения не последнее место занимает досадный пробел в человеческих знаниях - отсутствие завершённой теории биологической эволюции. Процитирую труд Дж. Эвери (2006, с. 52): «Человеческая культурная эволюция началась всего мгновение назад в масштабе времени генетической эволюции и уже полностью изменила планету. Мы понятия не имеем, куда это приведёт».

Если человек не займёт достаточно активную позицию в решении глобальной экологической проблемы, то она всё равно разрешится при ведущей активности Природы, и в результате биосфера выживет. Насколько великими окажутся в этом случае потери для Человечества и выживет ли оно вообще - действительно неведомо. Главная идея, которую я провожу в своей книге, в том и состоит, что элементы прогнозирования уже сегодня достаточно реальны, а с развитием наших представлений о программной природе эволюционного процесса прогнозные модели будут обретать всё большую определённость и значимость для решения проблемы глобального противоречия между Человечеством и Природой.

Я вновь обращаюсь к мысли, с которой начал книгу: человек уже доказал свое могущество в умении разрушать биосистемы, но доказать свою способность целенаправленно и адаптивно управлять эволюцией биосистем он сможет только при наличии удовлетворительной теории биологической эволюции (ТБЭ). В монографии я назвал основные идейные блоки ТБЭ, некоторые инварианты из арсенала эволюционных понятий, необходимые для объяснения эволюции разных

уровней биологической организации. В иных случаях мною предложены версии, которые удобно обсуждать и подвергать критике, в других - обозначились явные пробелы в системе строящейся теории. Создание ТБЭ, превращение её в руководство для управления природными и социальными системами, осознание и освоение человечеством своей созидательной, эволюционной и управляющей роли в биосфере - вот важнейшие задачи, которые предстоит решить в самом ближайшем будущем учёным и наставникам.

Указатель терминов

Для каждого термина в указателе названы не более пяти регистраций. Термины, упомянутые в оглавлении (в названиях глав или разделов), в указатель не включены.

Автогенез 68, 72, 195, 267
Автономический 250, 258
Агамоспермия 294
Адаптивное поле 263
Адаптивный потенциал 122, 217
Адаптогенез 229, 234
Актуализм 37, 346
Аллогенез 56, 376, 381
Аллопатрия 185, 225, 259, 260
Амфимиксис 294
Анагенез 56, 332
Антропоморфизм 156, 191, 207
Арогенез 56, 125
Артефакт 366
Атавизм 119, 128
Банк семян 120
Биоквант 47, 80, 111, 201, 282
Биологическая теория эволюции (БТИ) 32, 142
Биологическое время 65, 253
Биологическое сигнальное поле 226
Биомогенез 175
Бипедия 279, 293
Бифуркация 102
Вид-двойник 258
Витализм 261
Генерация 48, 63, 119, 169, 217
Генопласт 104
Гибридизация 30, 105, 153, 201
Гигантизм 111, 284, 303
Гиперадаптация 122
Гиперморфоз 303
Гносеология 60, 210, 272
Гомойотермия 296, 300
Горизонтальный перенос 60, 75, 102, 112, 171
Давление жизни 80, 106, 111, 121, 149
Дегенеративный 364
Демогенез 173, 332
Дефектность 136, 139
Дефинитивность 31, 68
Дивергенция 59, 152, 180, 205, 247
Дискретность 65, 75, 81, 113
Диссимметричность 131,147
Дрейф подсистем 80, 102, 125, 217, 234
Живые ископаемые 79
Закон Долло 254, 292, 352
Закон эволюции 297
Идеализм 29, 140, 195, 235, 248
Избыточность 41, 80, 106, 122, 357
Изолят 82, 153, 335, 368
Изменчивость 30, 71, 95, 111, 137
Индустриальный меланизм 80, 89, 106, 169, 199
Инсуляризация 206, 305
Интродукция 124, 174, 208, 326, 342
Информационный фильтр 282, 285

Информационный шум 42, 130, 282
Квазибиосистема 63, 67
Кладогенез 56, 332
Клон 61
Комплементарность 42, 91, 113, 126, 150
Конвергенция 59, 180, 258,288
Констелляция 72, 346
Координация 198, 221, 291,303
Корреляция 160, 187, 198, 211, 230
Коэволюция 67, 109, 148, 197,220
Логический синтез 36, 45
Макромутация 105, 111, 114, 173
Макросистема 60
Маммализация 259
Мегаэволюция 47
Метапопуляция 61
Метафоричность 30, 190, 207
Механизм эволюции 73, 81, 106, 132, 255
Миграция 106, 121, 151, 183, 225
Микропопуляция 185, 355, 369
Микрофилогенез 51
Мобильные диспергированные гены (МДГ) 98
Моделирование 36, 45, 101, 315, 329
Модулярный организм 60
Мультимодация 306
Мультифункциональность 117, 126, 133, 214
Надсистема 59, 88, 101,169, 196
Нанизм 306
Направленность 65, 107, 170, 217, 250
Наследственность 75, 82, 103, 114, 137
Неадаптивный элемент организации биосистем (НЭО) 328
Недостаточность 37, 49, 65, 130, 160
Ноогенез 26, 44, 246, 308
Ноотворный 382
Оазис жизни 163, 293
Ограничение организации 112, 114, 198
Опережающее отражение 121, 209, 387
Органоид 57, 117, 172, 220
Ортоселекция 248
Островная биогеография 102, 321
Паразит 60,100, 127, 175,220
Параллелизм 156, 258, 288, 306
Панселекционизм 154
Переходная форма 58
Подсистема 42, 75, 99, 126, 165
Полиморфизм 107, 119, 152, 178, 214
Полиплоидизация 153
Полифилия 260
Поток генов 155
Поток жизни 20, 67, 111, 253
Правило Копа 205, 302
Принцип отбора 135, 147, 186
Приток биосистем 105, 114
Протофункция 126, 235, 241
Псевдослучайный 84, 98, 105, 165, 217
Регулятор 104, 155, 163, 189,

282
Редукционизм 38, 55, 73, 161, 331
Реинтродукция 124, 174
Рудимент 128, 216, 231
Сальтация 33, 91, 105, 173, 342
Самоорганизация 34, 73, 101, 211, 249
Сверхадаптация 122
Сверххищник 232
Свободная эволюция 232, 234
Селектоген 100, 151, 187, 196, 291
Селектогенез 141, 233
Селекционист 163, 185
Сетчатая эволюция 60
Сигнально-адаптивная гипотеза 123
Симбиогенез 60, 160, 238, 295
Симметричность 131, 133, 148
Синергетика 34, 46, 90, 135
Синкретизм 136, 147, 192, 207
Синтез идей 23, 36, 45
Синтез концепций 32, 45, 246
Синтетизм 136, 139, 147
Системы:
    диссипативная 73
    закрытая 77
    избирательно открытая 42
    открытая 42, 73
    селективная 50, 75
Сложность:
    микроэволюционная 85, 180
    филогенетическая 57, 180
Соматогенез 172, 332, 339
Сопротивление среды 80, 112, 190, 203, 251
Тавтологичность 165, 210, 213
Телеология 128, 243, 246
Теория эволюции 32, 142
Управление 35, 62, 105, 124, 209
Уровни организации 60, 93, 126
Уровни эволюции 55
Фазовый переход 92
Фазы биокванта:
    акцептивная 77, 99, 111, 202
    стабильная 77, 81, 201
Факторы эволюции:
    абиотический 195, 200
    адаптирующий 100,147
    антропогенный 70, 278
    биотический 70, 346
    внешний 68, 200, 248
    внутренний 68, 77,112
    вторичный 95, 112,374
    вызывающий 73, 205
    канализирующий 266
    микроэволюции 53, 114, 188
    направляющий 205,292
    первичный 112, 114
    псевдослучайный 252, 266
    филогенеза 81, 189, 207, 266, 278
    центробежный 266
Фауна 62, 67
Фауногенез 63
Филетическая эволюция 149
Филогенетика 35, 51, 63,302
Филогенетический сдвиг 52, 83, 149, 172, 196
Филогеография 51

Филоценогенез 59, 342
Флора 62, 98, 288, 321, 351
Флорогенез 63
Формы естественного отбора:
балансирующий 108, 157
биоценотический 55, 157, 175
ведущий 145, 149
видовой 157
групповой 157
дестабилизирующий 98, 155
дизруптивный 108, 152, 179
добиологический 112, 125
доместикационный 155, 340
зачатковый 159
индивидуальный 111, 201
канализирующий 150
кин-отбор 173, 179
искусственный 98, 155, 230
массовый 111, 201
межвидовой 167, 174, 187, 304, 380
межпопуляционный 110, 167, 174, 304
многоуровневый 171, 173
на альтруизм 179
небиологический 147
отрицательный 156, 166
положительный 156, 166
полинуклеотидный 142
половой 137, 197
предбиологический 112, 147
реципрокный 148, 185
средовый 157
стабилизирующий 145, 150, 280
уравновешивающий 108
центростремительный 152
частотнозависимый 202
Фундаментальная теорема 138
Хиральная чистота 132
Холизм 38, 129
Хорономический 250
Ценозогенез 174, 332, 335
Цикличность 78, 81, 180,350
Цитогенез 172, 332
Эволюционика 34, 36, 45
Эволюционное пространство-время (ЭПВ) 63, 196, 203,216, 250
Эволюционные концепции:
автогенетизм 248
антидарвинизм 29, 134, 144, 228
бокового (горизонтального) переноса 60,75,102
броккизм 249, 325, 371
вейсманизм 54
дарвинизм 30, 35, 82, 142, 227
катастрофизм 33, 90, 113, 357
квантовой эволюции 231
когерентной эволюции 92
концепция Геи 182, 286
ламаркизм 249
мутационизм 30, 92
нейтрализм 31, 86, 117, 210, 214
неодарвинизм 33, 54, 136

неокатастрофизм 31,41, 90, 181, 357
номогенетизм 30, 33, 41
ортогенетизм 40, 247, 257
программного филогенеза 180, 199, 267, 275, 285
пунктуализм 33, 92, 181, 344
сальтационизм 33, 92, 181, 344
селектизм 90, 113
СТЭ 33, 47, 55, 72, 110
финализм 33, 245, 267
эклектическая 248
эксплузивной эволюции 92
эктогенетизм 248, 261
Эклектизм 29
Эктосоматический 232, 238, 255, 287, 306
Элиминация:
избирательная 166, 168, 187
катастрофическая 187, 271
неизбирательная 166, 168, 187
Энтосоматический 228, 238, 287, 294, 306
Эписелекционный 89, 156, 232
Эпифеномен 89, 132, 253, 307
Эффект бутылочного горлышка 85, 201
Ядостойкая раса 80, 199, 253, 324

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Абакумов В.А. К проблеме эволюции пространственно-временных отношений биологических систем // Философские проблемы эволюционной теории. М.: Наука, 1971. Ч. 1. С. 84-95.

Абелев Г.И. История клонально-селекционной теории // Природа. 2002. № 11. С. 75-80.

Августинек З. Физический детерминизм // Закон, необходимость, вероятность. М.: Прогресс, 1967. 367 с.

Агаев М.Г. Экспериментальная эволюция (На примере модельных популяций автогамных растений). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. 272 с.

Агол И. Диалектический метод и эволюционная теория. М.; Л: Гос. изд-во, 1927. 150 с.

Айала Ф.Дж. Механизмы эволюции // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 33-65.

Айала Ф.Дж. Эволюция: молекулярная биология предлагает эффективные методы реконструкции филогении // Журнал общей биол. 1986. Т. 47, № 4. С. 479-493.

Айала Ф.Дж., Кайгер Дж. Современная генетика: в 3-х т. Т. 1. М.: Мир, 1987. 295 с.

Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: в 3-х т. ТТ. 2, 3. М.: Мир, 1988. 2. 368 с., 335 с.

Акаевский А.И. Анатомия домашних животных: Учебник. М.: Колос, 1984. 443 с.

Акифьев А.П. Избыточная ДНК – генетическая квадратура круга? // Природа. 2004. № 10. С. 3-11.

Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1963. 370 с.

Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 422 с.

Александров А.Д. Философское содержание и значение теории относительности // Философские проблемы современного естествознания. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 93-136.

Александров В.Я. Трудные годы советской биологии. Записки современника. СПб.: Наука, 1992. 262 с.

Александров Л.А. Естественный отбор и программирование эволюции // Макроэволюция: Материалы I Всесоюз. конференции по проблемам эволюции. М.: Наука, 1984. С. 57-58.

Александрова В.Д. О возможности применения идей и методов кибернетики в лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 501-510.

Алексеев А.С. Вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя // Природа. 1986. № 1. С. 57-60.

Алексеев А.С., Мейен С.В. Связь палеонтологии с другими научными дисциплинами // Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 210-232.

Алексеев В.А. Основы дарвинизма. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. 440 с.

Алексеев В.П. Человек: эволюция и таксономия. М.: Наука, 1985. 286 с.

Алёхин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. 216 с.

Алещенко Г.М., Букварёва Е.Н. Двухуровневая иерархическая модель оптимизации биологического разнообразия // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 1. С. 5-15.

Алёшин В.В., Петров Н.Б. Условно нейтральные признаки //Природа. 2003. № 12. С. 25-34.

Аллен Дж., Нельсон М. Космические биосферы. М: Прогресс, 1991. 128 с.

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 2-е изд. М.: Наука, 1989. 328 с.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / под ред. Ю.П.Алтухова. М.: Наука, 2004. 619 с.

Алтухов Ю.П., Шереметьева В.А. Гетерозиготность генома и долголетие человека // ДАН. 2000. Т. 371, № 5.

Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: в 3-х т. 2-е изд. М.: Мир, 1994. 517 с. 539 с. 504 с.

Анатомия кризисов / А.Д. Арманд, Д.И. Люри, В.В. Жерихин. и др. М.: Наука, 1999. 238 с.

Андруз Дж., Бримблекумб П., Джикелз Т., Лисс П. Введение в химию окружающей среды / пер. с англ. М.: Мир, 1999. 271 с.

Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968. 547 с.

Аптер М. Кибернетика и развитие. М.: Мир, 1970. 215 с.

Арманд А.Д. Критические состояния экосистем // Экосистемы в критических состояниях. М.: Наука, 1989. С. 23-41.

Аскин Я.Ф. Проблема времени. Её философское объяснение. М.: Мысль, 1966. 200 с.

Астауров Б.Л. На пути к теоретической биологии. Т.1: Пролегомены. М.: Мир, 1970. 181 с.

Астафьев Б.А., Яроцкий Л.С., Лебедева М.П. Экспериментальные модели паразитозов в биологии и медицине. М.: Наука, 1989. 238 с.

Астероидно-кометная опасность: вчера, сегодня, завтра / под ред. Б.М. Шустова, Л.В. Рыхловой. М.: Физматлит, 2010. 384 с

Ахундов М.Д., Баженов Л.Б. Эволюция, нелинейность и марксизм // Природа. 1991. № 4. С. 3-10.

Ашофф Ю. Обзор биологических ритмов // Биологические ритмы. М.: Мир, 1984. Т. 1. С. 12-21.

Бабков В.В. Линия Дарвина и линия Бэра в русской теоретической биологии // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 33-59.

Баблоянц А. Молекулы, динамика и жизнь. Введение в самоорганизацию материи. М.: Мир, 1990, 375 с.

Багоцкий С.В. Ресничные простейшие — кто они? // Природа. 1991. № 1. С. 65-69.

Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 296 с.

Балобаев В., Шепелев В. Космопланетарные климатические циклы и их роль в развитии биосферы Земли // Докл. РАН. 2001. Т. 379. № 2. С. 247-251.

Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н. Териология: учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1963. 396 с.

Баранецкий Г.Г., Гринюк Ю.Г., Базюк О.Ф. Антропогенные лесные биогеоценозы и эндоэкогенетические сукцессии // Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности: тезисы Всесоюз. совещ. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1988. С. 26-27.

Бараш М.С. Великое вымирание биоты – результат астероидной атаки? // Природа. 2011. № 6. С. 43-44.

Барышников Г.Ф. Медвежьи (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука, 2007. 541 с.

Барлуа Ж. Ископаемые завтрашнего дня // Наука и жизнь. 1970. № 10. С. 100-104.

Барсков И.С. Морфофункциональный анализ спирально свернутой раковины головоногих моллюсков // Современная палеонтология: Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра. 1988. Т. 1. С. 139-159.

Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 296 с.

Бауэр Э.С. Теоретическая биология. М.; Л.: ВИЭМ, 1935. 206 с.

Бауэр Э.С. Теоретическая биология. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 280 с.

Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 352 с.

Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации // Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981. С. 53-66.

Белянова Л.П. Лауреаты Нобелевской премии 2001 года. По химии – У.Ноулс, Р.Нойори, Б.Шарплесс // Природа. 2002. № 1. С. 69-72.

Бенсон Р.Г. Завершённость, непрерывность и здравый смысл в исторической геологии // Катастрофы и история Земли: Новый униформизм. М.:

Мир, 1986. С. 42-88.

Беньковский Л.М. Некоторые материалы по экологии сахалинского медведя // Экология, морфология, охрана и рациональное использование медведей: материалы совещ. М.: Наука, 1972. С. 10-13.

Берг Л.С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Пг.: Гос. изд-во, 1922а. 306 с.

Берг Л.С. Борьба за существование и взаимная помощь. Пг.: Время, 1922б. 34 с.

Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922—1930. Л.: Наука, 1977. 387 с.

Берг Р.Л. Генетика и эволюция. Избранные труды. Новосибирск: Наука, 1993. 284 с.

Бергер В.Я. Методологические аспекты изучения адаптивных явлений // Вопросы теории адаптации. Л.: ЗИН АН СССР, 1987. С. 13-30.

Берггрен У.А., Кауверинг Ван Дж.А., Гулд С.Дж. и др. Катастрофы и история Земли: Новый униформизм. М.: Мир, 1986. 471 с.

Бердников В.А. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука, 1990. 251 с.

Бердников В.А. Эволюция и прогресс. Новосибирск: Наука, 1991. 192 с.

Березина Е.С. Морфологические особенности беспородных собак. Омск: Изд-во ОмГТУ, 2007. 110 с.

Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. 593 с.

Берман 3.И., Завадский К.М., Зеликман А.Л. и др. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. 489 с.

Бернал Д. Возникновение жизни. М.: Мир, 1969. 392 с.

Берталанфи Л. фон. История и статус общей теории систем // Системные исследования: Ежегодник. М.: Наука, 1973. С. 20-38.

Бестужев-Лада И.В. Рабочая книга по прогнозированию. М.: Мысль, 1982. 430 с.

Бехтерева Н.П. Магия мозга и лабиринты жизни. Доп. изд. М.: АСТ; СПб.: Сова, 2008. 383 с.

Беэр С.А. Паразитизм // Природа. 1996. № 12. С. 19-26.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.

Биологический энциклопедический словарь / под ред. М.С. Гилярова. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

Блох Ю.И. Природные катастрофы и революции в религиях // Природа. 2011. № 6. С. 60-73.

Бляхер Л.Я. Проблема наследования приобретённых признаков (история априорных и эмпирических попыток её решения). М.: Наука, 1971. 183 с.

Богданов А.А. Всеобщая организационная наука. Тектология. 3-е изд. Л.; М.: Книга, 1927. 268 с.

Богданов А.А. Всеобщая организационная наука. Тектология. М.;

Экономика, 1989. Кн. 1. 304 с; кн. 2. 351 с.

Боголюбский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Сов. наука, 1959. 593 с.

Боертон П. Методологические проблемы соотношения микро- и макроэволюции // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. М.: Наука, 1981. С. 12-13.

Бойко В.С. Диалектика внешнего и внутреннего в эволюции живых систем // Диалектико-материалистический анализ основных понятий биологии и химии. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968. С. 79-89.

Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

Бондарев А.Я. Волк юга Западной Сибири и Алтая: монография. Барнаул: Изд-во Барнаул. гос. пед. ун-та, 2002. 172 с.

Борзенков В.Г. Философские основания теории эволюции. М.: Знание, 1987. 64 с.

Бородин П.М. Хромосомные механизмы стабилизации комбинативной изменчивости // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 125-137.

Борхвардт В.Г. Адаптивность, отбор и направленная эволюция // Вестник Ленингр. ун-та, 1983. № 21. С. 6-15.

Ботнариус Н. Целостность биологических систем и некоторые основные биологические проблемы // Философские вопросы биологии и биокибернетики. М.: АН СССР, 1970. Вып. 3. С. 51-67.

Ботнарюк Н. Некоторые теоретические вопросы соотношения целостных биологических систем // Проблемы целостности в современной биологии. М.: Наука, 1968. С. 74-84.

Бочков Н.П. Клиническая генетика: учебник. М.: Изд-во: ГЭОТАРМЕД. 2002. 457 с.

Будыко М.И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 488 с.

Будыко М.И. Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 76 с.

Будыко М.И. Антропогенные изменения климата // Природа. 1986. № 8. С. 14-21.

Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 318 с.

Бунге М. Причинность. Место принципа причинности в современной науке. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 511 с.

Быков Б.А. Биогеоценоз и эволюция // Флора и растительные ресурсы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1975. С. 23-35.

Вавилов А.М. Экологические последствия гонки вооружений. М.: Международные отношения, 1984. 176 с.

Вавилов Н.И. Избранные сочинения. Генетика и селекция. М.: Колос, 1966. 559 с.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Классики советской генетики. 1920—1940. Л.: Наука, 1968. С. 9–57.

Вавилов Н.И. Пять континентов. М.: Мысль, 1987. 173 с.

Вагнер Г.А. Научные методы датирования в геологии, археологии и истории. М.: Техносфера, 2006. 576 с.

Валентайн Дж.У. Эволюция многоклеточных растений и животных // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 149-172.

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 246 с.

Васильева Л.Н. Классификация организмов и структурализм в биологии // Журнал общей биол. 2001. № 5. С. 371-385.

Вейк Д. Предисловие к американскому изданию книги И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» // Журнал общей биол. 1990. Т. 51, № 4. С. 563-566.

Вейсман А. Лекции по эволюционной теории. Пг., 1918. 357 с.

Вейсман А., Спенсер Г. Естественный подбор. СПб., 1894. 57 с.

Величко А.А. Возможное будущее земных ландшафтов // Природа. 1992. № 12. С. 8-16.

Верещагин Н.К. Сравнительная краниологическая характеристика ископаемых и живущих медведей // Экология, морфология, охрана и использование медведей: материалы совещ. М.: Наука, 1972. С. 13-15.

Верещагин Н.К. Почему вымерли мамонты. Л.: Наука, 1979. 194 с.

Верещагин Н.К. Записки палеонтолога. По следам предков. Л.: Наука, 1981. 166 с.

Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Ледниковая теория и палеофаунология // Изв. Всесоюз. геогр. общ-ва. 1977. Т. 109, № 2. С. 122-129.

Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 131. С. 3-38.

Вермель Ю.М. Эскизы о факторах, направляющих эволюцию // Тр. НИИ зоологии. 1931. Т. 4, вып. 3. С. 5-126.

Вернадский В.И. Биосфера. М.: Мысль, 1967. 376 с.

Вернадский В.И. Философские мысли натуралиста. М.: Наука, 1988. 520 с.

Вернадский В.И. Начало и вечность жизни. М.: Сов. Россия, 1989. 704 с.

Вернадский В.И. Труды по философии естествознания. М.: Наука, 2000. 504 с.

Вилли К., Детье В. Биология (биологические процессы и законы). М.: Мир, 1975. 822 с.

Винер Н. Кибернетика. М.: Сов. радио, 1958а. 215 с.

Винер Н. Кибернетика и общество. М.: Изд-во иностр. лит., 1958б. 200 с.

Винер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. 2-е

изд. М.: Сов. радио, 1968. 326 с.

Винер Н. Творец и будущее. М.: ООО Издательство АСТ, 2003. 732с.

Виноградов А.В. Интродукция – социально-экологическое преступление // Охрана дикой природы. 2005. № 2 (32). С. 4-8.

Виноградов Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазивных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М.: ГЕОС, 2012. 186 с.

Вишаренко В.С. Детерминация в биологических процессах. Л.: Наука, 1975. 87 с.

Волькенштейн М.В. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. 1984. Т. 143, вып. 3. С. 429-466.

Волькенштейн М.В. Энтропия и информация. М.: Наука, 1986. 192 с.

Волькенштейн М.В. Эволюция и физика // Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука, 1989. С. 228-244.

Воробьева Э.И. От рыб к четвероногим // Природа. 1989. № 5. С. 23-26.

Воробьева Э.И. Стратегии эволюционного синтеза и морфология // Журнал общей биол., 1990. Т. 51, № 3. С. 291-303.

Воробьева Э.И., Мейен С.В. Морфологические исследования в палеонтологии // Современная палеонтология: Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 1. С. 80-123.

Воронов А.Г. Биогеография с основами экологии. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1987. 264 с.

Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А., Мяло Е.Г. Биогеография с основами экологии: учебник. – 4-е изд. М.: Изд-во МГУ: Изд-во Высшая шк., 2002. 392 с.

Воронцов Н.Н. Адаптивность и нейтрализм в эволюции // Экологическая генетика и эволюция. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 74-102.

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция, 1999. 640 с.

Воронцов Н.Н. Экологические кризисы в истории человечества // Эволюция, экология, биоразнообразие: материалы конф. памяти Николая Николаевича Воронцова (1934-2000), Москва, 26-27 декабря 2000 г. М.: Издат. отдел УНЦ ДО, 2001. С.179-193.

Габуния Л.К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси: Мецниереба, 1969. 234 с.

Габуния Л.К. Вымершие и вымирающие виды. М.: Знание, 1976. 64 с.

Гайдук В.Е. Ритмы линьки зверей с сезонным диморфизмом окраски шерстного покрова // Журнал общей биол., 1983. Т. 44, № 2. С. 269-279.

Галактионов В.Г. Очерки эволюционной иммунологии. М.: Наука, 1995. 256 с.

Галимов Э.М. Феномен жизни: Между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. 3-е изд. М.: Кн.

дом «Либроком», 2009. 256 с.

Галл Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции (историко-критический анализ отечественных ботанических исследований). Л.: Наука, 1976. 155 с.

Гамалей Ю.В. Эволюция клеточных систем и жизненных форм растений // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. (21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб.: Нестор-История, 2010. С. 479-497.

Гарднер М. Этот правый, левый мир. М.: Мир, 1967. 286 с.

Гарутт В. Е. Происхождение слонов Elefantidae и пути их филогении // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 149. С. 15-33.

Гаузе Г.Ф. Естественный отбор у животных // Зоол. журнал 1939. Т. 18, вып. 4. С. 557-571.

Гаузе Г.Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 5-105.

Гвиннер Э. Годовые ритмы: общая перспектива // Биологические ритмы. Т. 2. М.: Мир, 1984. С. 44-54.

Генерозов В.Я., Голубин Ф.А. Дичный промысел в СССР и торговля его продуктами. М.: Всекохотсоюз, 1929. 183 с.

Георгиевский А.Б. Преадаптация и её роль в прогрессивной эволюции // Журнал общей биол., 1971. Т. 32, № 5. С. 573-583.

Георгиевский А.Б. Проблема преадаптации. Историко-критическое исследование. Л.: Наука, 1974. 148 с.

Георгиевский А.Б. Видовые адаптации и групповой отбор // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 247-255.

Георгиевский А.Б. Дарвинизм. М.: Просвещение, 1985. 271 с.

Георгиевский А.Б. Эволюция адаптаций (историко-методологическое исследование). Л.: Наука, 1989. 189 с.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Морские коровы и хищные // Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. школа. 1967, Т. 2. ч. 1. 1004 с.

Гептнер В.Г., Слудский А.А. Млекопитающие Советского Союза. Хищные. М.: Высш. школа, 1972. Т. 2, ч. 2. 552 с.

Гершензон С.М. Рецензия на книгу В.И. Назарова «Учение о макроэволюции» // Вестник зоол. 1992. № 5. С. 85-86.

Гиляров А.М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. 2002. № 11. С. 71-74.

Гиляров А.М. Становление эволюционного подхода как объяснительного начала в экологии // Журнал общей биол. 2003. Т. 64, № 1. С. 3-22.

Гиляров А.М. От экологических ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. 2007. № 11. С. 29-37.

Гиляров М.С. Закономерности и направления филогенеза // Журнал общей биол., 1970. Т. 31, № 2. С. 179-188.

Гиляров М.С. Экологически автотрофные животные и их особенности // Успехи современной биологии. 1983. Т. 96, вып. 1 (4). С. 3-12.

Глазер Р. Биология в новом свете. М.: Мир, 1978. 172 с.

Глазко В.И., Глазко Г.В. Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике: в 2-х т. М.: ИКЦ «Академкнига», Изд-во «Медкнига», 2008. 1201 с.

Глазкова Е.А., Глазков П.Б. Таинственный архипелаг в Финском заливе // Природа. 2007. № 1. С. 53-66.

Глик Б., Пастернак Дж. Молекулярная биотехнология. Принципы и применение. М.: Мир, 2002. 589 с.

Глотов Н.В. Необходимость эколого-генетического синтеза в теории микроэволюции // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 45-56.

Глушков В.М. О кибернетике как науке // Кибернетика. Мышление. Жизнь. М.: Мысль, 1964. С. 53-61.

Глушков В.М., Граков Н.Н., Козловский И.С. и др. Управление популяциями охотничьих животных. Киров: ВНИИОЗ, 1999. 212 с.

Глущенко И.Е. Дарвинизм живет и развивается. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 217 с.

Голдовский А.М. Биохимия и проблемы эволюции // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3. С. 57-82.

Голубев В.С. Введение в синтетическую эволюционную экологию. М.:Папирус Про, 2001. 320 с.

Голубец М.А. Биотическая эволюция: сущность, условия, факторы, особенности // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту: Изд-во ин-та зоол. и ботан. АН ЭССР, 1984. С. 50-52.

Гольцман М.Е. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Зоология позвоночных. 1983. Т. 12. С. 71-150.

Горшков В.В., Горшков В.Г., Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С., Макарьева А.М. Биотическая регуляция окружающей среды // Экология. 1999. № 2. С. 105-113.

Горшков В.В., Горшков В.Г., Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С., Макарьева А.М. Информация в живой и неживой природе // Экология. 2002. № 3. С. 163-169.

Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: Наука, 1995. 470 с.

Горшков С.П. Учение о биосфере. Введение. М.: Географический факультет МГУ, 2007. 118 с.

Граве П.С. Об адаптации в живых системах // Адаптивные системы. Вып. 1. Рига: Зинатне, 1972. С. 113-125.

Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.

Гратц Н.Г. Возникающие и возобновляющиеся трансмиссивные заболевания в Европе // Успехи современной биологии. 2005. Т. 125, № 1. С. 3-13.

Гретенер П.И. Размышления о «редком событии» и связанных с ним представлениях в геологии // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 89-102.

Гржимек Б. Экологические очерки о природе и человеке. М.: Прогресс, 1988. 640 с.

Григорьева Е.Н. О возможных причинах смены флор и фаун // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка. 1971. № 5. С. 14-16.

Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3 т. М.: Мир, 1990. Т. 1. 368 с; Т. 2, 325 с; Т. 3. 376 с.

Гринченко С.Н. Системная память живого (как основа его метаэволюции и периодической структуры). М.: ИПИРАН, Мир, 2004. 512 с.

Гринченко С.Н. Метаэволюция (систем неживой, живой и социально -технологической природы). М.: ИПИРАН, 2007. 456 с.

Гродзинский Д.М. Надёжность растительных систем. Киев: Наук. думка, 1983. 368 с.

Гродинз Ф. Теория регулирования и биологические системы. М.: Мир, 1966. 254 с.

Гродницкий Д.Л. Критика неодарвинизма // Журнал общей биол. 1999. Т.60, №5. С. 488-509.

Грэхэм Л.Р. Естествознание, философия и науки о человеческом поведении в Советском Союзе. М.: Политиздат, 1991. 480 с.

Гулд С.Дж. В защиту концепции прерывистого изменения // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 13-41.

Гумилёв Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. М.: Айрис-пресс, 2003. 560 с.

Гурвич А.Г. Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей. М.: Наука, 1991. 287 с.

Густафссон О. Н.Н. Вавилов и параллельная изменчивость // Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981. С. 40-53.

Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зелёного растения М.: Мир, 1983. 549 с.

Давиташвили Л.Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969.

440 с.
Давиташвили Л.Ш. Эволюционное учение. Т. 1. Тбилиси: Мецниереба, 1977. 477 с.
Давиташвили Л.Ш. Эволюционное учение. Т. 2. Тбилиси: Мецниереба, 1978. 523 с.
Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 308 с.
Данилкин А.А. Оленьи (Cervidae). М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
Данилкин А. Государственное управление ресурсами дичи: нужно менять менеджеров и систему // Охота и охотничье хозяйство. 2012. № 5. С. 1-4.
Данилова Е.И. Эволюция руки. Киев: Вища школа, 1979. 367 с.
Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С. Экологический вызов и устойчивое развитие. М.: Прогресс-Традиция, 2000. 415 с.
Даниэл М. Жизнь и смерть на вершинах мира. М.: Мысль, 1980. 200 с.
Дарвин Ч. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 1. Изменения животных и растений под влиянием одомашнивания. Ч. 1. М.; Л.: Гос. изд-во, 1928. 364 с.
Дарвин Ч. Происхождение видов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 630 с.
Дарвин Ч. Происхождение видов. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 762 с.
Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». М: Географгиз, 1954. 406 с.
Даревский И.С. Эволюция и экология партеногенетического размножения у пресмыкающихся // Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 89-109.
Даревский И.С. Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся // Журнал общей биол. 1995. Т. 56, № 3. С. 310-316.
Дарлингтон Ф.Дж. Зоогеография: Географическое распространение животных. М.: Прогресс, 1966. 519 с.
Деборин Г.А. Проблема возникновения жизни на Земле // История биологии (с начала XX века до наших дней). М.: Наука, 1970. С. 437-448.
Девятова С.В. Религия и наука: Шаг к примирению? М.: Изд-во МГУ, 1993. 168 с.
Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинёв, Молдавская Сов. Энциклопедия, 1989. 406 с.
Депенчук Н.П., Крисаченко В.С. Экология и теория эволюции (методический аспект). Киев: Наук. думка, 1987. 240 с.
Депере Ш. Превращения животного мира. 2-е изд. Пг., 1921. 271 с.
Дёжкин В., Снакин В., Сафонов В. Глобальный компромисс ради возрождения природы // Охота и охотничье хозяйство. 2010. № 9. С. 14-18.
Джеффри Ч. Биологическая номенклатура. М.: Мир, 1980. 119 с.

Джилберт Л. Организация пищевой сети и охрана неотропического разнообразия // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 28-54.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

Джон Б., Дербишир Э., Янг Г. и др. Зимы нашей планеты. М.: Мир, 1982. 336 с.

Джордж Ф. Основы кибернетики. М.: Радио и связь, 1984. 272 с.

Дзержинский Ф.Я. Выявление адаптивности и реконструкция процесса адаптации // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 2. С. 196-205.

Дикерсон Р.Е. Химическая эволюция и происхождение жизни // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 67-108.

Диксон Д. Динозавры: Иллюстрированная энциклопедия. М.: Московский клуб, 1994. 144 с.

Динесман Л.Г., Князев А.В., Болд Г. К истории охоты и скотоводства в Монголии // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол., 1986. Т. 91, № 1. С. 31-37.

Дичев Т.Г., Тарасов К.Е. Проблема адаптации и здоровье человека (методологические и социальные аспекты). М.: Медицина, 1976. 184 с.

Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Ерофеева Е.А. Механизмы ограничения круга опылителей у иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*) и двух видов гераней (*Geranium palustre* и *G. Pratense*) // Журнал общей биол. 2000. Т. 61, № 2. С. 181-197.

Добжанский Ф.Г. Генетика и происхождение видов. М.; - Ижевск: Институт компьютерных исследований, НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2010. 384 с. (издана в 1937-1951 гг. в США).

Докинз Р. Эгоистичный ген. М.: Мир, 1993. 318 с.

Долин В.Я. Критика антропоморфизма в биологии // Система. Симметрия. Гармония. М.: Мысль, 1988. С. 144-155.

Дольник В.Р. Этологические экскурсии по запретным садам гуманитариев // Природа. 1993. № 1, 2. С. 72-85; 73-84.

Дольник В.Р. Непослушное дитя биосферы: Беседы о человеке в компании птиц и зверей. М.: Педагогика-Пресс, 1994. 208 с.

Дорст Ж. До того как умрёт природа. М.: Прогресс, 1968. 415 с.

Дубинин Н.П. Общая генетика. М.: Наука, 1976. 690 с.

Дубинин Н.П. Синтетическая теория эволюции // Экологическая генетика и эволюция. Кишинёв: Штиинца, 1987. С. 7-49.

Дубинин Н.П. История и трагедия советской генетики. М.: Наука, 1992. 384 с.

Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 591 с.

Дымина Г.Д. Онто- и филогенез. Объём основной эволюирующей

единицы фитоценозов. Препринт. Новосибирск: СО АН СССР, 1987. 52 с.

Дяченко С.С., Синяк К.М., Дяченко Н.С. Патогенные вирусы человека. Киев: Здоровья, 1980. 448 с.

Егоров Ю.В. Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 176 с

Ерофеев П.Н. Рожденный вулканами. М.: Знание, 1986. 176 с

Ефимов Ю.И., Мозелов А.П., Стрельченко В.И. Современный дарвинизм и диалектика познания жизни. Л.: Наука, 1985. 303 с.

Жданов В.М. Эволюция вирусов // Природа. 1988. № 5. С. 4-14.

Жебровский Л.С. Селекция животных: учебник для вузов. СПб.: Лань, 2002. 256 с.

Жеденов В.И. Сравнительная анатомия приматов (включая человека). М.: Высш. школа, 1962. 626 с.

Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов. М.: Наука, 1978. 200 с.

Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюционных процессов // Палеонтологический журн. 1987. № 1. С. 3-12.

Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. 2003. 542 с.

Жерихин В.В., Расницын А.П. Биоценотические регуляции макроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту: Изд-во ин-та зоол. и ботан. АН ЭССР, 1980. С. 77-81.

Житков Б.М. Автобиография // Охота и охотничье хозяйство. 1993. № 4. С. 6-10.

Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений: теория и практика // Экологическая генетика и эволюция. Кишинёв: Штиинца, 1987. С. 50-73.

Завадский К.М. Проблема прогресса живой природы // Вопросы философии. 1967. № 9. С. 124-136.

Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1869—1920-е гг.). Л.: Наука, 1973. 423 с.

Завадский К.М. Эволюционная теория // История биологии с начала XX века до наших дней. М.: Наука, 1975. С. 326-386.

Завадский К.М., Георгиевский А.Б. К оценке эволюционных взглядов Л.С. Берга. Введение // Л.С. Берг. Труды по теории эволюции.1922-1930. Л.: Наука, 1977. С. 5-42.

Завадский К.М, Ермоленко М.Т. Эволюционная теория во второй половине XIX века // История биологии с древнейших времен до начала XX века. М.: Наука, 1972. С. 492-509.

Завадский К.М., Колчинский Э.И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л.: Наука, 1977. 236 с.

Заварзин А.А. Работы по сравнительной гистологии животных.

Избранные труды. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 379 с.

Заварзин А.А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л.: Наука, 1976. 411 с.

Заварзин А.А. Труды по теории параллелизма и эволюционной динамике тканей. Л.: Наука, 1986. 194 с.

Заварзин Г.А. Рецензия на неизданную книгу // Природа. 1990. № 4. С. 118-121.

Заварзин Г.А. Становление биосферы // Микробиология. 1997. Т. 66, № 6. С. 725-734.

Заварзин Г.А. Роль комбинаторных событий в развитии биоразнообразия // Природа. 2002. № 1. С.12-19.

Заварзин Г.А. Эволюция геосферно-биосферной системы // Природа. 2003. № 1. С. 27-35.

Зарёнков Н.А. Некоторые следствия из теории естественного отбора Ч. Дарвина // Журнал общей биол. 1984. Т. 45, № 1. С. 49-58.

Захаров В.А. Как пишется биография нашей планеты? // Природа. 2011. № 12. С. 22-26.

Захаров В.Б., Мамонтов С.Г., Сивоглазов В.И. Биология: общие закономерности: учебник для 10-11 кл. общеобразовательных учебных заведений. М.: Школа-Пресс, 1996. 624 с.

Зеликман А.Л. Эволюционная теория Чарльза Дарвина // История эволюционных учений в биологии. М.; Л.: Наука, 1966. С. 147-235.

Зимов С.А. Азбука рисунков природы. М.: Наука, 1993. 125 с.

Зимов С.А., Чупрыгин В.И. Экосистемы: устойчивость, конкуренция, целенаправленное преобразование. М.: Наука, 1992. 160 с.

Злобин Ю.А. Рецензия. С.В.Пучковский «Эволюция биосистем: факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени» // Украин. ботан. журн. 1995. Т. 52, вып. 4. С. 570-572.

Иваницкий В.В. Коммуникация у животных: теории и факты // Поведение животных и человека: сходство и различия. Пущино: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. С. 124-164.

Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, l968. 287 с.

Иванов К.П. Биологические проблемы происхождения и развития основных физиологических функций (теория и приложения) // Журнал общей биол. 2001. Т. 61, № 3. С.195-216.

Иванова А.Н. Плотоядные растения: исследования со времён Ч. Дарвина до наших дней // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. Науч. конф. 21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 527-533.

Ивановский А.Б. Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск: Наука, 1976. 64 с.

Ивантер Э.В., Макаров А.М. Пространственная организация популяций землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora) и её связь с кормностью биотопов // Зоол журн. 1994. Т. 73, вып. 9. С. 124-138.

Иванцов Н.А. Основы эволюционного учения. М.: Работник просвещения, 1927. 145 с.

Ивашов А.В. Биогеоценотические системы и их атрибуты // Журнал общей биол. 1991. Т. 52, № 1. С. 115-129.

Игамбердиев А.У. Время в биологических системах // Журнал общей биол. 1985. Т. 46. № 4. С. 471-482.

Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биогеоценозе. М.: Наука, 1989. 224 с.

Ильин А.Я. О диалектико-материалистических основах развития современной биологии . М.: Изд-во Моск. ун-та, 1967. 100 с.

Ильин А.Я., Смирнов И.Н. Марксистско-ленинская философия и эволюционная теория // Философские проблемы эволюционной теории. М.: Наука, 1971. Ч. 1. С. 9-29.

Ильичев В.Д., Михеев А.В. Жизнь животных. Птицы. М.: Просвещение, 1986. Т. 6. 527 с.

Ильичёв В.Д., Силаева О.Л. Говорящие птицы. М.: Наука, 1990. 205 с.

Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции: учебник для ун-тов. М.: Высш. школа, 1989. 591 с.

Иорданский Н.И. Теория преадаптации и её значение для понимания расширения и смены функций органов в эволюции // Некоторые проблемы теории эволюции. М.: 2-й Моск. гос. мед. ин-т, 1973. С. 11-29.

Иорданский Н.Н. Механизмы эволюционных перестроек сложных адаптивных комплексов // Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 38-50.

Иорданский Н.И. Эволюционный прогресс // Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука, 1988. С. 47-64.

Иорданский Н.Н. Эволюция комплексных адаптаций. Челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука, 1990. 310 с.

Иорданский Н.Н. Макроэволюция: Системная теория. М.: Наука, 1994. 112 с.

Иорданский Н.Н. Эволюция жизни: учеб. пособие. М.: Изд. центр «Академия», 2001. 432 с.

Иост Х. Физиология клетки. М.: Мир, 1975. 864 с.

Ичас М.О. О природе живого: механизмы и смысл. М.: Мир, 1994. 496с.

Ишбирдина Л.М, Ишбирдин А.Р. Урбанизация как фактор антропогенной эволюции флоры и растительности // Журнал общей биол. 1992. Т. 53, № 2. С. 211-224.

Кайданов Л.З. Генетические процессы при длительной селекции //

Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 198-213.

Кайданов Л.З. Генетика популяций. Учебник. М.: Высш. шк., 1996. 320с.

Калякин В.Н., Турубанова С.А. О динамике распада мамонтовой фауны севера Евразии // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2003. Т. 108. вып. 4. С. 10-19.

Камшилов М.М. Организованность и эволюция // Журнал общей биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 157-178.

Камшилов М.М. Фенотип и генотип в эволюции // Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1972. С. 28-44.

Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974. 254 с.

Камю А. Миф о Сизифе. Эссе об абсурде // Сумерки богов. М.: Политиздат, 1989. С. 222-318.

Капица С.П., Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г. Синергетика и прогнозы будущего. М.: Наука, 1997. 285 с.

Карпачевский Л.О. Постоянство и изменчивость «четвёртой стихии» // Природа. 1992. № 11. С. 52-62.

Карпинская Р.С., Никольский С.А. Социобиология: Критический анализ. М.: Мысль, 1988. 204 с.

Кастлер Г. Возникновение биологической организации. М.: Мир, 1967. 90 с.

Кауффман Э.Дж. Структура вымираний морских биот в меловом периоде // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 156-254.

Кашкаров Д.Н. Адаптивна ли эволюция, и что такое видовые признаки // Зоол. журнал. 1939. Т. 18, вып. 4. С. 612-630.

Квеситадзе Г.И., Безбородов А.М. Введение в биотехнологию. М.: Наука, 2002. 284 с.

Кейлоу П. Принципы эволюции. М.: Мир. 1986. 128 с.

Кеньон Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение. М.: Мир, 1972. 336 с.

Кизель В.А. Оптическая активность и диссимметрия живых систем // Успехи физ. Наук. 1980. Т. 131, вып. 2. С. 209-238.

Кизель В.А. Физические причины диссимметрии живых систем. М.: Наука, 1985. 120 с.

Кимура М. Нейтральная теория молекулярной эволюции. М.: Наука, 1985. 394 с.

Кирис И.Д. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров: Волго-Вятское книжное изд-во, 1973. Ч. 1. 536 с.

Кирис И.Д. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров: Волго-Вятское книжное изд-во, 1974. Ч. 2. 459 с.

Кирпичников В.С. Генетические исследования тихоокеанских лососей // Журнал общей биол. 1990. Т. 51, № 1. С. 15-35.

Клаг У.С., Каммингс М.Р. Основы генетики. М.: Техносфера, 2009. 896 с.

Климов С.В. Пути адаптации растений к низким температурам // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121, № 1. С. 3-22.

Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Синергетика: Нелинейность времени и ландшафты коэволюции. М.: КомКнига, 2007. 272 с.

Ковалёв И.Е. Механизм адаптации организма к окружающей среде // Природа. 1991. № 2. С. 65-74.

Ковалёв О.В. Роль доминантов климаксовых сообществ кайнозоя в формировании узких олигофагов среди беспозвоночных животных // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 111-112.

Ковалевский А.О. Избранные работы. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 676 с.

Коган А.Б., Наумов Н.П., Режабек В.Г., Чораян О.Г. Биологическая кибернетика: Учеб. пособие для университетов. М.: Высш. школа, 1972. 384 с.

Кожевников Ю.П., Железнов Н.К. Берингия: история и эволюция. М.: Наука, 1995. 383 с.

Козлов А.П. Принципы многоуровневого развития организмов // Проблемы анализа биологических систем. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. С. 48-62.

Козлова М.С. Эволюция человека: прошлое, настоящее, будущее. М.: Наука, 2005.

Козо-Полянский Б. М. Финал эволюции. Краснодар: Буревестник, 1922. 24 с.

Кокшайский Н.В. О принципе эволюционной стабилизации функций // Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука, 1988. С. 28-47.

Колчанов Н.А., Суслов В.В., Пономаренко М.П. Эволюция в пространстве возможностей: Дарвин и Вавилов // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. 21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 61-75.

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

Колчинский Э.И. Предисловие // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. 21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 13-22.

Колчинский Э.И. Юбилеи Чарльза Дарвина и эволюция дарвинизма // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. 21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 542-560.

Колчинский Э.И., Любомиров Д.Е. Об одном из направлений в становлении теории макроэволюции // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 168-178.

Коммонер Б. Замыкающийся круг. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 278 с.

Комфорт А. Биология старения. М.: Мир, 1967. 397 с.

Константинов А.В. Основы эволюционной теории. Минск: Вышэйш. школа, 1979. 400 с.

Копылов А.В. Солнечные нейтрино: новые результаты // Природа. 2004. № 2. С. 5-11.

Корбетт Дж. Кумаонские людоеды. М.: Тропа, 1991а. 206 с.

Корбетт Дж. Храмовый тигр. М.: Тропа, 1991б. 158 с.

Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка, 1982. 260 с.

Коржуев П.А. Эволюция, гравитация, невесомость. М.: Наука, 1971. 152 с.

Корогодин В.И. Информация и феномен жизни. Пущино: Объединенный ин-т ядерных исследований, 1991. 202 с.

Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н., Томошкевич М.А. Очередные задачи интродукции древесных растений в Азиатской России // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 18, № 2. С. 147-170.

Короткова Г.П. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1979. 296 с.

Короткова Г.П. Новые подходы к изучению эволюции онтогенеза // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 145-151.

Корытин С.А. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. 224 с.

Косыгин Ю.А. Человек. Земля. Вселенная. М.: Наука, 1995. 335 с.

Котенкова Е.В. Чей хвост лучше? М.: Знание, 1988. 64 с.

Красилов В.А. Этапность эволюции и её причины // Журнал общей биол. 1973. Т. 34, № 2. С. 227-240.

Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 254 с.

Красилов В.А. Теория эволюции: необходимость нового синтеза // Эволюционные исследования. Макроэволюция. Владивосток: Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 4-12.

Красилов В.А. Нерешённые проблемы теории эволюции. Владивосток: Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.

Красилов В.А. Всемирная стратегия охраны природы на 90-е годы // Природа. 1992. № 3. С. 30-31.

Красилов В.А. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. Ин-т охраны природы и заповедного дела. М., 1992. 174 с.

Красилов В.А. Метаэкология. Закономерности эволюции природных и духовных систем. М.: Палеонтологический ин-т РАН, 1997. 208 с.

Красилов В.А. Макроэволюция и эволюционный синтез // Эволюция, экология, биоразнообразие: материалы конф. памяти Николая Николаевича Воронцова (1934-2000), Москва, 26-27 декабря 2000 г. М.: Издат. отдел УНЦ ДО, 2001. С.27-47.

Краснов А.Н. Под тропиками Азии. М.: Мысль, 1987. 175 с.

Краснощёков Г.П., Розенберг Г.С. Рецензия на книгу Н.Н.Воронцова «Развитие эволюционных идей в биологии» // Журнал общей биол. 2001. № 1. С. 88-90.

Кремянский В.И. О понятиях эктогенеза и саморазвития в теории эволюции // Философские проблемы эволюционной теории. М.: Наука, 1971. Ч. 2. С. 106-122.

Крепс Е.М. О некоторых путях исследований биохимической эволюции // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 195-202.

Криволуцкий Д.А., Покаржевский А.Д. Введение в биогеоценологию: учеб. пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 105 с.

Крисаченко В.С. Философский анализ эволюционизма. Киев: Наук. думка, 1990. 215 с.

Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 272 с.

Кузин Б.С. Упадок систематики / Система, эволюция, мультимодация. Ч.1. // Природа. 1992. № 5. С. 80-88.

Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Материалы по фаунам антропогена СССР. Л.: Наука, 1971. С. 44-122.

Кузьмичёва Е.И. Основные особенности функциональной морфологии колониальных организмов // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 1. С. 123-139.

Кукал З. Великие загадки Земли. М.: Прогресс, 1989. 396 с.

Куркин К.А. О филоценогенезе и селектоценогенезе в связи с геохимической эволюцией ландшафтов // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1970. С. 61-73.

Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 283 с.

Курочкин Е.Н. Протоавис, амбиортус и другие палеорнитологические редкости // Природа. 1991. № 12. С. 43-53.

Кутырев В.А. Утопическое и реальное в учении о ноосфере // Природа. 1990. № 11. С. 3-10.

Кэри У. В поисках закономерностей развития Земли и Вселенной. История догм в науках о Земле. М.: Мир, 1991. 447 с.

Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: в 3 т. М.: Мир, 1992, 1993. 280, 283, 312 с

Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: в 3 т. М.: Мир, 1993. Т. 2. 283 с.

Кювье Ж. Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара. М; Л.: Биомедгиз, 1937. 368 с.

Лавджой О.К. Эволюция выпрямленного способа передвижения у человека // В мире науки. 1989. № 1. С. 64-72.

Лавик-Гудолл ван Дж., Лавик-Гудолл ван Г. Невинные убийцы. М.: Мир, 1981. 147 с.

Ламарк Ж.Б. Избранные произведения: в 2 т. М.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 1. 968 с.

Ламберт Д. Доисторический человек. Кембриджский путеводитель. Л.: Недра, 1991. 256 с.

Лапо А.В. Следы былых биосфер, или Рассказ о том, как устроена биосфера, и что осталось от биосфер геологического прошлого. М.: Знание, 1987. 208 с.

Лапо А.В. Роль живых организмов в процессах литогенеза // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии. Тр. XXXIII сессии ВПО. Л.: Наука, 1989. С. 13-24.

Лебедев Б.И. Некоторые аспекты понятия «направленность» в эволюционной биологии // Материалы эволюционного семинара. Владивосток, 1973. Ч. 1. С. 27-30.

Лебедев Н.В. Курс лекций по дарвинизму. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 342 с.

Леви-Брюль Л. Сверхъестественное в первобытном мышлении. М.: Педагогика-Пресс, 1994. 608 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

Левонтин Р. Адаптация // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 241-264.

Левченко В.Ф. Направленность биологической эволюции как следствие развития биосферы // Журнал общей биол. 1992. Т. 53, № 1. С. 58-70.

Левченко В.Ф. Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука, 1993. 384 с.

Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб.: Наука, 2004. 166 с.

Левченко В.Ф. Происхождение жизни и биосферы – единый процесс // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. 21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 338-347.

Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журнал общей биол. 1990. Т. 51, № 5. С. 619-631.

Лекявичус Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 273 с.

Лекявичус Э. Эволюция экосистем: основные этапы и возможные механизмы // Журнал общей биол. 2003. Т. 64, № 5. с. 371-388.

Ленькова А. Оскальпированная земля. М.: Прогресс, 1971. 285 с.

Леонович В. Поведение и его роль в эволюции // Журнал общей биол. 1985. Т. 46, № 6. С. 753-759.

Ли И. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.

Либберт Э. (ред.). Основы общей биологии. М.: Мир, 1982. 440 с.

Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора: автоэволюция формы и функции. М.: Мир, 1991. 455 с.

Личков Б.Л. К основам современной теории Земли. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. 118 с.

Лобашов М.Е. Генетика. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1968. 752 с.

Лобье Л. Оазисы на дне океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 156 с.

Лойт Т.В. Многоуровневость эволюционных процессов и проблема единой теории эволюции // Макро- и микроэволюция. Тарту: Ин-т зоол. и ботан. АН ЭССР, 1980. С. 22-26.

Лопатин .К. Зоогеография. Минск: Вышэйш. школа, 1989. 318 с.

Лоскутов А.Ю., Михайлов А.С. Введение в синергетику: учеб. пособие. М.: Наука, 1990. 272 с.

Лукина Т.А. К развитию представлений о макроэволюции (эволюционные воззрения О.Г. Шиндевольфа) // Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: Наука, 1972. С. 225-241.

Лункевич В.В. Основы жизни. Организм и законы жизни. Ч. 3. М.; Л.: Гос. изд-во, 1929. 558с.

Лункевич В.В. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии. М.: Учпедгиз, 1960. Т. 1. 479 с.

Лэк Д. Численность животных и её регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит., 1957. 404 с.

Любищев А.А. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАН СССР, 1965. С. 45-57.

Любищев А.А. К логике систематики // Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1972. С. 45-68.

Любищев А.А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 31-56.

Любищев А.А. К классификации эволюционных теорий // Проблемы эволюции. Т. 4. Новосибирск: Наука, 1975. С. 206-220.

Любищев А.А. Редукционизм, развитие биологии и систематика // Журнал общей биол. 1977. Т. 38, № 2. С. 245-263.

Любищев А.А. Проблема целесообразности // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 149-196.

Любищев А.А. Из письма П.Г. Светлову. 7.11.67 // Природа биологического познания. М.: Наука, 1991. С. 24-29.

Любищев А.А. О монополии Т.Д. Лысенко в биологии. М.: Памятники исторической мысли, 2006. 520 с.

Люри Д.И. Развитие ресурсопользования и экологические кризисы. М.: Изд-во Дельта, 1997. 174 с.

Ляпунов А.А. Об управляющих системах живой природы и общем

понимании жизненных процессов // Проблемы кибернетики. Вып. 10. М.: Физматгиз, 1963. С. 179-193.

Ляпунов А.А. Кибернетический подход к теоретической биологии // Кибернетика живого: биология и информация. М.: Наука, 1984. С. 38-45.

Ляпунов А.А., Яблонский С.В. О теоретических проблемах кибернетики // Кибернетика. Мышление. Жизнь. М.: Мысль, 1964. С. 62-75.

Ляхова Л.Н. Отражение и активность материи. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1979. 176 с.

Мазинг В.В. К вопросу эволюции биоценотических систем // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1970. С. 95-107.

Мазинг В.В. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции // Развитие концепции структурных уровней. М.: Наука, 1972. С. 349-356.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М: Изд-во иностр. лит., 1947. 504 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Причина и следствие в биологии // На пути к теоретической биологии. Т. 1: Пролегомены. М.: Мир, 1970. С. 47-59.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

Майр Э. Эволюция // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 11-31.

Мак-Кланг Р. Исчезающие животные Америки. М.: Мысль, 1974. 207 с.

Максимов А.А. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.; Л.: Наука, 1964. 252 с.

Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 249 с.

Максимов А.А., Ердаков Л.Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука, 1985. 236 с.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988. 520 с.

Малиновский А.А. Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение // Проблемы кибернетики. М.: Физматгиз, 1960. Вып. 4. С. 151-182.

Малиновский А.А. Некоторые вопросы организации биологических систем // Организация и управление. М.: Наука, 1968. С. 105-139.

Малиновский А.А. Общая теория систем в биологии и медицине // Природа. 1987. № 7. С. 5-15.

Мальчевский А.С. Кукушка и её воспитатели. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. 364 с.

Мамкаев Ю.В. Морфологические основы теории эволюции // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. 21-23 сентября

2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 374-388.

Мантейфель Б.П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 1987. 272 с.

Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.

Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 351с.

Маркерт К., Уршпрунг Г. Генетика развития. М.: Мир, 1973. 270 с.

Марков А.А. Что такое кибернетика? // Кибернетика. Мышление. Жизнь. М.: Мысль, 1964. С. 39-61.

Маркова А.К., Кольфсхотен Т. ван, Бохнкке Ш., Косинцев П.А., Мол И., Пузаченко А.Ю., Симакова А.Н., Смирнов Н.Г., Верпоорте А., Головачёв И.Б. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. л. н.) / отв. ред. А.К.Маркова, Т. ван Кольфсхотен. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. 556 с.

Марра А.Ч., Мащенко Е.Н. Древние слоны Евразии: легенды Севера и мифы Юга // Природа. 2008. № 11. С. 20-27.

Мартинсон Г.Г. Что мы знаем о динозаврах? Л.: Недра, 1990. 95 с.

Марфенин Н.Н. Устойчивое развитие человечества: учебник. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 2007. 624 с

Матанцев В.А. Влияние фрагментации местообитаний на структуру населения и экологию птиц: обзор исследований // Вестник Удмуртского университета. 2004. №10. С.3-38.

Матвеев Б.С. О движущих силах индивидуального и исторического развития мира животных // Биол. науки. 1973. № 7. С. 7-15.

Математический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1988. 847 с.

Матюшкин Е.Н. Избранные труды. М.: Т-во научных изданий КМК. 2005. 660 с.

Мауринь А.М., Тардов Б.Н. Биологическое прогнозирование. Рига: Зинатне, 1975. 279 с.

Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / отв. ред. М.А.Вайсфельд, И.Е.Честин. М.: Наука, 1993. 519 с.

Медников Б.М. Дарвинизм в XX веке. М.: Сов. Россия, 1975. 224 с.

Медников Б.М. Монофилия органического мира и эволюция экосистем // Журнал общей биол. 1985. Т. 46, № 4. С. 462-470.

Медоуз Д.Х., Медоуз Д.Л., Рандерс И. За пределами роста: уч. пособие. М.: Прогресс, Пангея, 1994. 304 с.

Мейен С.В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журнал общей биол. 1974. Т. 35. № 3. С. 353-364.

Мейен С.В. Проблема направленности эволюции // Зоология позвоночных. Т. 7.:Проблемы теории эволюции. М.: ВИНИТИ, 1975. С. 66-117.

Мейен С.В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.

Мейен С.В. Методы палеофлористических исследований и проблемы флорогенеза // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 31-44.

Мейен С.В. Нетривиальная биология (заметки о...) // Журнал общей биол. 1990. Т. 51, № 1. С. 4-14.

Мейен С.В. Логико-методологические и теоретические стереотипы в биологии // Природа биологического познания. М.: Наука, 1991. С. 21-23.

Мелекесцев И.В. Вулканизм как альтернатива космической катастрофы // Природа. 1986. № 1. С. 65-66.

Мелик-Гайказян И.В., Мелик-Гайказян М.В., Тарасенко В.Ф. Методология моделирования нелинейной динамики сложных систем. М.: Физматлит, 2001. 272 с.

Мельников Г.П. Основы терминоведения. М.: Изд-во ун-та дружбы народов, 1991. 116с.

Меншуткин В.В. Компьютерная имитация различных типов эволюционного процесса // Журнал общей биол. 2003. Т. 64, № 4. С. 328-336.

Мернер Н.А. Эвстазия, изменение геоида и взаимодействия многих географических факторов // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 394-412.

Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972. 323 с.

Миклин А.М. О современных номогенетических взглядах // Журнал общей биол., 1984. Т. 45, № 4. С. 523-535.

Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы) / Микулинскнй С.Р., Полянский Ю.И. Л.: Наука, 1983. 613 с.

Милсум Дж. Анализ биологических систем управления. М.: Мир, 1968. 501 с.

Мирабдуллаев И.М. Эндосимбиотическая теория - от фантастики к парадигме // Природа. 1991. № 12. С. 11-19.

Мирзоян Э.Н. Развитие учения о рекапитуляции. М.: Наука, 1974. 368 с.

Мирзоян Э.Н. Развитие основных концепций эволюционной гистологии. М.: Наука, 1980. 272 с.

Мирзоян Э.Н. Бноценологическая концепция В.В. Станчинского // Журнал общей биол. 1992. Т. 53, № 1. С. 71-83.

Миркин Б.М. Фитоценология в охране растительности // Природа. 1988. № 7. С. 32-42.

Миркин Б.М. Антропогенная эволюция растительности // Природа. 1990. № 1. С. 45-54.

Мироновский А.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Герасименко (Ванюшина) О.Г. О возможном значении постоянного интенсивного дизруптивного отбора как фактора, определяющего структуру вида *Rutilus rutilus*

(L.) в Волго-Каспийском районе // Журнал общей биол. 1991. Т. 52, № 5. С. 656-672.

Михайловский Г.Е., Захватин Ю.А. Типы биологических систем и возможные аспекты их рассмотрения // Журнал общей биол. 1986. Т. 57, № 7. С. 759-768.

Михеев А.В. Перелёты птиц. М.: Лесная промышленность, 1971. 208 с.

Михеев А.В., Галушин В.М., Гладков Н.А. и др. Охрана природы: учебник. 3-е изд. М.: Просвещение, 1987. 256 с.

Мозговой Д.П. Сравнительный анализ структуры коммуникативных систем млекопитающих на основе концепции сигнальных биологических полей // Экологические исследования в Среднем Поволжье. Куйбышев: Куйбышевский гос. ун-т, 1986. С. 3-11.

Мозелов А.П. Философские проблемы теории естественного отбора. Л.: Наука, 1983. 196 с.

Моисеев Н.Н. Алгоритмы развития. М.: Наука, 1987. 303 с.

Моисеев Н.Н. Универсальный эволюционизм и коэволюция // Природа. 1989. № 4. С. 3-8.

Моисеев Н.Н., Поспелов И.Г. Направленность эволюции и разум // Природа. 1990. № 6. С. 3-7.

Моран П. Статистические процессы эволюционной теории. М.: Наука, 1973. 288 с.

Морган Т.Г. Экспериментальные основы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 250 с.

Моррис Г. Сотворение мира: научный подход. Калифорния: Ин-т Креационных исследований, 1990. 80 с.

Мэй Р.М. Эволюция экологических систем // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 173-193.

Мэйнард С.Дж. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 271 с.

Мюнтцинг А. Генетика: общая и прикладная. М.: Мир, 1967. 610 с.

Мюррей К., Дермотт С. Динамика Солнечной системы / пер. с англ. под ред. И.И. Шевченко. М.: Физматлит, 2009. 588 с.

Надёжность систем энергетики. Терминология. М.: Наука, 1980. Вып. 95. 42 с.

Назаров В.И. Эволюционная теория во Франции после Дарвина. М.: Наука, 1974. 280 с.

Назаров В.И. Финализм в современном эволюционном учении. М.: Наука, 1984. 284 с.

Назаров В.И. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. 288 с.

Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. Учеб. пособие. М.: Изд. ЛКИ, 2007. 520 с.

Назаров М. А. Геохимические свидетельства катастрофы // Природа. 1986.

№ 1. С. 53-56.

Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высш. школа. 1963, 618 с.

Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 91-110.

Нельсон Г. Викарианс и кладистика: историческая перспектива и выводы на будущее // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С. 400-422.

Неронов В.М., Лущекина А.А. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия // Успехи современной биол. 2001. Т. 121, № 1. С. 121-128.

Неручев С.Г. Глобальные геохимические аномалии и биосферные кризисы // Природа. 1988. № 1. С. 72-81.

Неручев С.Г. Центры происхождения культурных растений и радиоактивность среды // Природа. 1992. № 11. С. 15-21.

Несис К.Н. Морской ангел — хранитель бокоплава // Природа. 1991. № 2. С. 55.

Несис К.Н. Вымирание морских животных в XX веке: виновата природа // Природа. 1992. № 9. С. 112-113.

Никитин А.И. Современная репродуктивная стратегия // Природа. 1991. № 5. С. 71-78.

Николис Г., Пригожин И. Познание сложного. Введение. М.: Мир, 1990. 344 с.

Нинбург Е.А. Долгая губа: изоляция естественная и искусственная // Природа. 1990. № 7. С. 44-49.

Новиков Д.А. Теория управления организационными системами. М.: Издательство физико-математической литературы, 2007. 584 с.

Новоженов Ю.И. Полиморфизм и микроэволюция // Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука, 1989. С. 144-156.

Новосельцев В.Н. Теория управления и биосистемы. Анализ сохранительных свойств. М.: Наука, 1978. 319 с.

Номоконов Л.И. Общая биогеоценология. Ростов: Изд-во Ростов. ун-та, 1989. 456 с.

Ньюби Дж.Е. Крупные млекопитающие // Сахара. М.: Прогресс, 1990. С. 324-340.

Ньюмен А. Лёгкие нашей планеты. М.: Мир, 1989. 335 с.

Ньюэлл Н. Д. Массовые вымирания — уникальные или повторяющиеся явления? // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 122-132.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 326 с; Т. 2. 376 с.

Озернюк Н.Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.

Оксенгендлер Г.И. Яды и противоядия. Л.: Наука, 1982. 192 с.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 227 с.

Опарин А.И. Пути становления биологической организации // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 235-246.

Орир Дж. Физика. М.: Мир, 1981. Т. 1. 336 с.

Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б. Зоотоксикология (ядовитые животные и их яды). М.: Высш. школа, 1985. 280 с.

Орлов В.Н., Паклиа Н.В., Позднякова М.К. Принцип подбора и критерии оценки пригодности участков для реинтродукции лошади Пржевальского // Редкие и исчезающие виды млекопитающих СССР: сб. науч. тр. М.: Наука, 1990. С. 114-127.

Орлов Ю.А. В мире древних животных. Очерки по палеонтологии позвоночных. 3-е изд.. М.: Наука, 1989. 163 с.

Оуэн Х. Некоторые принципы палеогеографии // Биосфера: эволюция, пространство, время. М.: Прогресс, 1988. С. 82-108.

Охотина М.В. Роль бурозубок (*Sorex,* Insectivora) в биогеоценозах хвойно-широколиственных лесов Приморского края // Териология. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1974. С. 253-258.

Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: 1965. 449 с.

Паавер К.Л. Значение субфоссильных популяций для разработки эволюционных проблем // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 4-11.

Павлинов И.Я. Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики? // Журнал общей биол. 1992. Т. 53, № 5. С. 757-767.

Павлов А.Н., Ермолаев Ю.Н. Биоинформатика: Учебник для вузов. М.: Гринлайт, 2010. 254 с.

Павлов М.П. Волк. Изд. 2-е. М.: Агропромиздат, 1990. 351 с.

Павловский Е.Н. Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 2. С. 527-1022.

Паглиа Д.Е. Космические частицы и радиоактивность Земли // Каталог биосферы. М.: Мысль, 1991. С. 200-218,

Пажетнов В.С. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos*) // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 10. С. 1536-1542.

Палеонтология и палеоэкология: Словарь-справочник / В.П. Макридин, И.С. Барсков (ред.). М.: Недра, 1995. 494 с.

Палмер Дж. Ваша собака. М.: Мир, 1988. 247 с.

Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.

Панов Е.Н. Этология человека: история и перспективы // Поведение животных и человека: сходство и различия. Пущино: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989.

С. 28-61.

Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций / Отв. ред. В.Е.Соколов. 2-е изд.. М.: Кн. дом «ЛИБРОКОМ», 2010. 424 с.

Парамонов А.А. Курс дарвинизма: учебник для вузов. М.: Сов. наука, 1945. 432 с.

Патти Х. Наследственная упорядоченность в примитивных химических системах // Происхождение предбиологических систем. М.: Мир, 1966. С. 385-403.

Петров В.В. Почвенный банк семян как компонент биогеоценозов широколиственного леса // Наземные и водные экосистемы: межвуз. сб. Горький: Горьков. гос. ун-т, 1988. 138 с.

Пехов А.П. Биология с основами экологии. СПб.: Лань, 2000. 672 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Пикунов Д.Г., Серёдкин И.В., Солкин В.А. Амурский тигр (история изучения, динамика ареала, численности, экология и стратегия охраны). Владивосток: Дальнаука, 2010. 104 с.

Плате Л. Эволюционная теория. М.; Л.: Гос. изд-во, 1928. 223 с.

Плотников В.В. Задачи и перспективы эволюционной биогеоценологии // Журнал общей биол. 1985. Т. 46, № 3. С. 317-325.

Полянский Ю.И. Дарвинизм: история и современность // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 5-15.

Поннамперума С. Происхождение жизни. М.: Мир, 1977. 175 с.

Попов А.В. О соотношении биотических и абиотических факторов в эволюции // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии: тр. XXXIII сессии ВПО. Л.: Наука, 1989. С. 101-109.

Попов И.Ю. Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эволюции. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2005. 207 с.

Поппер К. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983. 605 с.

Потапов Р.Л. Курообразные // Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразныс. Л.: Наука, 1987. С. 7-260.

Правдин Ф. Н. Дарвинизм. М.: Просвещение, 1968. 453 с.

Пранс Г.Т. Эволюция // Каталог биосферы. М.: Мысль, 1991. С. 138-143.

Пресман А.С. Идеи В.И. Вернадского в современной биологии. М.: Знание, 1976. 64 с.

Пригожин И. Время, структура и флуктуации // Успехи физ. наук. 1980. Т. 131, вып. 2. С. 185-207.

Пригожин И. От существующего к возникающему: Время и сложность в физических науках. М.: Наука, 1985. 327 с.

Пристли Р. Антарктическая одиссея: северная партия экспедиции Р. Скотта. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 360 с.

Причинность и телеономизм в современной естественно-научной парадигме / отв. ред. Е.А.Мамчур, Ю.В.Сачков. М. : Наука, 2002. 288 с.

Проблемы глобальной геодинамики: Материалы теоретического семинара ОГГГГН РАН, 1998-1999 гг. / под ред. Д.В.Рундквиста. М.: ГЕОС, 2000. 246 с.

Проворов Н.А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журнал общей биол. 2001. Т. 62, № 6. С. 472-495

Проворов Н.А., Воробьёв Н.И., Тихонович И.А. Эволюция симбиотических систем: запрограммированный отбор, обусловленный преадаптациями и обратными связями партнёров // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. 21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 453-468.

Прозоров А.А. Горизонтальный перенос генов у бактерий // Успехи соврем. биол. 2000. Т. 120, № 6. С.515-528.

Прозоров А.А. Альтруизм в мире бактерий? // Успехи соврем. биол. 2002. Т. 122, № 5. С. 403-413.

Промптов А.И. Сезонные миграции птиц. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 144 с.

Пузанов И.И. Зоогеография. М.: Учпедгиз, 1938. 359 с.

Пучков П.В. О причинах так называемых сверхадаптаций и некоторых «биологических излишеств» // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49, № 6. С. 729-740.

Пучковский С.В. Биотопические особенности веса тела и некоторых внутренних органов бурозубок (*Sorex*, Soricidae, Insectivora) // Биол. науки. 1969. № 9. С. 43-48.

Пучковский С.В. К вопросу о закономерностях биотопического распределения бурозубок // Тр. Свердл. гос. пед. ин-та. 1973. № 221. С. 109-125.

Пучковский С.В. Необычная окраска семенников равнозубой бурозубки // Экология животных и фаунистика Тюменской обл. Тюмень: ТюмГУ, 1975. С. 78-79.

Пучковский С.В. Морфофизиологическая характеристика зрелых самцов-сеголеток обыкновенной бурозубки // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск: УдГУ, 1981. С. 88-94.

Пучковский С.В. Филогенез как самопрограммирующийся и программируемый процесс // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск: УдГУ, 1984. С. 3-19.

Пучковский С.В. Некоторые тенденции генезиса фауны млекопитающих в ландшафтах, изменённых деятельностью человека // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: тез. Всесоюз. совещ. Ч. 1. М.: ВНИИПрирода, 1987. С. 106-107.

Пучковский С.В. Распространение и численность бурозубок и сибирского крота в тайге Тюменской области // Фауна, экология и зоогеография

позвоночных и членистоногих. Новосибирск: Изд-во НГПИ, 1989. С. 94-105.

Пучковский С.В. Микроэволюция как универсальный механизм эволюции биосистем. Селектогенез в иерархии биосистем // Журнал общей биол. 1990. Т. 51, № 4. С. 462-468.

Пучковский С.В. Адаптации как системные дополнения в иерархии биосистем. Классификация адаптаций и её критерии // Журнал общей биол. 1991а. Т. 52, № 3. С. 381-390.

Пучковскнй С.В. К развитию методики изучения коммуникативной деятельности бурого медведя *Ursus arctos* (Curnivora, Ursidae) // Зоол. журнал. 1991б. Т. 70, № 1. С. 156-157.

Пучковский С.В. Вымирание и элиминация биосистем. Факторы элиминации // Вестник Удм. ун-та. 1992. Вып. 3. С. 3-16.

Пучковский С.В. Биологические предпосылки и методика весенне-летнего учёта и слежения за состоянием популяций бурого медведя в равнинных лесах // Медведи России и прилегающих стран — состояние популяций. Ч. 2. М.: Центрально-лесной гос. заповедник, 1993. С. 42-62.

Пучковский С.В. Эволюция биосистем: Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1994. 340 с.

Пучковский С.В. Механизм, единицы и адаптивная точка естественного отбора // Вестник Удм. ун-та. 1995. Вып. 3. С. 3-12.

Пучковский С.В. Избыточность жизни. Ижевск: РИО Удм. ун-та, 1998а. 376 с.

Пучковский С.В. Эволюция и экология 2: Проблема биологического разнообразия. Ижевск: Удм. ун-т, 1998б. 110 с.

Пучковский С.В. Избыточность живых систем: понятие, определение, формы, адаптивность // Журнал общей биол. 1999. Т. 60, № 6. С. 642-653.

Пучковский С.В. Избыточность организации биосистем - основа для биологического прогнозирования // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 120, № 6. С. 550-558.

Пучковский С.В. Биология: учеб. пособие / УдГУ. Ижевск, 2001. 264 с.

Пучковский С.В. Современный экологический эволюционизм и учение о ноосфере // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. 2004. №10. С. 103-112.

Пучковский С.В. K- и r-стратегии выживания: признаки, критерии, мозаичность // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. 2005а. № 10. С. 17-40.

Пучковский С.В. Экологические и этологические аспекты дендроактивности бурого медведя (*Ursus arctos*) // Успехи современной биологии. 2005б. Т. 125, № 3. С. 328-342.

Пучковский С.В. Системные основы ноосферного развития России // Вестник Удмуртского университета. Сер. Науки о Земле. 2005в. № 11. С. 15-30.

Пучковский С.В. Универсальность дарвиновского принципа селективности в эволюции живых систем // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. 2006. № 10. С. 63-84.

Пучковский С. Что нового можно обнаружить в хорошо забытом старом? // Наука и жизнь. 2008. № 7. С. 44-49.

Пучковский С.В. Совместимость и комплементарность дарвинизма и других научных концепций биологической эволюции // Современные проблемы эволюционной биологии: Международная научно-методическая конференция, посвящённая 200-летию со дня рождения Ч.Дарвина и 150-летию выхода в свет «Происхождения видов…», 12-14 февраля 2009 г.: сб. статей. Т. 1. Брянск: ГУП «Брянское областное полиграфическое объединение», 2009а. С. 11-17.

Пучковский С.В. Человек и бурый медведь в России: как обеспечить бесконфликтное сосуществование и устойчивое развитие. Монография. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2009б. 106 с.

Пучковский С.В. Избирательность пород деревьев как объектов активности бурого медведя в таёжных лесах // Сибирский экологический журнал. 2009в. № 3. С. 455-465.

Пучковский С.В. Биология: учеб. пособие. 2-е изд., доп. Ижевск, 2011. 297 с. [электрон. ресурс].

Пучковский С.В. О реальности надиндивидуального отбора, целесообразности научных метафор и поиске универсальных определений в эволюционной биологии // Научный диалог. 2012. № 2. С. 8-21.

Пучковский С.В., Буйновская М.С., Воронецкая Д.К., Неустроев Г.В. К изучению избирательности маркировочного поведения бурого медведя по диаметру деревьев // Сибирский экологический журнал. 2012. № 3. С. 141-147.

Пучковский С.В., Некрасов С.И., Ермаков Е.Н., Шаповалов С.И. О половой зрелости сеголеток-бурозубок (*Sorex*) // Фауна и экология УАССР и прилежащих районов. Ижевск: УдГУ, 1981. С. 95-99.

Пучковский С.В., Сырых И.В. Эволюционный потенциал живой природы как ресурс // Рациональное использование ресурсного потенциала регионов России и сопредельных государств: сб. науч. ст. / под общ. ред. А.А. Афонина. Брянск: Курсив, 2011. С. 139-146.

Радиация. Дозы, эффекты, риск - пер. с англ. М.: Мир, 1988. 77 с.

Развитие эволюционной теории в СССР (1917-1970-е годы) / под ред. С.Р.Микулинского и Ю.И.Полянского. Л.: Наука, 1983. 613 с.

Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.

Рамад Ф. Основы прикладной экологии: Воздействие человека на биосферу. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 543 с.

Расницын А.П. Инадаптации и эвадаптации // Палеонтологический журн. 1986. № 1. С. 3-7.

Расницын А.П. Филогенетика // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: справ. пособие. М.: Недра. 1988. Т. 1. С. 480-497.

Расселл Д.А. Массовые вымирания позднего мезозоя // В мире науки. 1983. № 1. С. 48-55.

Раст Х. Вулканы и вулканизм. М.: Мир, 1982. 344 с.

Растригин Л.А. Адаптация сложных систем. Рига: Зинатне, 1981. 375 с.

Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М. : Мир, 1974. 390 с.

Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 76-118.

Резник С. Снова о Вавилове и Лысенко // Природа. 1992. № 11. С. 88-98.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: в 2 т. М.: Мир, 1990. 692с. .

Реймерс Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.

Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М.: Наука. 1991. 544 с.

Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитологический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Родендорф Б.Б. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных // Палеонтологический журн. 1970. № 1. С. 10-18.

Родин С.Н. Идея коэволюции. Новосибирск: Наука, 1991. 271 с.

Рожков Ю.И., Проняев А.В., Давыдов А.В., Холодова М.В., Сипко Т.П. Лось: популяционная биология и микроэволюция. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. 520 с.

Рожнов В.В. Европейская норка — естественно вымирающий вид? // Природа. 1992. № 1. С. 56-59.

Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 215 с.

Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир, 1992. Т. 1. 358 с.

Рубайлова Н.Г. Формирование и развитие теории естественного отбора. Исторический очерк. М.: Наука, 1981. 197 с.

Рубин А.Б. Биофизика. Теоретическая биофизика. Кн. 1. М.: Высш. школа, 1987. 319 с.

Руковский Н.Н. Убежища четвероногих. М.: Агропромиздат, 1991. 142 с.

Руттен М. Происхождение жизни (естественным путем). Л.: Мир, 1973. 411 с.

Рьюз М. Философия биологии. М.: Прогресс, 1977. 319 с.

Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 335 с.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 404 с.

Рябов Л.С. Последствия нарушения структуры популяции волка // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 431-446.

Рябов Л.С Собаки и волки // Охота и охотничье хозяйство. 1990. № 4. С. 9-11.

Саблина Т.Б., Яблоков А.В. Стратегия и тактика сохранения редких видов животных // Изучение и охрана редких и исчезающих видов животных фауны СССР. М.: Наука, 1985. С. 5-17.

Савенков В.Я. Новые представления о возникновении жизни на Земле. Киев: Выша шк., 1991. 231 с.

Самарский С.Л. Основные тенденции изменения териофауны в антропогене // Изученность териофауиы Украины, её рациональное использование и охрана. Сб. научн. тр. Киев: Наук. думка, 1988. С. 95-104.

Свирежев Ю.М. Кибернетика и урожай // Кибернетика живого: Биология и информация. М.: Наука, 1984. С. 54-64.

Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 536 с.

Северцов А.С. Основы теории эволюции. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 320 с.

Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 272 с.

Северцов А.С. Популяция как объект естественного отбора // Экология популяций: структура и динамика.Ч. 1. М., 1995.С. 55-62.

Северцов А.С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во научных изданий КМК; Авторская Академия, 2008. 176 с

Северцов А.С., Креславский А.Г., Черданцев В.Г. Эписелекционные процессы в эволюции // Журнал общей биол. 1991. Т. 52, № 4. С. 464-475.

Северцов С.А, Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.

Северцов С.А. О количественной характеристике адаптированности животных и типах динамики населения высших позвоночных // Журнал общей биол, 1942. Т. 3. № 1-2. С. 35-62.

Северцов С.А. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. 111 с.

Седов Е.А. Эволюция и информация. М.: Наука, 1976. 232 с.

Сержантов В.Ф. О причинности в биологии и медицине // Уч. зап. кафедр

общественных наук вузов г. Ленинграда. Вып. 6а. Философия. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. С. 82-98,

Семёнов Н.Н. Эволюция орнитоценоза биосферного заповедника «Аскания-Нова» // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 127.

Серая крыса: систематика, экология, регуляция численности. М.: Наука, 1990. 456 с.

Сергеев В.Е. О питании землероек поймы р. Оби в лесной зоне Западной Сибири // Изв. СОАН СССР. Сер. биол. наук, 1973. № 5, вып. 1. С. 87-93.

Сергиевский С.О. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Вопросы теории адаптации. Л.: ЗИН АН СССР, 1987. С. 41-58.

Серебровский А.С. Селекция животных и растений. М.: Колос, 1969. 295 с.

Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 167 с.

Симпсон Д.Т.Темпы и формы эволюции. М: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.

Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. М.: Мир, 1983. 256 с.

Скворцов А.К. Механизмы органической эволюции и прогресса познания // Природа. 1992. № 7. С. 3-10.

Скворцов А.К. Расширение многообразия как фундаментальное свойство жизни и как мерило эволюционного прогресса // Бюл. Моск. общества испыт. природы. Отд. Биол. 2001. Т.106, вып.1. С.4-7.

Сковрон С. Развитие теории эволюции. Варшава: Польское гос. мед. изд-во, 1965. 315 с.

Смирнов Г.Б. Механизмы приобретения и потери генетической информации бактериальными геномами // Успехи соврем. биологии. 2008. Т. 128, № 1. С. 52-76.

Смирнов М.Н. Зырянов А.Н. Пищевое поведение восточно-сибирского бурого медведя (*Ursus arctos*) // Поведение охотничьих животных: сб. науч. тр. Киров: ВНИИОЗ, 1988. С. 5-16.

Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи соврем. биол. 2001. Т. 121, № 2. С.144-159.

Соболев Д.Н. Начала исторической биогенетики. Киев: Гос. изд-во Украины, 1924. 202 с.

Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 1. 540 с.

Соколов Б.С. Жизнь на древних континентах, её становление и развитие // Жизнь на древних континентах, её становление и развитие. Л.: Наука, 1981. С. 5-12.

Соколов Б.С., Барсков И.С. Палеонтология и эволюция биосферы // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 245-254.

Соколов В.Е. Редкие и исчезающие животные. Млекопитающие: справ. пособие. М.: Высш. школа, 1986. 519 с.

Соколов В.Е., Баскин Л.М. Задачи прикладных экологических и этологических исследований промысловых наземных позвоночных в лесной зоне // Животный мир южной тайги. Проблемы и методы исследования. М.: Наука, 1984. С. 6-38.

Соколов В.Е., Ильичёв В.Д. Жизнь как враг // Природа. 1988. № 6. С. 24-31.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.

Сорохтин О.Г., Ушаков С.А. Глобальная эволюция Земли. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 446 с.

Спенсер Г. Основания биологии: в 2 т. СПб.: 1870. 440 с.

Спенсер Г. Недостаточность естественного подбора. СПб.: 1894. 65 с.

Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф. Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах // Журнал общей биол. 1992. Т. 53, № 5. С. 715-729.

Стегний В.Н. Системная реорганизация генома при видообразовании // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 242-252.

Стегний В.Н. Современная эволюционная биология: достижения, проблемы // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. 21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 272-276.

Степанов В.М. Эволюция белков // Журн. ВХО им. Менделеева. 1980. Т. 25, № 3. С. 323-331.

Степанов Д.Л. Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней // Палеонтологический журн. 1959. № 4. С. 11-16.

Степанов Д.Л. Развитие основных идей палеонтологии // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 1. С. 26-79.

Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука, 1983. 293 с.

Стрелков Л.А. ДНК низших и высших организмов — два пути эволюции? // Успехи современной биологии. 1991. Т. 3, вып. 4. С. 519-531.

Стрельников И.Д. Анатомо-физиологические основы видообразования позвоночных. Л.: Наука, 1970. 367 с.

Студитский А.Н. Эволюционная морфология клетки. М.: Наука, 1981. 280 с.

Судьина Е.Г. Вероятность в биологии. Киев: Наук. думка, 1985. 92 с.

Сукачев В.Н., Дылис Н.В. (Ред.). Основы лесной биогеоценологии. М.:

Наука, 1964. 574 с.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 418 с.

Сулей М. Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 177-197.

Сулей М. Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.

Сулей М., Уилкокс Б. Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. 430 с.

Суходолец В.В. Биологическая эволюционная аксиома // Генетика. 1984. Т. 20, № 10. С. 1573-1583.

Татаринов Л.П. Переходные между классами позвоночных группы и закономерности их эволюции // Журнал общей биол. 1976. Т. 37, № 1. С. 30-40.

Татаринов Л.П. Направленность филогенетического процесса и предсказуемость эволюции // Журнал общей биол. 1985. Т. 46, № 1. С. 3-19.

Татаринов Л.П. Сальтационизм и неокатастрофизм в современных теориях эволюции // Вестник АН СССР. 1986. № 6. С. 10-22.

Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с.

Татаринов Л.П. Значение палеонтологии для развития биологии // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 241-245.

Татаринов Л.П. Рецензия на книгу Н.Н. Воронцова «Развитие эволюционных идей в биологии» // Журнал общей биол. 2001. Т. 62, № 1. С. 85-88.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с.

Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журнал. 1983. Т. 68. № 12. С. 1593-1603.

Тахтаджян А.Л. Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: Эволюционный подход. 2-е изд. СПб.: СПХФА, 2001. 121 с.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М.: Прогресс, 1965. 296 с.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М.: Устойчивый мир, 2001. 232 с. (книга напечатана с изд. 1965 г.).

Теория номогенеза / под ред. Б.М. Козо-Полянского. М.: Изд-во Гос. Тимирязевского НИИ, 1928. 159 с.

Тербор Д., Уинтер Б. Некоторые причины вымирания // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 143-159.

Терновский Д.В. Биология куницеобразных (Mustelidae). Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.

Тимирязев К.А. Чарлз Дарвин и его учение // Избр. Сочинения: в 4 т. М.: Сельхозгиз, 1949. Т. 4. 474 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Популяции, биогеоценозы и биосфера Земли // Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С. 19-29.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Генетика, эволюция и теоретическая биология // Кибернетика живого: биология и информация. М.: Наука, 1984. С. 18-24.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосфера и человек // Охота и охотничье хозяйство. 1988. № 7. С. 6-8.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.И., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М.: Наука, 1977. 297 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Титов С.А. Системный и молекулярный подходы к проблемам памяти // Природа. 1990. № 6. С. 28-37.

Тиходеев О.Н. Молекулярные механизмы макроэволюции // Журнал общей биол. 2005. Т. 66, № 1. С. 13-27.

Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971. 454 с.

Том Р. Динамическая теория морфогенеза // На пути к теоретической биологии. Т. 1. Пролегомены. М.: Мир, 1970. С. 145—157.

Тринчер К.С. Биология и информация. Элементы биологической термодинамики. М.: Наука, 1965. 118 с.

Трут Л.Н. Система эволюционных взглядов академика Д.К. Беляева, её предпосылки и основные положения // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 52-66.

Тунгусский заповедник. Биоценозы северной тайги и влияние на них экстремальных природных факторов. Труды ГПЗ «Тунгусский». Вып. 1. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003. 294 с.

Тыщенко В.П. Введение в теорию эволюции: курс лекций. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1992. 240 с.

Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 463 с.

Уголев А.М. Естественные технологии биологических систем. Л.: Наука, 1987. 317 с.

Уилкокс Б.А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 117-142.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Украинцев Б.С. Категории «активность» и «цель» в свете основных понятий кибернетики // Вопросы философии. 1967. № 5. С. 60-69.

Уоддингтон К.Х. Основные биологические проблемы // На пути к теоретической биологии. Т. 1: Пролегомены. М.: Мир, 1970. С. 11-46.

Уотсон Дж. Молекулярная биология гена. М.: Мир, 1978. 720 с.

Урманцев Ю.А. О биологической изомерии // Журнал общей биол. 1976. Т. 37, № 2. С. 216-229.

Урманцев Ю.А. Эволюционика или общая теория развития систем

природы, общества и мышления. Пущино: Ин-т физиол. раст., 1988. 79 с.

Урманцев Ю.А. Заметки системонома об экологических модификациях // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Нальчик, 1991. С. 61-75.

Урсул А.Д. Понятие информации в биологических исследованиях // Методологические вопросы биокибернетики. М.: Наука, 1974. С. 27-52.

Ушаков Б.П. О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитоэкологии в разработке проблемы адаптации // Проблемы цитоэкологии животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5-20.

Уэбб С.Д. О двух типах быстрых фаунистических переворотов // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 413-434.

Уэлти К., Сторёр Дж., Пенникуик К. и др. Птицы. М.: Мир, 1983. 288 с.

Фангхэнель Й., Шумахер Г.Х. Экспериментальные исследования к проблеме вертикализации // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. М.: Наука, 1981. С. 111.

Федонкин М.А. Биосфера: четвертое измерение // Природа. 1991. № 9. С. 10-18.

Фесенкова Л.В. Специфика биологии и проблемы оснований науки // Природа биологического познания. М.: Наука, 1991. С. 112-123.

Фетисенко Б.А. Об определении особенностей макроэволюции // Микро- и макроэволюция. Тарту: Ин-т зоол. и ботан. АН ЭССР, 1980. С. 215-219.

Фёдоров В.И. Избыточность функционирующих структур — фундаментальный фактор надёжности физиологических систем // Успехи современной биол. 1988. Т. 105, № 2. С. 231— 251.

Фёдоров Л.А., Яблоков А.В. Пестициды – токсический удар по биосфере и человеку. М.: Наука, 1999. 461 с.

Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М.: Наука, 1977. 227 с.

Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы её изучения. М.: Наука, 1978. 238 с.

Филонов К.П. Лось. М.: Лесная промышленность. 1983. 246 с.

Фишер Р. Генетическая теория естественного отбора. М.-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Ижевский ин-т компьютерных исследований, 2011. 304 с. (Перевод книги, изданной на языке оригинала в 1930 и 1958 гг.).

Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека: в 3 т. М.: Мир, 1990. Т. 3. 366 с.

Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и происхождение жизни. М.: Мир, 1975. 374 с.

Фолсом К. Микробы // Каталог биосферы. М.: Мысль, 1991. С. 85-94.

Формозов А.И. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МОИП, 1946. 141 с.

Фоули Р. Ещё один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции Человека. М.: Мир, 1990. 367 с.

Франк-Каменецкий В.А., Котов Н.В., Гойло Э.А. Метаморфозы глинистых минералов // Природа. 1991. № 6. С. 54-58.

Франклин Я.Р. Эволюционные изменения в небольших популяциях // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 160-176.

Фрейд 3. Психология бессознательного: Сб. произведений. М.: Просвещение, 1989. 448 с.

Фройде М. Животные строят. М.: Мир, 1986. 216 с.

Фролов И.Т. Жизнь и познание: О диалектике в современной биологии. М.: Мысль, 1981. 268 с.

Фурман А.Е. Диалектическая концепция развития в современной биологии: учеб. пособие. М.: Высш. школа, 1974. 272 с.

Хазиахметов Р.М., Наумова Л.Г. Биологические аспекты развития агроэкологии // Успехи современной биол. 1996. Т. 116, Вып. 5. С. 517-532.

Хайлов К.М. Проблема системной организованности в теоретической биологии // Журнал общей биол. 1963. Т. 24, № 5. С. 324-333.

Хайлов К.М. К эволюции теоретического мышления в биологии: от моноцентризма к полицентризму // Системные исследования. Ежегодник. М.: Наука, 1973. С. 239-251. .

Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 1975. 855 с.

Хакен Г. Синергетика. М.: Мир, 1980. 404 с.

Хакен Г. Синергетика: Иерархии неустойчивостей в самоорганизующихся системах и устройствах. М.: Мир, 1985. 423 с.

Хакен Г. Информация и самоорганизация. М.: Мир, 1993. 237 с.

Хански И. Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний / Пер. с англ. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 340 с.

Хансон Дж. Аналитика // Каталог биосферы. М.: Мысль, 1991. С. 237-247.

Харвей Д. Научное объяснение в географии. М.: Прогресс, 1974. 502 с.

Харуэлл М., Хатчинсон Т., Кроппер-младший У. и др. Последствия ядерной войны. Воздействия на экологию и сельское хозяйство. М.: Мир, 1988. 551 с.

Хахина Л.Н. Симбиогенез как проблема эволюционной теории // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 40-49.

Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.

Хильми Г.Ф. Основы физики биосферы. Л.: Гидрометиздат, 1966. 300 с.

Хозацкий Л.И. О некоторых сторонах направленности эволюции // Некоторые философские вопросы современного естествознания. Л.: Изд-во Леиингр. ун-та, 1973. Вып. 1. С. 109-122.

Холден Дж.Б.С. Факторы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1935.122 с.

Хокинг С. Краткая история времени: От Большого Взрыва до чёрных дыр / пер. с англ. СПб.: Амфора; ТИД Амфора, 2008. 231 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.

Христозков Г.П. Сальтационизмът — алтернатива на еволюционната теория // Природа (НРБ). 1990. Т. 39, № 6. С. 26-30.

Хэммонд П. Теория обратной связи и её применение. М.: Гос. изд-во физико-математической лит-ры, 1961. 423 с.

Царегородцев Г.И. Философские проблемы теории адаптации. М.: Мысль, 1975. 241 с.

Цилинский Я.Я., Львов Д.К. Популяционная генетика вирусов позвоночных. М.: Медицина, 1977. 192 с.

Чайковский Ю. От жажды умираю над ручьём // Наука и жизнь. 2007а. № 2. С. 38-44.

Чайковский Ю. Что движет эволюцию? // Наука и жизнь. 2007б. № 9. С. 50-57.

Черкасский Б.Л. Системный подход в эпидемиологии. М.: Медицина, 1988. 288 с.

Чернов Ю.И. Проблема эволюции на биоценотическом уровне организации жизни // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы). Л.: Наука, 1983. С. 464-478.

Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука, 1984. С. 5-24.

Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. 1991. Т. 3, вып. 4. С. 499-507.

Черносвитов П.Ю. Избыточность как главный фактор эволюции // Природа. 1992. № 4. С. 19-25.

Чеснова Л.В. Эволюционная концепция в паразитологии. Очерки истории. М.: Наука, 1976. 160 с.

Чесноков Н.И. Дикие животные меняют адреса. Теория и практика акклиматизации. М.: Мысль, 1989. 219 с.

Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Классики советской генетики. 1920—1940. Л.: Наука, 1968. С. 133-170.

Чижевский А.Л. Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль, 1976. 367 с.

Шандала М.Г. Гигиеническая оценка последствий глобальной ядерной войны // Вестник Акад. мед. наук; СССР. 1983. № 4. С.19-25.

Шапошников Г.Х. Живые системы с малой степенью целостности // Журнал общей биол. 1975. Т. 36, № 3. С. 323-335.

Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 112 с.

Шварц С.С. Эколого-физиологические основы процесса акклиматизации

// Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 1963. С. 33-34.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 198 с.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шварц С.С. Экология человека // Охота и охотничье хозяйство. 1989. № 6. С. 1-5.

Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова П.А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журнал общей биол. 1964. Т. 15, № 6. С. 417-433.

Шедько С.В. О скорости эволюции митохондриальной ДНК лососевых рыб // Журнал эволюц. биохимии и физиол. 1991. Т. 27, № 2. С. 249-254.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. 447 с.

Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 216 с.

Шер А.В. Актуализм и дисконформизм в изучении экологии плейстоценовых млекопитающих // Журнал общей биол. 1990. Т. 51, № 2. С. 163-177.

Шилов И.А. Экология: учебник для вузов. М.: Высш. шк., 2003. 512 с.

Шилова С.А. Популяционный контроль численности мелких млекопитающих // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука, 1991. С. 173-203.

Шипунов Ф.Я. Организованность биосферы. М.: Наука, 1980. 291 с.

Шипунов Ф.Я. Биосферная этика // Охота и охотничье хозяйство. 1989. № 1. С. 1-3.

Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Методы. направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 142-169.

Шкорбатов Г.Л. Основные черты адаптации биологических систем // Журнал общей биол. 1971. Т. 32. № 2. С. 131-142.

Шкорбатов Г.Л. Этюды общей теории адаптации // Эколого-физиологические и эколого-фаунистические аспекты адаптации животных. Межвуз. сб. науч. тр. Иваново: Ивановский гос. ун-т, 1986. С. 3-24.

Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Биомедгиз, 1935. 924 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 231 с.

Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1961. Т. 66, № 2. С. 104-135.

Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 272 с.

Шмальгаузен И.И. Что такое наследственная информация?// Проблемы кибернетики. 1966. Вып. 16. С. 23-35.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968а. 451 с.

Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968б. 223 с.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.

Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 1982. 383 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.

Шмальгаузен И.И. Вопросы дарвинизма. Неопубликованные работы. М.: Наука, 1990. 160 с.

Шмальгаузен И.И. Борьба за существование и расхождение признаков // Журнал общей биол. 2000. Т. 61, № 5. С. 455-465. (Перепечатка статьи 1940 г.).

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда: в 2 кн. М.: Мир, 1982. 800 с.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. М.: Наука, 1979. 262 с,

Шноль С.Э. О динамике новых истин в науке о жизни // Кибернетика живого: Биология и информация. М.: Наука, 1984. С. 84-110.

Шноль С.Э. Хватает ли времени для дарвиновской эволюции? // Природа. 1990. № 11. С. 23-26.

Шноль С.Э. Эрвин Бауэр и теоретическая биология // Природа. 1990. № 12. С. 78-84.

Шредингер Э. Что такое жизнь? С точки зрения физика. М.: Атомиздат, 1972. 88 с.

Штейнбахер И. Перелёты птиц и их изучение. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 162 с.

Штемпель Д. Население мира в 2000 году: численность, рождаемость, продолжительность жизни. М.: Мысль, 1988. 206 с.

Шубин Н.Г. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. 263 с.

Шушкина Э.Л., Николаева Г.Г., Лукашева Т.А. Изменение структуры планктонного сообщества Чёрного моря при массовом развитии гребневика (*Mnemiopsis leidyi* (*Agassiz*) // Журнал общей биол. 1990. Т. 51, № 1. С. 54-60.

Щелкунов С.Н. Генетическая инженерия: учеб.-справ. пособие. 2-е

изд. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2005. 496 с.

Щербаков В.П. Эволюция как сопротивление энтропии. II. Консервативная роль полового размножения. // Журнал общей биол. 2005. Т. 66, № 4. С. 300-309.

Эвери Д. Теория информации и эволюция. М.-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Институт компьютерных исследований, 2006. 252 с.

Эгами Ф. О возникновении жизни в морской среде // Природа. 1980. № 8. С. 95–100.

Эйген М., Винклер Р. Игра жизни. М.: Наука, 1979. 93 с.

Эйген М., Шустер П. Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул. М.: Мир, 1982. 270 с.

Эйхлер В. Яды в нашей пище. 2-е изд.. М.: Мир, 1993. 189 с.

Экосистемы в критических состояниях / под ред. Ю.Г. Пузаченко. М.: Наука, 1989. 155 с.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 230 с.

Энгельгардт В.А. Познание явлений жизни. М.: Наука, 1984. 303 с.

Энциклопедия кибернетики. Т. 1. Киев: Гл. ред. Украинской сов. энцикл., 1975. 607 с.

Энциклопедия кибернетики. Т. 2. Киев: Гл. ред. Украинской сов. энцикл., 1974. 619 с.

Эрлих П.Р. Стратегия охраны природы // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 368-386.

Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 530 с.

Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. М.: Мир, 1984. 556 с.

Эткинс П. Порядок и беспорядок в природе. М.: Мир, 1987. 224 с.

Эфроимсон В.П. Генетика гениальности. 3-е изд. М.: Тайдекс Ко, 2004. 376 с.

Юдин В.Г., Оводов Н.Д. Взаимоотношение бурого медведя с крупными хищниками: исторический очерк // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком: материалы VIII Всерос. конф. специалистов, изучающих медведей. Торопецкая биологическая станция «Чистый лес», 17-21 сентября 2011 г. Великие Луки, 2011. С. 332-342.

Юдин В.Г., Юдина Е.В. Тигр Дальнего Востока России: монография. Биолого-почвенный институт ДО РАН. Владивосток: Дальнаука, 2009. 485 с.

Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 13-28.

Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений: учеб. пособие для вузов. М. : Высш. шк., 1985. 104 с.

Юсуфов А. Г. Эндогенная регуляция старения растений и ее эволюционные предпосылки // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 99.

Юсуфов А.Г., Магомедова М.А. История и методология биологии: учеб. пособие для вузов. М.: Высш. шк., 2003. 238 с.

Юсуфов А.Г., Магомедова М.А. Значение эволюционного учения Ч. Дарвина для современного биологического образования // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. 21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 716-722.

Яблоков А.В. Некоторые особенности мочеполовой системы китообразных // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 2. С. 33-37.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. школа, 1987. 303 с.

Яблоков А.В., Остроумов С.А. Уровни охраны живой природы. М.: Наука, 1985. 175 с.

Яблоков А.В., Познанин Л.П. Особенности современного этапа развития эволюционной теории // Зоология позвоночных. Проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1975. Т. 7. С. 5-28.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение (Дарвинизм): учебник. М.: Высш. школа, 1989. 335 с.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение: учеб. для биол. спец. вузов. 5-е изд., испр. и доп. М.: Высш. шк., 2004. 310 с.

Яблоков-Хизорян С.М. Эволюция с точки зрения биогеографа // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972. Т. 2. С. 154-169.

Яблоков-Хизорян С.М. Направленна ли эволюция?// Биол. журн. Армении. 1990. Т. 43, № 10-11. С. 958-962.

Яковец Ю.В. Циклы. Кризисы. Прогнозы. М.: Наука, 1999. 448 с.

Яковлев Н.Н. Живое и среда: молекулярные и функциональные основы приспособления организма к условиям среды. Л.: Наука, 1986. 175 с.

Яншин А.Л., Мелуа А.И. Уроки экологических просчетов. М.: Мысль, 1991. 429 с.

Ярошенко М.Ф. Адаптация — направляющий фактор эволюции. Кишинёв: Штиинца, 1985. 183 с.

Alexander R. McN. Apparent adaptation and actual performance // Evol. Biol. 1991. V. 25. P. 357-374.

Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F. and Michel, H.V., 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction // Science. 1980. V. 208. P. 1095-1108.

Apáthy Z. System dynamics. The link between physics, chemistry and biology //

Biol. Forum. 1990a. V. 83. N. 1. P. 129-144.

Apáthy Z. Evolution. A case of system dynamic // Biol. Forum. 1990b. V. 83. N. 2-3. P.349-360.

Banerjee S., Sibbald P.R., Maze J. Quantifying the dinamics of order and organization in biological system // J. Theor. Biol. 1990. V.143. N. 1. P.91-111.

Bears – Their Biology and Management. Editors J.J.Claar, P.Schullery. Yellowstone National Park, WY. 1994. 587 p.

Benton M.J. Mass extinctions among tetrapods and the quality of fossil record // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1989. B.325. P. 369-386.

Benton M.J. Phylogeny of the major tetrapod groups: morphological data and divergence dates // Mol. Biol. 1990. V. 30. P.409-424.

Bertalanffy L. von. Modern theories of development. An introduction to theoretical biology. L.: Oxford University Press. 1933. 204 p.

Bertalanffy L. von. General system theory. Foundation, development, application. N.Y.: G.Brasillier. 1969. 289 p.

Bock W.J. The definition and recognition of biological adaptation // Amer. Zool. 1980. T. 20. N. 1. P.217-227.

Bulman O.M.B. Programme evolution in the graptolites // Biol. Rev. 1933. V. 8. P. 311-334.

Cerf C. and Navasky V. The Experts Speak: The Definitive Compendium of Authoritative Misinformation. Villard Books: New York, 1998. 480 p.

Charig A.J. The Critaceous-Tertiary boundary and the last of the dinosaurus // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1989. B. 325. N.1228. P. 387-400.

Chave J., Miller-Landau H.C. and Levin S.A. Comparing classical community models: theoretical consequenses for patterns of diversiry // Amer. Natur. 2002. V. 159. No. 1. P. 1-23.

Christensen J.R., Macduffee M., Macdonald R.W., Whiticar M. and Ross R.S. Persistant organic pollutants in British Columbia grizzly bears: consequence of divergent diets // Environ. Sci. Technol. 2005. Vol. 39. no. 18. P. 6952-6960.

Cloudsley-Thomson J.L. Animal conflict and adaptation. L.: Co. Ltd. 1965. 160 p.

Cloudsley-Thompson J.L. Animal migration. L.: Orbis Publishing. 1978. 120 p.

Collier B.D., Cox O.W., Jonson A.W., Miller Ph.C. Dynamic ecology. N.Y.: Englewood Cliffs. 1973. 563 p.

Conrad M. Adaptability: the significance of variability from molecule to ecosystem. N.Y. and L.: Plenum Press. 1983. 383 p.

Corliss J.B. The flow of energy, natural learning systems and the creation of life on Earth // Acta Astronautica. 1989. V.19. N. 11. P.869-873.

Crowley Ph. and Mcletchic D.N. Trade-off and spatial life-history strategies in classical metapopulations // Amer.Natur. 2002. V. 159. N. 2. P. 190-208.

Cuènot L. L'adaptation. Paris: Gaston Doin. 1925. 420 p.

Darlington C.D. The evolution of Genetic System. N.Y.: Basic Books, InC. Publishers. 1958. 265 p.

Darwin Ch. The origin of species by means of natural selection, on the preservation of favoured races in the struggle for life. Sixth edition. L.: J.Murray. 1886. 458 p.

Davey R.B., Reanney D.C. Extrachromosomal genetic elements and the adaptive evolution of Bacteria // Evol. Biol. 1980. V. 13. P.113-148.

Dehnel A. Stadies in the genus *Sorex* L. // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1949. Sect. C. V. 5. N. 1. P. 1-63.

Diamond J.M. The present, past and future of human-cased extinctions // Phill. Trans. R. Soc. Lond. 1989. B. 325. P. 169-477.

Dobzhansky Th. Adaptedness and fitness // Population biology and evolution. Syracuse University Press. 1968. P.109-121.

Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1970. 505 p.

Dobzhansky Th., Ayala F.J., Stebbins G.L., Valentine J.W. Evolution. Sun-Francisco: W.H. Freeman and Co. 1977. 572 p.

Emerson A.E. The evolution of adaptation in population systems // Evolution after Darwin. V. 1. Chicago: The University of Chicago Press. 1960. P. 307-348.

Emlen J.M. Ecology: An evolutionary approach reading. Mass.: Addison-Wesley. 1973. 493 p.

Francis R.C. Causes. Proximate and ultimate // Biology and Philosophy. 1990. V.5. N. 4. P.401-415.

Frank S.A., Slatkin M. Evolution in a variable environment // Amer. Natur. 1990. V. 136. N. 2. 244-260.

Francel O.H., Soulè M.E. Conservation and evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1981. 327 p.

Garshelis D., McLellan B. Are bear subspecies a thing of the past? // International Bear News. 2011. V. 20. N. 2. P. 9-10.

Gatlin L. Information theory and the living system. N.Y.- L.: Columbia Univ. Press. 1972. 210 p.

Gause G.F. The struggle for existence. 3-rd ed. Dover, N.Y. 1972. 163 p.

Ghilarov A.M. Species redundancy versus non-redundancy: is it worth further discussion? // J. of General biology. 1997. V. 58. № 2. P. 100-105.

Ghiselin M.T. On semantic pitfalls of biological adaptation // Philosophy of Science. 1966. V. 33. N. 2. P. 147-153.

Gibert B.K. Opportunities for social learning in bears // Mammalian social learning: comparative and ecological perspectives. Edited by H.O. Box and K.R.Gibson. Cambridge University Press, 1999. P. 225-235.

Gill, J.L., Williams, J.W., Jackson, S.T., Lininger, K.B., and Robinson, G.S. Pleistocene megafaunal collapse, novel plant communities, and enhanced

fire regimes in North America // Science. 2009. V. 326. P. 1100–1103.

Global biodiversity assessment. Published for the United Nations Environment Programme (UNEP). Cambridge univ. Press, 1995. 1140 p.

Goldscmidt R. The material basis of evolution. New Haven: Yele Univ. Press. 1940. 436 p.

Goldsmith E. Evolution, neo-darwinism and the paradigm of science // Ecologist. 1990a. V. 20. N. 2. P. 67-73.

Goldsmith E. Gaia is evolution // Biol. Forum. 1990b. N. 2-3. P. 361-368.

Goldsmith E. The way: An ecological world-view. Dartington: Themis Books, 1996. 553 p.

Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press. 1977a. 501p.

Gould S.J. Ever since Darwin. Reflections in natural history. N. Y.: W.W. Norton & Co., 1977b. 285 p.

Grand T.C. Foraging-predation risk trade-off, habitat selection, and the coexistance of competitors // Amer. Natur. 2002. V. 159. N. 1. P. 106-112.

Grant K.A., Grant V. Humming birds and their flowers. N. Y.-L.: Columbia Univ. Press. 1968. 115 p.

Gray R.D. Metaphors and methods: behavioral ecology, biography and the evolving synthesis // Evolutionary processes and metaphors. Chichester etc.: John Wiley & sons Ltd, 1988. P. 209-242.

Haller J. Adaptation to environmental constraints and the behavioral level of evolution // Evolution and adaptation. 1988. V. 3. P. 47-56.

Henle K. Some reflections on evolutionary theories, with a classification of fitness // Acta Biotheor. 1991. V. 39. N. 2. P. 91-106.

Herman Y. Causes of massive biotic extinctions and explosive evolutionary diversification throughout Phanerozoic time // Geology. 1981. V. 9. N. 3. P.104-106.

Hoffman A. What, if anything, are mass extinctions? // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1989. B. 325. P. 253-261.

Holland C.H. Synchronology, taxonomy and reality // Phil.Trans. R. Soc. Lond. 1989. B. 325. P. 263-277.

Hudson R.E., Aukema J.E., Rispe C. and Rose D. Altruism, cheating and anticheater adaptations in cellular slime molds // Amer. Natur. 2002. V. 160. N. 1. P. 31-43.

Huxley J. The three types of evolutionary process // Nature. 1957. V. 180. №. 4584. P. 454-455.

Huxley J., sir. The emergence of Darwinism // Evolution after Darwin. V. 1. The evolution of life. Chicago: Chicago Univ. Press. 1960. P. 1-21.

Huxley J., sir. Evolution: The modern synthesis. 3-rd ed. L.: Plenum Press. 1974. 705 p.

Ireisman M. Altruism, inclusive fitness, and evolutionary game theory // Adaptation to terrestrial environments. N. Y.-L.: Plenum Press. 1983. P. 91-108.

Iriarte J.A., Franklin W.L., Johnson W.E., Hedford K.H. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma // Oecologia.1990. V. 85. N. 2. P. 185-190.

Jablonska E. and Lamb M.J. Epigenetic inheritance and evolution. The Lamarkian dimension. N. Y.: Oxford University Press, 1995. 346 p.

Jablonski D. The biology of mass extinctions: a paleontological view // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1989. B. 325. N. 1228. P.357-368.

Jablonski D. Body-size evolution in Cretaceous molluscs and the status Cope's rule // Nature. 1997. V. 385. № 6613. P. 250-252.

Jamnlcký Jul. Formy kommunikácie medveda hnedeho (*Ursus arctos L.) //* Folia venatoria. 1987. N. 17. C. 151-167.

Janis Ch.M., Саггапо M. Scaling of reproductive turnover in archosaurs and mammals: why are large terrestria mammals so rare // Ann. Zool. Fenn. V. 28. N. 3-4. P. 201-216.

Joyce D.A., Lunt D.H., Bills R. et al. An extant cichlid fish radiation emerged in an extinct Pleistocene lake // Nature. 2005. V. 435. P. 90-95.

Juniper B.E., Robins R.J., Joel D.M. The carnivorous plants. L.- San Diego: Academic Press. 1989. 353 p.

Kary C.E. One causal mechanism in evolution: one unit of selection // Philosophy of Science. 1990. V. 57. №. 2. P. 290-296.

Kauffman S. The search for laws of self-organizatio and complexity. N.Y.: Oxford University Press, 1995. 321 p.

Keast A. Adaptive evolution and shifts in niche occupation in island birds // Adaptive aspects of insula evolution. Washington State Univ. Press. 1971. P. 39-53.

Kendall K. C., Stetz J. B., Boulanger J., Macleod A.C., Paetkau D., and White G.C. Demography and genetic structure of a recovering brown bear population // J. of Wildlife Management. 2009. V. 73. № 1: P. 3-17.

Killingback T. and Doebeli M. The continuous prisoner's dilemma and the evolution of cooperation through reciprocal altruism with variable investment // Amer. Natur. 2002. V. 160. N. 4. P. 421-438.

Kimura M. The neutral theory of molecular evolution // Scient. Amer. 1979. V. 241. N. 5. P.94-104.

Kondepudi D. Parity violation and the origin of biomolecular chirality // Entropy, information, and evolution. London: the MIT Press, 1988. P. 41-50.

Kozlowski J., Stearns S.C. Hypotheses for the production of excess zygotes models of bet hedging and selective abortion // Evolution. 1989. V. 43. N. 7. P.1369-1377.

Kurtèn B. A case of Darwinian selection in bears // Evolution. 1957. V. 11. N. 4. P. 412-416.

Kurtèn B. Life and death of the Pleistocene cave bear // Acta Zool. Fenn. 1958. V. 95. P. 1-59.

Kurtèn B. On the longevity of mammalian species in the Tertiary // Comment.

Biol.: Soc. Sci. Fenn. 1960a. V. 21. N. 4. P. 3-10.

Kurtèn B. Chronology and faunal evolution of the earlier European glaciations // Comment. Biol.: Soc. Sci. Fenn. 1960. T. 21. № 5. P. 3-62.

Kurtèn B. The cave bear // Sci. Amer. 1972. V. 226. N. 3. P. 60-72.

Kurtèn B. Transberingian relationships of *Ursus arctos* Linné (Brown and Grizzly bears) // Comment. Biol. 1973. V. 65. P. 3-10.

Le Count A.S. Characteristics of a central Arizona black bear populations // Wildlife Manag. 1982. V. 46. N.4. P. 861-868. Levins R. Evolution in changing environments. Princeton: Princeton Univ. Press. 1968. 120 p.

Lewin R. Evolutionary theory under fire // Science. 1980. V. 210. N. 4472. P. 883-887.

Lewin R. Adaptation, can be a problem for evolutionist // Science. 1982. V. 216. N. 4551. P. 1212-1213.

Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation // Evolution. 1962. V. 16. N. 3. P. 257-271.

Lovelock J.E. Gaia: A new look at life on Earth. Oxford: Oxford Univ. Press. 1987. 157 p.

Mac-Arthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 1967. 203 p.

McCune A.R. Evolutionary novelty and atavism in the Semionotus complex: relaxed selection during colonization of the expanding lake // Evolution. 1990. V. 44. N. 1. P. 71-85.

McGinnis R.F. Evolution within pelagic ecosystem: aspects of the distribution and evolution of the family Myctophidae // Adaptation within Antarctic Ecosystems. Washington: Smithsonian Institution. 1977. P. 547-556.

Margulis L. Symbiogenesis. A new principle of evolution rediscovery of Boris Mikhaylovich Kozo-Polyansky (1890-1957) // Charles Darwin and modern biology. Proceeding of the International academic conference 21-23 september, 2009. Saint-Petersburg: Nestor-Historia, 2010. 820 p.

Marshall L.G., Webb S.D., Sepkoski J.J., Raup D.M. Manmalian evolution and the Great American Interchange // Science. 1982. V. 215. N. 4530. P. 1351-1357.

Martin P.G., Dowd I.M. A molecular evolutionary clock for Angiosperming // Taxon. 1988. V.37. N. 2. P. 364-377.

Maynard Smith J. Macroevolution // Nature. 1981. V. 289. N.5793. P.13- 14.

Maynard Smith J. The cases of extinction // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1989. B. 325. P. 241-252.

Mayr E. Behaviour programs and evolutionary strategies // Amer. Scient. 1974. V. 62. N. 6. P. 650-659.

Mayr E. Evolution and the diversity of life. Cambridge – L.: Harward Univ. Press. 1976. 721 p.

Mayr E. Toward a new philosophy of biology. Observation of an evolutionist. Cambridge - L.: Harward Univ. Press. 1988. 544 p.

Morgan G.S., Woods Ch.A. Extinction and the zoogeography of West Indian Land mammals // Biol. J. Linn. Soc. 1986. V. 28. N. 1-2. P.167-203.

Novikoff A.B. The concept of integrative levels and biology // Science. 1945. V. 101. № 2618. P. 209-215.

Paton R.C. Awards a metaphorical biology // Biol. and Phil. 1992. V. 7. N. 3. P. 279-294.

Patterson C., Smith A.B. Periodicity in extinction: the role of systematic // Ecology. 1989. V. 70. N. 4. P. 802-811.

Pazetnov V.S. & Pazetnov S.V. Female brown bear with six cubs // Intern. Bear News. 2005. vol. 14. no. 2. p. 17.

Pianka E.R. Evolutionary ecology. 3d ed. New York etc.:Harper & Row, Publishers, 1983. 416 p.

Pollack J.B., Toon O.B., Acherman T.R. et al. Environmental effects of an impact generated duet clouds: iplicationa for the Cretaceous - Tertiary extinctions // Science. 1983. V. 219. N. 4582. P. 287-289.

Pucek Z. Seasonal maturation and variability of the reproductive system in young shrews (Sorex L.) in the first calendar year of life // Acta Theriol. 1960. V. 3. N. 12. P. 269-296.

Pucek Z. Seasonal and age changes in the wheight of internal organs of Shrews // Acta Theriol. t965. V. 10. N. 26. P. 369-438.

Quinn G.F., Signor Ph.W. Death stars, ecology, and mass extinctions // Ecology. 1989. V. 70. N. 4. P. 824-834.

Raup D.M. The case for extraterrestrial causes of extinction // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1989. B. 325. P. 421-435.

Raup D.M., Sepkosky J.J. Mass extinctions in the marine fossil record // Science. 1982. V. 215. N. 4539. P.1501-1503.

Rensch B. The laws of Evolution // Evolution after Darwin. V.1. Evolution of life. Chicago: Chicago Univ. Prees. 1960a. P. 95-116.

Rensch B. Evolution above the species level. N.Y.: Columbia Univ. Press. I960b. 419 p.

Ricklefs R.E. The economy of nature. 3d ed. New York: W.H. Foreman, 1993. 576 p.

Ruggiero R.I. Prey selection of the lion (*Panthera leo L.*) in the Manovo-Yaunda-St. Floris National Park, Central African Republic // Mammal. 1991. V. 55. № 1. P. 23-33.

Russell D.A. The mass extinctions of the late Mesozoic // Scient. Amer. 1982. V. 246. N. 1. P. 48-55.

Russo C.A., Takezaki N., Nei M. Molecular phylogeny and divergence times of drosophilid species // Mol. Biol. Evol. 1995. V. 12. № 391–404.

Ruyer R. La cybernétique et l′origine de l′information. P.: Flammarion, 1959. 236 p.

Sagan C. Pale blue dot: a vision of the human future in space. New York:

Random House. 1994. 429 p.

Sará N. The problem of adaptations an holistic approach // Riv. Biol. B. Forum. 1989. V. 82. .N. 1. P. 75-90.

Schindewolf O.H. Groundfragen der paläontologic. Geologische zeitmessung. Organische stammesentwicklung. Biologische Systematik. Stuttgart, 1950. 506 S.

Schopf J.M. Diversification and extinction in the Proterozoic Biosphere // Origins of life and evolution of Bios. 1989. V. 19. P. 445-446.

Seton E.T.. Lives of game animals. V. 2. N. Y.: The Literary Guild of America, Inc. 1937. 746 p.

Shanagan T. Evolution, phenotypic selection, and the units of selection // Phil. Sci. 1990. V. 57. № 2. P. 210-225.

Schoener Th.W. The evolution of bill size differences among sympatric congenetic species of birds // Evolution. 1965. V. 19. № 2. P. 189-214.

Slobodkin L.B. Toward a predictive theory of evolution // Population biology and evolution. Syracuse Univ. Press. 1968. P. 187-205.

Soulé M., Gilpin M., Conway W., Foose T. The millenium ark: how long a voyage, how many staterooms, how many passengers? // Zoo Biol. 1986. V. 5. N. 2. P. 101-113.

Spurr E.B. Adaptive significance of the reoccupation period of the Adelie penguin // Adaptations within Antarctic ecosystems. Washington: Smithsonian Institution. 1977. P.605-618.

Stadnichuk J.N. Chloroplast evolution from protobacteria to endosymbiotic organelles of eukariotes // Orig. Life and Evol. Bios. 1969. V. 19. P. 427-428.

Stanley S.M. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1975. V. 72. N. 2. P.646-650.

Stebbins G.L. Integration of development and evolutionary progress // Population biology end evolution. Syracuse - N.Y.: Syracuse Univ. Press. 1968. P.17-36.

Stirling I. and Parkinson C.L. Possible effects of climate warming on selected populations of polar bears (*Ursus maritimus*) in the Canadian Arctic // Arctic. 2006. V. 59. № 3. P. 261-275.

Stuart A.J. Mammalian extinctions in the late Pleistocene of northern Eurasia and North America // Biol. Rev. 1991. V. 66. N. 4. P. 453-562.

Talbot S.L. & Shields G.S. Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae // Molecular phylogenetics and evolution. 1996. 5: 477-494.

Thurber J., Peterson R. Changes in body size associated with range expansion in the coyote (*Canis latrans*) // J. Mammal. 1991. V. 72. N. 4. P. 750-755.

Tuomi J., Vuorisalo T. What are the units of selection in modular organism? // Oikos. 1989. V. 54. N. 2. P. 227-233.

Vidal P., Wegrzyn S., Cille J.Ch. Communication entre les éléments dee systèmes èvolutifs // Bulletin of the Polish Academy of Technical Sciences. 1988. V. 36. N. 5-6. P. 385-389.

Viechman I. Traces of the cave bear's life // Trav. rev. Inst. Speol. 1987. V. 26. P. 73-79.

Wade M., Kalisz S. The causes of natural selection // Evolution. 1990. V. 44. N. 8. P. 1947-1953.

White L.L. Internal factors of evolution. N.Y.: G.Brasilier. 1965. 128 p.

Weill J.C, Reynaud C.A. Somatic darwinism in vivo // Biosystems. 1980. V. 12. N. 1-2. P. 23-25.

Williams C.C. Natural selection. A critique of some carrent evolutionary thought. Princeton: Princeton Univ. Press. 1966. 307 p.

Wilson D.S. Weak altruism, strong group selection // Oikos. 1990. V. 59. N. 1. P. 135-140.

Wilson D.S., Sober E. Reviving the superorganism // J. Theor. Biol. 1989. V. 136. N. 3. P. 337-356.

Wolbach W.S., Lewis R.S., Anders S. Cretaceous extinction // Science. 1985. V. 23O. N. 4722. P. 167-170.

Woodcock A., Davis M. Catastrophe theory. N.Y.: E.P. Dutton, 1978. 152p.

Wynne-Edwards V.C. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinbourg: Oliver and Boyd. 1962. 262p.

Wynne-Edwards V.C. Ecology denies neo-Darwinismus // Ecologist. 1991. V. 21. № 3. P. 136-141.

Young J.Z. Memory, heredity and information // Evolution as a process. L.: G. Allen and Unwin Ltd. 1958. P.281-299.

Научное издание

ПУЧКОВСКИЙ Станислав Владимирович

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ
Факторы микроэволюции и филогенеза
в эволюционном пространстве-времени

Компьютерный набор Т.П. Хамитовой
Корректор Л.М. Клименко

В оформлении форзацев использованы
фотографии С.В. Пучковского (лотосы) и В.Г. Юдина (тигр)

Подписано в печать 22.01.2013. Формат 60×84 $^{1}/_{16}$.
Усл. печ. л. 25,81. Уч.-изд. л. 24,17. Тираж 100 экз. Заказ № 13-2.

Издательство «Удмуртский университет»
426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1.
Тел./факс: +7 (3412) 50-02-95 E-mail: editorial@udsu.ru

Отпечатано с оригинал-макета заказчика
в АНО «Ижевский институт компьютерных исследований»
http://shop.rcd.ru E-mail: mail@rcd.ru